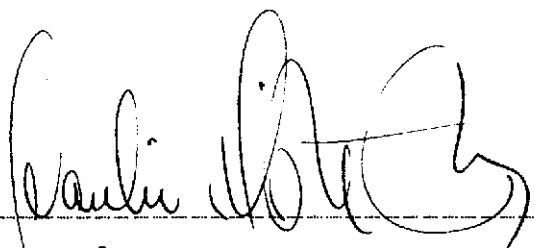


Eficiência de Fungos Micorrízicos Vesículo-Arbusculares em
Quiabeiro (Abelmoschus esculentus (L) Moench cv. Piranema)


RICARDO LUIS LOURO BERBARA

APROVADO EM 21 DE AGOSTO DE 1989

MANLIO SILVESTRE FERNANDES



LUIZ RODRIGUES FREIRE



ELI S. LOPES



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE AGRONOMIA
CURSO DE POS-GRADUAÇÃO EM CIENCIA DO SOLO

Eficiência de Fungos Micorrízicos Vesículo-Arbusculares em
Quiabeiro (Abelmoschus esculentus (L) Moench cv. Piranema)

RICARDO LUIS LOURO BERBARA

SOB A ORIENTAÇÃO DO PROFESSOR
MANLIO SILVESTRE FERNANDES

Tese submetida como requisito
parcial para a obtenção do
grau de MESTRE em AGRONOMIA
Area de concentração em
CIENCIA DO SOLO.

Itaguaí, Rio de Janeiro

AGOSTO/89

DEDICATORIA

A Milenar Família BERBARA.

" A Ciência é o ópio do povo "

Marilena Chauí

AGRADECIMENTOS

A Denise Fajardo Lopes, pelo carinho e apoio.

Ao Professor Luis R. Freire pelo incentivo constante.

A Edwald Sieverding, Vera Bononi e Sandra Trufem pela ajuda na identificação das espécies de fungos Micorrízicos

Aos Professores Gabriel de Araujo Santos e Manlio Silvestre Fernandes pelo apoio e sugestões

A Angelo Mansur Mendes, Deise Ferreira Xavier, Lúcia Helena Sena Maia, Jair da Rocha Leal, Luis Mauro Magalhães, Sonia Regina de Souza, Alcir Martinazzo, José Guilherme Guerra e Maria, por, juntos, formarem o mais holístico dos grupos de amigos.

Aos Professores, Servidores e Colegas do Departamento, responsáveis em boa parte por minha formação, humana e acadêmica.

Aos funcionários da Biblioteca Central e do Decanato de Pesquisa e Pós-Graduação, pela atenção.

A UFRRJ, cujas virtudes e principalmente deficiências nos ensinou que, sem utopias, a vida perde muito de sua graça.

BIOGRAFIA DO AUTOR

Natural do Rio de Janeiro. Engenheiro Agrônomo diplomado pela Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Monitor de Tecnologia de Sementes e Fertilidade do Solo nos anos 1982 e 1983 respectivamente. Bolsista do CNPq de 1984 a 1986.

INDICE

	Página
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DA LITERATURA	3
2.1. Histórico	3
2.1.1 Distribuição das associações micorrízicas .	6
2.1.2 Evolução	9
2.2. Infecção MVA: Desenvolvimento e Características .	10
2.2.1. Germinação e Desenvolvimento do Propágulo.	10
2.2.2. Características da Infecção MVA	14
2.2.3. Desenvolvimento da Infecção	20
2.3. Balanço Energético - Carbono	22
2.4. Nutrição	24
2.4.1. Aspectos Gerais	24
2.4.2. Assimilação e Transporte de Fósforo	32
2.4.3. Metabolismo do Nitrogénio	35

2.4.4. Interação Entre Fungos VA e Bactérias Fixadoras de N	39
2.4.5. Outros Nutrientes	41
2.4.6. Relações Hídricas: Planta - Fungo Micorrízico	46
2.5. Interação com Organismos Patogênicos	48
2.6. Utilização das associações MVA	51
2.6.1. Inoculação	51
2.6.2. Manejo Agrícola	57
2.7. Nutrição Mineral do Quiabeiro	59
2.8. Conclusão	60
3. MATERIAL E METODOS	62
3.1. Coleta, Isolamento e Identificação de Fungos Micorrízicos	62
3.2. Descrição dos Solos Usados no Experimento	64
3.3. Instalação e Condução do Experimento	45
3.4. Análise Química do Material Vegetal	68

	Página
3.5. Determinação dos Parâmetro de Crescimento	69
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	71
4.1. Identificação e Distribuição dos Fungos - VA	71
4.2. Infecção Micorrizica e Número de Esporos	76
4.3. Produção de Matéria Seca	81
4.4. Relação Raiz - Parte Aérea	87
4.5. Nutrição: Concentração, Acumulo e Influxo	90
4.6. Taxa de Dependência Micorrizica (TDM)	122
4.7. Parâmetros de Crescimento	129
5. CONCLUSOES	143
6. BIBLIOGRAFIA CONSULTADA	144

INDICE DOS QUADROS E DAS FIGURAS

	Página
CAPITULO IV	
QUADRO 01: Levantamento parcial das espécies de fungos - VA nativos de solos da série Ecologia, situado no Campus da UFRRJ	72
QUADRO 02: Levantamento parcial das espécies de fungos - VA nativos de solos da série Seropédica, situados no Campus da UFRRJ	73
QUADRO 03: Análise química e física de amostras de terra coletadas de um solo da série Seropédica, situado no Campus da UFRRJ	77
QUADRO 04: Análise química e física de amostras de terra coletadas de um solo da série Ecologia, situado no Campus da UFRRJ	78
QUADRO 05: Infecção micorrízica e número de esporos encontrados em vasos cultivados com quiabo em relação ao nível de fósforo aplicado e da época de coleta	80
QUADRO 06: Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre o peso seco de plantas de quiabo	82

QUADRO 07: Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre o acúmulo de fósforo em plantas de quiabo em mg por planta	109
QUADRO 08: Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre o acúmulo de nitrogênio (mg) em plantas de quiabo	110
QUADRO 09: Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre o acúmulo de potássio (mg) em plantas de quiabo	111
QUADRO 10: Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre o acúmulo de cálcio (mg) em plantas de quiabo	112
QUADRO 11: Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre o acúmulo de magnésio (mg) em plantas de quiabo	113

- QUADRO 12:** Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre o influxo de fósforo ($\text{mg.cm}^{-2}.\text{dia}^{-1}$) em plantas de quiabo ($\times 10^{-3}$) 115
- QUADRO 13:** Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre o influxo de nitrogénio ($\text{mg.cm}^{-2}.\text{dia}^{-1}$) em plantas de quiabo ($\times 10^{-3}$) 116
- QUADRO 14:** Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre o influxo de potássio ($\text{mg.cm}^{-2}.\text{dia}^{-1}$) em plantas de quiabo ($\times 10^{-3}$) 117
- QUADRO 15:** Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre o influxo de cálcio ($\text{mg.cm}^{-2}.\text{dia}^{-1}$) em plantas de quiabo ($\times 10^{-3}$) 118
- QUADRO 16:** Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre o influxo de magnésio ($\text{mg.cm}^{-2}.\text{dia}^{-1}$) em plantas de quiabo ($\times 10^{-3}$) 119

QUADRO 17: Relação entre o influxo médio de P, N, K, Ca e Mg em plantas com e sem infecção micorrízica..	121
QUADRO 18: Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre a Taxa de Crescimento Relativo em plantas de quiabo	130
QUADRO 19: Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre a Taxa de Assimilação Líquida ($\text{mg.cm}^{-2}.\text{dia}^{-1}$) em plantas de quiabo ($\times 10^{-3}$)	132
QUADRO 20: Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre a área foliar (cm^2) em plantas de quiabo	134
QUADRO 21: Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre o volume de raízes (cm^3) em plantas de quiabo	135
QUADRO 22: Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado e da época de coleta sobre a área radicular (cm^2) em plantas de quiabo...	136

QUADRO 23: Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre o Coeficiente de Utilização de P - CUP (g de matéria seca . mg ⁻¹ de P acumulado)	138
QUADRO 24: Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre a razão de área foliar (cm ² .g ⁻¹) em plantas de quiabo	140
FIGURA 01: Relação entre o peso seco da raiz e parte aérea em função do nível de P e da época de coleta, em plantas de quiabo	88
FIGURA 02: Concentração de fósforo em raízes de quiabo, em 3 níveis de P aplicado em 3 épocas de coleta, em plantas de quiabo	92
FIGURA 03: Concentração de fósforo em parte aérea de quiabo, em 3 níveis de P aplicado em 3 épocas de coleta, em plantas de quiabo	93
FIGURA 04: Concentração de fósforo na planta toda de quiabo, em 3 níveis de P aplicado em 3 épocas de coleta, em plantas de quiabo	94
FIGURA 05: Concentração de nitrogênio em raízes de quiabo, em 3 níveis de P aplicado em 3 épocas	

de coleta, em plantas de quiabo	95
FIGURA 06: Concentração de nitrogênio na parte aérea de quiabo, em 3 níveis de P aplicado em 3 épocas de coleta, em plantas de quiabo	96
FIGURA 07: Concentração de nitrogênio na planta toda de quiabo, em 3 níveis de P aplicado em 3 épocas de coleta, em plantas de quiabo	97
FIGURA 08: Concentração de potássio em raízes de quiabo, em 3 níveis de P aplicado em 3 épocas de coleta, em plantas de quiabo	98
FIGURA 09: Concentração de potássio na parte aérea de quiabo, em 3 níveis de P aplicado em 3 épocas de coleta, em plantas de quiabo	99
FIGURA 10: Concentração de potássio na planta toda de quiabo, em 3 níveis de P aplicado em 3 épocas de coleta, em plantas de quiabo	100
FIGURA 11: Concentração de cálcio em raízes de quiabo, em 3 níveis de P aplicado em 3 épocas de coleta, em plantas de quiabo	101
FIGURA 12: Concentração de cálcio na parte aérea de quiabo, em 3 níveis de P aplicado em 3 épocas de coleta, em plantas de quiabo	102

- FIGURA 13:** Concentração de cálcio na planta toda de quiabo, em 3 níveis de P aplicado em 3 épocas de coleta, em plantas de quiabo 103
- FIGURA 14:** Concentração de magnésio em raízes de quiabo, em 3 níveis de P aplicado em 3 épocas de coleta, em plantas de quiabo 104
- FIGURA 15:** Concentração de magnésio em parte aérea de quiabo, em 3 níveis de P aplicado em 3 épocas de coleta, em plantas de quiabo 105
- FIGURA 16:** Concentração de magnésio na planta toda de quiabo, em 3 níveis de P aplicado em 3 épocas de coleta, em plantas de quiabo 106
- FIGURA 17:** Variação da Taxa de Dependência Micorrízica com nível de P e época de coleta, em plantas de quiabo 123

RESUMO

Após a realização de um levantamento parcial da ocorrência de fungos micorrízicos do tipo Vesicular-Arbuscular (VA), presentes em dois solos representativos do Campus da UFRRJ (séries Ecologia e Seropédica), 8 espécies foram identificadas, isoladas e multiplicadas. Os fungos VA encontrados (*Glomus occultum*, *Glomus aggregatum*, *Glomus microcarpum*, *Acaulospora longula*, *Acaulospora morrowae*, *Sclerocystis coremioides*, *Sclerocystis sinuosa*, *Scutellospora pellucida*), foram então separados em 2 grupos. Um, continha apenas esporos de *Acaulospora longula* (A), que foi a espécie mais bem distribuída nos solos estudados, e outro uma mistura das oito espécies (M). Ambos foram inoculados em quiabo (*Abelmoschus esculentus* (L.) Moench cv. Piranema) semeados em vasos em um delineamento inteiramente casualizado, com três níveis de fósforo (0, 10 e 60 kg P_2O_5 . ha⁻¹) em um experimento em casa de vegetação com 3 épocas de coleta (22, 32 e 47 dias) e 3 repetições, em um esquema fatorial simples de 3x3x3x3. O objetivo foi determinar-se a variação do grau

de micotrofismo, da efetividade da associação MVA e da variação do estado nutricional do quiabeiro nos diferentes tratamentos.

Foram feitas análises químicas do material vegetal (raiz e parte aérea), bem como a determinação do peso da matéria seca, da área foliar e volume radicular. Foram também estudadas as variações de alguns parâmetros envolvidos no desenvolvimento da planta tais como Taxa de Assimilação Líquida, Taxa de Crescimento Relativo, Coeficiente de Utilização de Fósforo, Influxo de Nutrientes, Razão de Área Foliar, além da Taxa de Dependência Micorrízica. Os resultados obtidos, evidenciaram a condição micotrófica da cultivar estudada. Os parâmetros medidos variaram com a época de coleta, com o nível de P aplicado e com o simbionte.

A resposta da planta à infecção foi sistematicamente maior para os tratamentos com mistura de espécies. A inoculação com *Acaulospora longula* destacou-se em geral apenas na coleta realizada aos 47 dias.

O estudo da partição da biomassa vegetal indicou que, nos tratamentos com fungos VA, houve uma tendência de aumento na relação raiz-parte aérea com o tempo, principalmente nos níveis 0 P e 10 P. Não se observaram variações significativas entre as infecções e número de esporos entre os tratamentos M e A para cada época considerada.

ABSTRACT

After the accomplishment of a partial collection of species of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal (VAM) fungus found in two representative soils of the UFRRJ's campus (Ecologia and Seropédica series), 8 species were identified, isolated and multiplied. The VAM fungus found (*Glomus occultum*, *Glomus aggregatum*, *Glomus microcarpum*, *Acaulospora longula*, *Acaulospora morrocae*, *Sclerocystis coremioides*, *Sclerocystis sinuosa*, *Scutellospora pellucida*) were then gathered in two groups. One only had *Acaulospora longula* spores that was the specie better distributed in the soils studied and the other, a mixture of the eight species. Both were inoculated in okra (*Abelmoschus esculentus* (L) Moench cv. Piranema) with three levels of phosphorus (0, 10 and 60 kg P_2O_5 . ha⁻¹).

The experiment was held in a greenhouse with 3 collections (22,32 and 47 days) and 3 replications distributed in 3x3x3 simple phatorial form. The objective

was to determine the variation of the rate of mycotrophism, of the effectiveness of the VAM association and of the variation of the nutritional state of the okra plant in the different treatments.

The chemical analysis of the plant material root and aerial part, of the weight of the material and accumulated nutrients, of the leaf area and of the root volume besides the variations in a few of the parameters evolved in the development of the plant like the rate of liquid assimilation, the relative growth rate, the coefficient of phosphorus utilization, the influx of nutrients, the ratio of foliar area, and the mycorrhizal dependency, made evident the mycotrophism in the studied cultivar. Such parameters varied according to the time of gathering, with the level of P applied and with the symbiont.

The response of the plant to infection was systematically greater for the treatments with the mixture of species. The inoculation with *Acaulospora longula* was generally evident only in the gathering accomplished at 47 days.

The study of the partition of the vegetable biomass, revealed that in the treatments with VA fungi, there occurred a tendency of increase in the root-shoot rate with time, mainly at the 10 P and 60 P levels. No significant variations were observed between the infections and the number of spores, between the M and A treatments for each time considered.

1. INTRODUÇÃO

A importância da associação micorrizica do tipo vesicular-arbuscular (VA) na absorção de nutrientes minerais pela planta, é fato já bem conhecido. Sua relevância é maior quando são estudadas em plantas desenvolvidas em ambientes tropicais onde os solos tem, em geral, baixa fertilidade especialmente em fósforo.

Estima-se portanto que a otimização de tais associações a nível de campo, seja através de inoculação de espécies eficientes, seja através da introdução de manejos agrícolas adequados, possa contribuir com uma substancial economia no uso de fertilizantes fosfatados, diminuindo desta forma, tanto as contaminações ambientais quanto os gastos financeiros e energéticos do sistema agrícola. Tal expectativa entretanto, esbarra na dificuldade em se multiplicar fungos VA massivamente em condições de laboratório. Esta dificuldade torna dispendiosa qualquer estratégia que envolva a inoculação de grandes áreas agrícolas.

Uma alternativa que permite uma maior eficiência das associações MVA, é a introdução de técnicas de manejo agrícola que induzam uma predominância, nestes solos, de espécies de fungos VA nativos eficientes. Para tanto, deve-se preliminarmente conhecer a sua ecologia e sua efetividade em culturas de interesse.

O quiabo (*Abelmoschus esculentus* (L.) cv. Piranema) por ser tradicionalmente cultivado no município de Itaguaí por pequenos produtores tem, grande significância econômica e social. Por outro, lado são pertinentes os estudos referentes às variações nos parâmetros fisiológicos, morfológicos e nutricionais, além da determinação de grau de micotrofismo desta espécie vegetal. Por serem tais informações desconhecidas, procurou-se analisá-las neste trabalho.

2. REVISÃO DA LITERATURA

A revisão a seguir apresentada abordou as principais áreas de interesse que envolvem o estudo das associações MVA. A mesma portanto nem sempre vincula os temas abordados com os objetivos maiores desta tese.

2.1. Histórico

Em 1885 FRANK, trabalhando com espécies arbóreas, caracterizou pela primeira vez as associações micorrízicas (do grego, mikes = fungo; rhiza = raiz). Por serem tais associações identificáveis visualmente, as descrições precederam em duas décadas o reconhecimento feito por HILTNER (1904) da existência de associações universais entre raízes e microorganismos em ambiente rizosférico (HARLEY e SMITH, 1983). Segundo os mesmos autores entretanto, as associações micorrízicas já eram conhecidas desde 1847 a partir dos trabalhos de REISSEK com orquídeas. De qualquer forma, FRANK

distinguiu dois grandes grupos que se diferenciavam morfológicamente entre si: as micorrizas ectotróficas e as endotróficas. A primeira, visível sem o auxílio de lentes de aumento, foi caracterizada pela presença de um tecido fúngico que encobria as raízes ativas (hoje chamado "manta"), e pela intensa colonização dos espaços intercelulares (rede de Harting). A segunda, por penetrações intra e intercelulares no cortex das raízes da planta hospedeira.

Devido a maior facilidade de observação, os primeiros trabalhos realizados envolveram associações ectotróficas com plantas arbóreas de clima temperado como *Pinus* e *Fagus*, e em espécies da família das ericáceas e orquídeas onde já eram mensuráveis os seus efeitos benéficos.

Os estudos com associações endotróficas limitaram-se até o final da década de 50 a descrições e levantamentos de sua ocorrência (MAEDA, 1954). SACCO (1957, 1962), trabalhando com ervas daninhas, talvez tenha sido o primeiro a registrar no Brasil a presença de associações MVA. O seu caráter "trófico" (este sufixo relaciona-se com a existência de uma interação nutricional), somente vai ser estabelecido a partir dos trabalhos de MOSSE (1957) com "seedlings" de macieira, quando ficou demonstrado um aumento na concentração de K, Cu e Fe em plantas com fungos micorrízicos em relação à testemunha sem o endófito. O conteúdo de P neste experimento não foi determinado.

Devido a maior dificuldade inicial em se trabalhar com associações endotróficas, o seu estudo somente ganhou vigor ao longo da década de 60 tendo sido publicado entre os anos de 1968 e 1973, pouco mais que 100 trabalhos (MOSSE, 1973). Em 1969, Peyronel e colaboradores propuseram os termos "ectomicorriza" e "endomicorriza" em substituição às micorrizas ecto e endotróficas por entenderem que essas associações não se limitavam apenas ao seu caráter trófico. SIEVERDING (1985a) por sua vez subdivide as endomicorrizas em vesicular-arbiscular (VA), orquidoide e ericoide.

Apesar de terem sido propostas várias classificações (LEWIS, 1975; HARLEY e SMITH, 1983; GIANINAZZI-PEARSON, 1984), no presente trabalho se discutirá preferencialmente as associações endomicorrízicas de tipo V.A. Discussões pormenorizadas sobre as demais associações, podem ser encontradas em outras revisões (PEYRONEL et al. 1969; MIKOLA, 1980; SMITH, 1980; HARLEY e SMITH, 1983; READ, 1983; SCANNERINI e BONFANTE-FASOLO, 1983; POWELL e BAGYARAJ, 1984).

Taxonomicamente, fungos MVA situam-se na ordem Mucorales e família Endogonaceae (TRAPPE e SCHENCK, 1982). De acordo com HALL (1987) cinco gêneros de fungos MVA são conhecidos nas endogonaceae: Glomus, Gigaspora, Acaulospora, Sclerocystis e Entrophospora. SCHENCK e PEREZ (1987) acrescentaram mais um: Scutellospora, um genero muito similar a Gigaspora. Dos quatro gêneros restantes desta família, Glaziella, Complexipes, Modicella e Endogone, sabe-se que apenas o último forma associações ectomicorrízicas, sendo

discutível o caráter micorrízico e mesmo a posição taxonômica dos três primeiros indicados. Uma revisão dos termos usualmente empregados na identificação morfológica dessas espécies, pode ser encontrada nos trabalhos de HALL (1984, 1987).

2.1.1 Distribuição das associações micorrízicas

Raízes da maioria das plantas vasculares do planeta apresentam infecção do tipo MVA (CARLING e BROWN, 1982). Espécies de fungo VA infectam mais quantidade de tecido vegetal que qualquer outro grupo de fungos (HAYMAN, 1982). Segundo GERDEMANN (1968), é mais fácil indicar o nome das famílias e gêneros de plantas que não apresentam associações MVA que aquelas que as formam. MALLOCK (1980) sugere que cerca de 4/5 das plantas são infectadas por fungos endomicorrízicos. Já TRAPPE (1977) eleva essa relação à 95% quando considerado todos os tipos de infecção micorrízica.

De acordo com vários levantamentos realizados, as associações MVA ocorrem em condições ecológicas tão diversas como no cerrado (THOMAZINI, 1974; BONONI e TRUFEM, 1983), em savanas (HOGBERG e PIEARCE, 1986; NEWMAN et al. 1986), em dunas (GIOVANNETTI, 1985), em ambientes salinos (KIM e WEBER, 1985; ROZEMA et al. 1986), semi-árido (MCGEE, 1986), florestal (ST.JOHN, 1980) e sob vários tipos de vegetação (MAEDA, 1954; READ et al. 1976; LOPES et al. 1983; SAINZ et al. 1984; SCHENCK et al. 1984; TRUFEM et al. 1985; EBBERS et

al. 1987; HOPKINS, 1987; MOORE, 1987; NEWMAN e REDDELL, 1987), e em solos submetidos a distintas condições de fertilidade (PORTER et al. 1987; SAIF, 1987). Normalmente não se encontram MVA em habitats aquáticos, em regiões de clima temperado onde predominem espécies arbóreas estritamente ectomicorrízicas como *Pinus*, *Quercus* ou *Fagus* (GERDEMANN, 1975) ou em solos ácidos com vegetação composta de plantas de família das ericáceas. Estas apresentam infecção do tipo ericóide (HAYMAN, 1982). Por outro lado, a ocorrência natural de infecção ectomicorrízica em ambientes tropicais é infrequente (MIKOLA, 1980).

Alguns outros grupos de plantas não apresentaram infecção (ou as apresentam raramente) como as Caparaceas, Chenopodiaceas, Funcaceaes, Proteaceaes e Cruciferae (GIANINAZZI-PEARSON, 1984). TESTER et al (1987) e TRAPPE (1987), por outro lado, indicaram em extensos levantamentos, inúmeras excessões as quais inibem quaisquer generalizações e evidenciam uma amostragem ainda deficiente. É evidente entretanto, a existência de espécies vegetais onde esse fenômeno ocorre e para tentar explica-los, algumas hipóteses foram formuladas, tais como: exudação de fungitóxicos, ausência de exudados estimuladores da infecção e forma das raízes. OCAMPO et al (1980) e principalmente TESTER et al (1987) discutem essas possibilidades e ao constatarem resultados contraditórios, sugerem que a ausência de infecção é causada mais por variáveis que atuam na epiderme e cortex

do que por variáveis extra-radiculares, como a quantidade e qualidade de exudados.

TESTER e colaboradores propõem que o controle da penetração dos fungos micorrízicos no tecido radicular é exercido a partir de interações entre os simbiontes ao nível da parede celular e/ou lamela média. Nesta região, algum tipo de "reconhecimento" mútuo deve ocorrer, como por exemplo uma interação de macromoléculas complementares presentes nas superfícies das paredes celulares dos organismos (BONFANTE-FASOLO, 1984). A inibição da infecção por ação de compostos alelopáticos, entretanto, não pode ser descartada (DEL MORAL et al. 1978; ROSE et al. 1983).

De qualquer forma, TRAPPE (1987), após ter compilado as informações publicadas sobre a ocorrência e distribuição ecológica das associações micorrízicas, chega a conclusões pouco otimistas quanto à suposta ocorrência universal das mesmas. As cerca de 6500 espécies de angiospermas examinadas representam apenas 3% do número total de espécies do planeta. Ainda segundo TRAPPE, mesmo aceitando-se a estimativa de que 95% das plantas vasculares pertencem a famílias de plantas micorrizáveis, não se pode concluir que elas o sejam obrigatoriamente. Pelo contrário, a evolução das associações micorrízicas sugere que as espécies vegetais facultativas ou autotróficas (i.e., as que independem do fungo micorrízico para sua nutrição) constituem o tipo de trofismo mais evoluído.

2.1.2 Evolução

PIROZYNSKI e MALLOCH (1975) propuseram que as plantas terrestres são um produto de uma antiga e permanente simbiose entre algas verdes semi-aquáticas e um fungo aquático similar aos atuais ficomicetos - MVA. Em outras palavras, a colonização dos solos por plantas e a sua evolução, foi somente possível graças a essa simbiose primitiva que permanece até hoje. Se for assim, as associações micorrízicas tem a mesma idade das plantas terrestres ie, cerca de 370 milhões de anos (HARLEY e SMITH, 1983). De acordo com BAYLIS (1975), as plantas vasculares mais primitivas apresentavam um sistema radicular rudimentar com poucas ramificações, ausência de pelos radiculares e com raízes em geral maiores que 0.5 mm de diâmetro. Sob tais condições (solos primitivos inférteis e ressecados e sistema radicular rústico) as primeiras plantas terrestres somente sobreviveriam se associadas a fungos ficomicetos micorrízicos, e se apresentassem micotrofismo obrigatório. Coletas de material fossilizado como as de BERCH e WARNER (1985), STUBBLEFIELD et al (1985) ou as citadas por NICOLSON (1975) onde infecções micorrízicas muito similares as atuais MVA são observadas, parecem confirmar tal hipótese. Por outro lado, espécies vegetais que não apresentam esta infecção, podem ter se originado de ecossistemas especiais onde o fósforo era abundante.

Sabe-se por outro lado que ascomicetos e basidiomicetos (AB) onde se situam os fungos ectomicorrízicos, são mais evoluídos que os ficomicetos (F), onde situam-se os atuais fungos VA. A condição mais evoluída das associações ectomicorrízicas em relação às MVA, é sustentada por registros fósseis (TRAPPE, 1987), pela maior frequência de espécies AB com atividade saprofítica (PIROZYNSKI e MALLOCH, 1975; HARLEY e SMITH, 1983), pela sua maior habilidade em absorver e assimilar compostos orgânicos nitrogenados do solo como proteínas e aminoácidos (ABUZINADAH e READ, 1986), pela sua maior capacidade de disseminação e de competição com fungos MVA (PIROZYNSKI e MALLOCH, 1975; JANOS, 1980) e pela maior ocorrência destas associações em espécies vegetais taxonomicamente mais evoluídas (TRAPPE, 1987). Finalmente TRAPPE (1987) em seu extenso levantamento concorda que existem fortes indícios de haver uma tendência das associações micorrízicas evoluírem das envolvidas ficomicetos (F-MVA) para que envolvem asco ao basidiomicetos (AB-ectomicorrizas).

2.2. Infecção MVA: Desenvolvimento e Características

A infecção MVA caracteriza-se pela colonização inter e intracelular do tecido cortical de raízes ativas por hifas oriundas do desenvolvimento de propágulos infectivos como esporos, fragmentos de hifa (TOMMERUP, 1984), ou vesículas (BIERMAN e LINDERMAN, 1983), e pela presença de duas

estruturas típicas: vesículas e arbusculos. As várias etapas desse processo, como a germinação e desenvolvimento das hifas no solo, a infecção "per se", a expansão da infecção na raiz e das hifas extraradiculares no solo sofrem influência de inúmeros fatores bióticos e abióticos que merecem ser discutidos mais detalhadamente.

2.2.1. Germinação e Desenvolvimento do Propágulo

Sabe-se que os esporos por serem uma estrutura de resistência do fungo, retém sua capacidade de infecção por mais tempo que os demais propágulos (TOMMERUP, 1984). Fungos MVA entretanto, propagam-se pelo solo principalmente através de raízes infectadas (RIVES et al. 1980; SIEVERDING, 1985a), e em menor escala através de artrópodos (RABATIN e STINNER, 1985), minhocas, vento e grandes animais (HETRICK, 1984).

As investigações sobre a germinação de esporos são mais conhecidas que os fatores estimulantes de crescimento dos demais propágulos (BOWEN, 1987). READ et al (1976) encontraram uma maior capacidade infectiva das hifas em relação aos esporos. Sabe-se que as hifas não se direcionam preferencialmente para raízes (MOSSE e HEPPEL, 1975; POWELL, 1976). A infecção depende portanto, da capacidade de ramificação das hifas no solo e de sua forma de expansão. Portanto, o estudo do desenvolvimento das hifas no solo torna-se importante para observações sobre a colonização de fungos - MVA.

Tanto a germinação quanto o crescimento de hifas apesar de serem fenômenos distintos e de responderem diferentemente aos estímulos ambientais, são influenciados por variáveis físicas, químicas e microbiológicas do solo (BOWEN, 1987). A ação de raízes tende a influenciar mais no desenvolvimento das hifas que na germinação de esporos (SANDERS e SHEIKH, 1983). Segundo BOWEN (1987), temperatura, umidade e pH são os 3 fatores que mais influenciam a germinação de esporos. A partir de estudos como os de DANIELS e TRAPPE (1980), VAN NUFFELEN e SCENCK (1984), DAFT et al (1987), GUNASEKARAN et al (1987) e KOSKE (1987), o autor indica que em função da espécie de fungo MVA envolvida, a germinação pode ocorrer a temperaturas de solo situadas entre os 5°C e 34°C ou mais. O desenvolvimento das hifas são influenciadas de maneira similar sendo inibidos em temperaturas extremas.

A germinação e a expansão das hifas diminuem com a redução ou com o aumento excessivo da umidade no solo (BOWEN, 1987). Essa redução deve estar ligada ou à ausência de hidratação dos propágulos ou à diminuição do oxigênio disponível pois, como se sabe, fungos VA são aeróbicos. A germinação entretanto têm sido observada em faixas de umidade bem amplas (BOWEN, 1987).

A exceção do pH, não se observam grandes influências da fertilidade do solo sobre o desenvolvimento dos propágulos (HETRICK, 1984; BOWEN, 1987). Tal observação é confirmada apenas parcialmente por SIQUEIRA et al (1982) que

trabalhando em meio de cultura enriquecido em P, observaram aumentos tanto na taxa de germinação quanto no desenvolvimento do tubo germinativo na presença de NPK.

O enriquecimento com substratos orgânicos como glicose, frutose, sacarose entre outros tende a inibir tanto a germinação quanto ao desenvolvimento do tubo germinativo (HETRICK, 1984). O mecanismo pelo qual essa inibição ocorre é ainda pouco entendido. Pode haver tanto um efeito direto como indireto através de um aumento da atividade de microorganismos hiperparasíticos (ROSS e DANIELS, 1982; e SIQUEIRA, 1984b) após aplicação de material orgânico. Tal sugestão não parece suficiente pois SIQUEIRA et al (1984a) trabalharam em ambiente (agar e esporos) esterilizado. Por outro lado, MAYO et al (1986), MOSSE e MUGNIER (1987) e MUGNIER e MOSSE (1987) partindo de uma abordagem oposta, encontraram que a microflora associada a esporos estimula sua germinação. Por outro lado, GRAHAM (1982) indicaram a influência positiva de exudações de raízes de citrus tanto na germinação quanto no crescimento de tubo germinativo.

HEPPER e WARNER (1983) e WARNER (1984) indicaram uma capacidade de hifas infectivas se desenvolverem em material orgânico (turfa) mesmo na ausência de raízes. Essa possível capacidade saprofítica de fungos MVA (tidos como organismos obrigatórios i.e, somente se multiplicam em contato com raízes ativas de plantas), torna mais complexo os estudos referentes às relações entre materiais orgânicos e associações VA.

O pH ótimo para a germinação do propagulo terá em geral o mesmo valor encontrado no solo de onde a espécie foi coletada. Esse fenômeno é geral e ocorre também com as demais variáveis ambientais como temperatura e umidade entre outros. Assim, *Glomus mosseae* que germina em agar à pH 6 e 9, é frequente em solos alcalinos (HETRICK, 1984).

O efeito do pH talvez seja indireto através da alteração da disponibilidade de nutrientes no meio. SIQUEIRA et al (1984a), sugeriu esse processo ao determinar o caráter fungistático do Al^{+3} (mais do que o pH "per se") em alguns fungos MVA. Da mesma forma ANGLE e HECKMAN (1986), estudando o efeito de lodo de esgoto com elevados níveis de metais pesados na infecção micorrízica, encontraram efeitos inibidores apenas em valores de pH baixos.

2.2.2. Características da Infecção MVA

A infecção micorrízica limita-se ao espaço compreendido entre a epiderme e o tecido cortical de raízes ativas. Hifas do fungo não ultrapassam a endoderme nem tão pouco são encontradas nas regiões meristemáticas ou suberificadas. A infecção inicia-se a partir do contato dessas hifas com raízes, através da formação ou não de um apressório. Segue-se por sua penetração por entre a células epidérmicas (menos frequentemente por pelos radiculares) situados na região de alongamento e diferenciação de raízes

(CARLING e BROWN, 1982). Podem haver de 2 a 21 pontos de entrada por milímetro de raiz (READ e STRIBLEY, 1975).

A colonização posterior (intra e intercelular) não causa danos físicos às células corticais apesar das mesmas serem comprimidas e da lamela média ser total ou parcialmente destruída (HARLEY e SMITH, 1983). Essa destruição sugere a ocorrência de uma ação enzimática durante este processo além da simples ruptura mecânica dos espaços intercelulares (KASPARI, 1975; GIANINAZZI-PEARSON et al. 1981; SCANNERINI e BONFANTE-FASOLO, 1983). De acordo com HARLEY e SMITH (1983) entretanto, tal ação parece improvável devido à baixa capacidade hidrolítica dos fungos MVA. De qualquer forma, estima-se que a taxa de crescimento da infecção intraradicular seja de 0.4 a 1.22 mm.dia⁻¹ (BRUNDRETT et al. 1985).

A parede das hifas, fica praticamente em contato direto com a parede celular do hospedeiro (CARLING e BROWN, 1982). O seu crescimento ocorre não por multiplicação celular como os tecidos vegetais, mas pelo prolongamento de seus pontos apicais, através da deposição contínua de material sintetizado e translocado a partir de suas partes mais velhas (ARONSON, 1966). A parede celular dos fungos difere-se em relação ao das plantas por serem compostas por microfibrilas de polissacarídeos cujo principal componente é a quitina (e não a celulose) que são ligados covalentemente a proteínas. A matriz celular apresenta cargas cuja origem e função é também similar à CTC das raízes (ARONSON, 1966). Essas cargas devem

estar associadas à cadeias glicoproteicas mas sua quantificação é ainda incerta.

Hifas extramatriciais são em geral fortemente vacuoladas em relação às intercelulares. Elas medem em média de 2 a 6 µm de comprimento, não apresentam ramificações, e desenvolvem-se em geral longitudinalmente ao longo do cortex (HETRICK, 1984). Pelo menos no caso das associações ectomicorrízicas, onde a colonização intercelular é intensa, o transporte simplástico entre células do tecido cortical é interrompido (SMITH, 1980; CERUTI et al. 1983). Nas associações MVA por outro lado, os plasmodesmatas que interligam células vegetais ainda estão presentes (HETRICK 1984). A existência de conexões diretas entre a planta e o fungo ainda não foi determinada (BONFANTE-FASOLO et al. 1981). As trocas entre os simbiossomas deve ocorrer portanto através do apoplasto.

O protoplasma de fungos MVA é multinucleado (BONFANTE-FASOLO et al. 1987). Ele é circundado por uma membrana externa (plasmalema) e é movimentado ao longo da hifa por fluxos citoplasmáticos. De acordo com HILL (1966), o fluxo na maioria dos fungos é unidirecional (direção apical), e é provocado pelo aumento do volume de vacúolos situados na região mais velha das hifas e/ou através da síntese de material protoplasmático também mais ativa nessa região. O movimento em fungos MVA é entretanto bidirecional (COX et al. 1975; GIANINAZZI-PEARSON e GIANINAZZI, 1983). Apesar disto, o maior fluxo continuará tendo a direção do crescimento ou da

reprodução do fungo (HICKMAN, 1966). Trabalhando com *Glomus mosseae*, COX et al (1980), encontraram em hifas extramatriciais, valores de fluxo citoplasmático equivalentes a 12.6 cm.h^{-1} . As consequências de fluxo tão altos na translocação de nutrientes, é discutido no item 2.4.

Algumas células situadas nas camadas médias e mais internas do cortex podem sofrer invaginação por hifas dando origem a um complexo sistema de ramificações intracelulares: os arbúsculos. Estas células, que tem seus plasmalemas invaginados, mantêm a integridade de suas membranas de tal forma que o fungo não penetra no protoplasma (KASPARI, 1975). A célula vegetal, reage à infecção aumentando tanto o número de organelas e volume citoplasmático, quanto sua atividade metabólica (KASPARI, 1975; GIANNINAZI-PEARSON et al. 1981). Segundo SMITH (1980), o volume celular pode aumentar em até 15 vezes em relação à célula sem o arbúsculo, enquanto HARLEY e SMITH (1984), indicam aumentos de até 23 vezes para o volume e de 3 vezes para a área do plasmalema o que é considerado um valor subestimado (DEXHEIMER et al. 1985).

Durante a invaginação, estruturas matriciais são sintetizadas pela célula hospedeira e a hifa é circundada por uma matriz similar em forma e conteúdo à da parede celular da célula cortical. Esta matriz portanto, é composta basicamente por polissacarídeos (principalmente pectina e celulose) e proteínas, e vai se situar entre a parede do fungo e a plasmalema do hospedeiro (SCANNERINI e BONFANTE-FASOLO, 1979). Com a contínua ramificação dicotômica da hifa (a menor

das quais pode vir a ter o diâmetro de uma mitocôndria i.e., 0,3 - 0,5 nm), a matriz circundada diminui de espessura e sua organização é modificada (GIANINAZZI-PEARSON et al. 1981). As fibrilas apresentam-se soltas e desorganizadas, chegando mesmo em alguns casos a desaparecer (SCANERINI et al. 1979; BONFANTE-FASOLO et al. 1981; HETRICK, 1984). Nesta fase, a síntese de quitina pode ser interrompida (HETRICK, 1984).

A diminuição da atividade da plasmalema, com a diminuição da síntese de fibrilas, a desorganização da matriz celular e a drástica redução do espaço matricial que separa a parede do fungo com a plasmalema do hospedeiro ocasionam, provavelmente, importantes alterações no processo de absorção dos simbiossitos (DEXHEIMER et al. 1979; 1985). E nessa região de maior contato e menor resistência que as trocas bidirecionais entre os organismos ocorrem (HARLEY e SMITH, 1984). É importante ressaltar que a plasmalema não sofre qualquer modificação estrutural ou citoquímica. As alterações restringem-se à matriz que envolve as estruturas arbusculares. Uma outra modificação de grande importância para a nutrição do hospedeiro é o intenso aumento da atividade da ATPase nas estruturas arbusculares apicais (GIANINAZZI et al. 1979; MARX et al. 1982). As implicações desse fenômeno são tratadas no item 2.4.

Na interface hospedeiro-fungo, estão presentes estruturas vesiculares, contínuas ao plasmalema, de tamanho variável, e originários de invaginações desta membrana. Sua estrutura é a mesma da do plasmalema e recebem o nome de

plasmalemosomas (COLE e LIN, 1970). Sua função aparente seria a síntese de fibrilas e/ou simplesmente o aumento da área de troca entre os simbiosomas (DEXHEIMER et al. 1979). Uma outra estrutura pode também estar presente: os lomossomas. Aparentemente, estes, são similares em sua função aos plasmalemosomas, distinguindo-se destes quanto à origem. Enquanto os plasmalemosomas originam-se com a invaginação do plasmalema, os lomossomas são formados com o sequestro de material vesicular citoplasmático extrusado pelo plasmalema e circundado por material matricial. De acordo com MARCHAND e MOORE (1973) entretanto, os lomossomas certamente apresentam atividade enzimática (síntese de parede celular?) enquanto os plasmalemosomas seriam locais apropriados a trocas de material. Essa sugestão é reforçada pelas observações de JEANMAIRE et al (1985), que não encontraram atividade de fosfatases neutras em plasmalemosomas. Essas enzimas estão aparentemente ligadas à síntese de polissacarídeos e são encontrados ao longo do plasmalema de células em diferenciação ou que tenham sofrido invaginação arbuscular. Elas são aparentemente, importantes na síntese da matriz celular.

Uma vez iniciada sua senescência, os arbúsculos têm seu conteúdo protoplasmático deslocado para pontos de crescimento ou de reprodução do fungo (CARLING e BROWN, 1982; TOTH e MILLER, 1984). Sua parede é então envolvida pela matriz celular até ser totalmente colapsada. Aparentemente existe algum processo de degradação desse material apesar de

não se ter registrado atividades enzimáticas a partir do hospedeiro (GIANINAZZI-PEARSON et al. 1981). A vida útil de um arbúsculo limita-se segundo HETRICK (1984) a 4 - 5 dias. BRUNDRETT et al (1985) e CARLING e BROWN (1982) entretanto, estendem esse período até os 12 e 15 dias respectivamente. Provavelmente esse período vai variar com as espécies envolvidas, com seus estádios de desenvolvimento e com a época do ano (HARLEY e SMITH, 1983). Com o final da infecção, a célula hospedeira retorna ao seu estado anterior.

As vesículas, são outra das estruturas que caracterizam as MVA. São órgãos de armazenamento do fungo e contém basicamente lipídeos, em especial triglicerídios (COOPER e LOSEL, 1978). De acordo com COX et al (1975) a síntese de lipídeos pode ser um "sink" alternativo para fotossintetatos por serem estruturas (compostos carbonados) estáveis e não reabsorvidos pelo hospedeiro. Estudos referentes à sua fisiologia, capacidade infectiva e composição são ainda escassos (HARLEY, 1975; e BOWEN, 1987).

2.2.3. Desenvolvimento da Infecção

A infecção MVA desenvolve-se em 3 fases: uma infecção primária que corresponde à uma fase lag onde a colonização é baixa seguida de outra onde ocorre um período de rápido crescimento onde a infecção se expande à uma taxa bem maior que a anterior e finalmente uma terceira fase em que um "plateau" é atingido e a infecção é máxima. Neste

último estágio, um equilíbrio é atingido entre a taxa de crescimento das raízes e dos fungos micorrízicos (SAIF, 1977; SANDERS e SHEIKH, 1983). A dinâmica desse crescimento obedece a uma curva sigmoideal similar à encontrada no crescimento da maioria das populações de organismos vivos. Quando a infecção atinge sua estabilização (plateau), a massa fúngica pode corresponder à 4, 9 e 17% da biomassa radicular total de *fragaria sp.*, cebola e trevo respectivamente (SMITH, 1980) ou até 7.3% da biomassa total de uma planta de soja (BETHLENFALVAY et al. 1982a,b).

A taxa de expansão da infecção é influenciada por inúmeros fatores tais como densidade e distribuição de propágulos no solo (CARLING et al. 1979; POWELL, 1981; SANDERS e SHEIKH, 1983; SMITH et al. 1986), pela densidade e geometria das raízes (POWELL, 1981; BAATH e HAYMAN, 1984), idade da planta (HEPPER, 1985; JAKOBSEN e NIELSEN, 1983), pela luminosidade, temperatura e umidade (FURLAN e FORTIN, 1977; SMITH, 1980), por efeitos alelopáticos (IYER, 1980; ROSE et al. 1983, ST. JOHN e COLEMAN, 1983) e principalmente pela espécie de fungos e planta envolvidos (HEPPER, 1985; SCHUBERT e HAYMAN, 1986), e sua nutrição (SIQUEIRA et al. 1984a; HEPPER, 1985; SCHUBERT e HAYMAN, 1986).

Segundo VAN NUFFELEN e SCHENK (1984), a taxa de crescimento do fungo na raiz é inversamente proporcional ao número de pontos de infecção. WALKER e SMITH (1984) por outro lado indicam que os pontos de infecção são proporcionais à densidade de propágulos a qual de acordo com

WILSON (1984b), influencia mais a infecção que a própria idade da planta. SANDERS e SHEIKH (1983) entretanto, sugerem que a infecção primária é influenciada principalmente pela taxa de germinação dos propágulos, de crescimento da raiz e das hifas. Já KRISHNA et al (1985), HECKMAN e ANGLE (1987) e THOMAS e GHAI (1987), encontraram variações na colonização entre cultivares de milho, soja e côco. Eles sugerem que a infecção relaciona-se com as características genéticas da planta.

Parâmetros gerais portanto, que indiquem com precisão como a expansão da infecção é influenciada, ainda não foram determinados. Segundo BOWEN (1987), a simbiose caracteriza-se por ser uma infecção "contida". O que a contém e como, são ainda questões em aberto apesar de fortes indícios apontarem para um envolvimento neste processo, do metabolismo do carbono. Uma discussão mais detalhada sobre esse fenômeno é feita no item 2.3.

2.3. Balanço Energético - Carbono

Normalmente o desenvolvimento de fungos MVA em raízes de plantas, diminui com o aumento dos teores de P no tecido vegetal (MENGE et al. 1978; GRAHAM et al. 1981; STRIBLEY et al. 1980; SAME et al. 1983). De acordo com RATNAYAKE et al (1978) ao elevar-se os níveis de P o conteúdo de fosfolipídeos nas membranas celulares aumenta. Desta forma, a quantidade de exudados (principalmente açúcares

reduzidos) diminuiu devido à menor permeabilidade celular. SAME et al (1983) e SIQUEIRA et al (1984a) sugerem que a infecção micorrízica estaria mais associada à concentração de carboidratos solúveis nas raízes do que propriamente à permeabilidade celular. O aumento nesses teores, diminuiria a infecção. Essas observações entretanto não concordam com as registradas por AZCON e OCAMPO (1984).

Os resultados contraditórios indicam que mecanismos pelos quais P inibe a infecção MVA permanecem desconhecidos. Fortes evidências entretanto, indicam que o processo é controlado pelo metabolismo do carbono no hospedeiro o qual, por sua vez, é influenciado por sua nutrição em P (SIQUEIRA et al. 1984a).

O aumento da absorção de P por parte da planta micorrizada tem como custo para o hospedeiro um maior dreno de fotossintetatos para sustentar energeticamente o fungo VA (SMITH, 1980; HARRIS e PAUL, 1987; HARLEY e SMITH, 1983).

PANG e PAUL (1980) usando ^{14}C observaram um aumento de 74% nas perdas de CO_2 em raízes de soja como resultado da infecção dupla MVA e *Rhizobium*. Já KOCH e JOHNSON (1984), utilizando-se também de ^{14}C aplicado em folhas de citrus, conseguiram recuperar de 66 à 67% do carbono aplicado no sistema radicular.

Esse maior dreno de C imposto à planta, é principalmente devido ao aumento da respiração radicular (PANG e PAUL, 1980; SNELLGROVE et al. 1982; HARRIS et al. 1985), e a produção de micélio e esporos (HO e TRAPPE, 1973;

COX et al. 1975). A quantidade de C fixado pelo fungo tem variado de 4 à 17% do total fotossintetizado pela planta (HARRIS e PAUL, 1987; DOUDS et al. 1988).

Para compensar tal dreno, a planta aumenta a fotossíntese por unidade de área foliar, que pode ser 8-12% superior às das plantas não micorrizadas (HARRIS e PAUL, 1987). O aumento das taxas fotossintéticas pode ser resultados tanto de mecanismos indiretos que envolvam controle hormonal (aumento da atividade da giberelina) quanto de efeitos diretos ocasionados por "feed back" no acúmulo de carboidratos na planta (GEIGER, 1976; MOLDAU e KAROLIN, 1977; HEROLD, 1980). A situação entretanto agrava-se se houver drenos de C originados por outras associações como com bactérias do genero *Rhizobium* por exemplo. Neste caso, o fluxo de C para o sistema radicular pode aumentar em até 12% (HARRIS e PAUL, 1987).

2.4. Nutrição

2.4.1. Aspectos Gerais

Normalmente o maior crescimento de plantas devido as associações MVA deve-se principalmente, à sua melhor nutrição mineral. Este efeito ocorre, em geral, graças ao maior volume de solo explorado por raízes micorrizadas. A partir de raízes infectadas, fungos simbiotes emitem hifas pelo solo tornando-se capazes de absorver nutrientes além da zona de

esgotamento (ou de depleção) das raízes. Esta região desenvolve-se em torno de raízes ativas e em solos deficientes em P quando a raiz absorve fosfatos mais rapidamente que sua reposição via difusão. De acordo com HAYMAN (1983), a zona de esgotamento pode estender-se por até 1 mm de distância da raiz. Este valor no entanto vai depender do solo, do influxo, de fatores ambientais como a umidade e atividade microbiológica entre outros (BIELESKI, 1973). Desta forma, fungos MVA diminuem a distância em que ions devem difundir-se pelo solo até serem absorvidos. Por este motivo, o maior efeito da associação MVA será sobre elementos minerais que se movimentam por difusão (P, Cu, Zn entre outros) e em plantas que se caracterizam por um sistema radicular rústico, com poucos pelos radiculares ou ramificações (BAYLIS, 1975; HAYMAN, 1982). Ions que movimentam-se por fluxo de massa (como em geral N) tem sua absorção pouco afetada pela associação MVA (HARLEY e SMITH, 1983). Situações particulares serão discutidas em outro momento (ver 2.4.3).

A forma do desenvolvimento das hifas no solo é de grande importância para a maior eficiência da infecção (CLARKSON, 1985a,b). De acordo com RHODES e GERDEMANN (1978), hifas podem alcançar até 8 cm de distância da raiz. Por outro lado, SMITH (1980) indica para cebola, trevo e centeio valores de 0,8; 1,29 e 1,34 metros de hifa extramatricial para cada centímetro de raiz infectada respectivamente.

Fungos micorrízicos podem alterar a cinética de absorção das plantas (STRAKER e MITCHELL, 1987). CRESS et al (1979), trabalhando com tomate, encontram valores menores de K_m para plantas com MVA, tanto em baixas quanto em altas concentrações de P. Os valores V_{max} mantiveram-se iguais para baixos níveis de P. Para concentrações maiores, esse valor foi maior para plantas infectadas. Isso sugere que, além de uma maior afinidade por P (menor K_m), plantas micorrizadas podem apresentar um aumento de número de sítios de absorção (maior V_{max}). Ambos os fenômenos independentes um do outro, contribuem portanto, para um maior influxo deste elemento na planta.

KARUNARATNE et al (1986) por outro lado, trabalhando com plantas de soja e em concentrações de P menores, encontraram em plantas com MVA, maiores valores tanto para K_m quanto para V_{max} . De acordo com os autores, os resultados aparentemente contraditórios podem ser explicados pelas características distintas das plantas, pelos diferentes níveis de P na solução, pelos diferentes estádios de desenvolvimento das plantas e finalmente pelos diferentes períodos de "fome" submetido às espécies vegetais. HAYMAN (1983) sugere que a diferença da eficiência dos fungos MVA pode variar com o ambiente. Tal fato pode também explicar a discrepância dos resultados acerca da cinética de absorção de plantas micorrizadas. De qualquer forma, apesar de existirem variações nos parâmetros de absorção, elas não influenciam tanto a absorção de nutrientes quanto o aumento do volume de

solo explorado mesmo porque, conforme HAYMAN (1983), em solos inférteis, o importante é a quantidade de íons fosfato que alcançam as raízes e não a sua taxa de absorção.

Com a possibilidade de alteração da cinética de absorção de plantas com associações MVA, os estudos envolvendo a distribuição da biomassa fúngica ganharam destaque. Isto porque menores valores para K_m e maiores para V_{max} poderiam ser esperados para um sistema micorrízico que apresentasse um profuso desenvolvimento de hifas extraradiculares, em relação a outro que desenvolvesse pouca biomassa externa. Segundo GRAHAM et al (1982) trabalhando com citrus, a eficiência da associação relaciona-se diretamente com a maior quantidade de hifas extramatriciais. Da mesma forma, ABBOTT e ROBSON (1985) trabalhando com 4 espécies de fungos - VA, observaram uma correlação significativa entre efetividade do fungo e sua biomassa extramatricial. BETHLENFALVAY et al (1982b), trabalhando com soja, encontraram que o crescimento das hifas extraradiculares influenciam mais a resposta das plantas que as intraradiculares.

Outras propostas tem sido feitas com o objetivo de correlacionar alguns parâmetros da infecção (como a biomassa fúngica) com o crescimento das plantas. Para HAYMAN (1982), COOPER (1984) e CLARKSON (1985a,b) mais importante que a biomassa, é a forma em que as hifas se distribuem no solo. Já para HARLEY e SMITH (1983), a quantidade de arbúsculos talvez seja um parâmetro importante.

As hipóteses sugeridas nos parágrafos precedentes, dizem respeito à quantificações morfológicas da infecção. A influência do fungo pode entretanto, estar mais ligada à demanda da planta por nutrientes do que por exemplo, o comprimento ou a biomassa das hifas (COOPER e TINKER, 1978b). Talvez aspectos bioquímicos ligados a atividade enzimática do sistema de absorção, translocação e liberação de P na raiz, contribua também para a maior eficiência da associação MVA (WOOLHOUSE, 1975). KOUGH e GIANINAZZI-PEARSON (1986), trabalhando com várias espécies de fungos VA em cebola, não observaram correlação no crescimento da planta com sua colonização ou biomassa arbuscular, mas com a atividade metabólica dos simbiontes. Como se viu, apesar dos mecanismos ainda não estarem bem esclarecidos, a importância das associações MVA está exaustivamente documentada. Segundo GIANINAZZI-PEARSON e GIANINAZZI (1986) ocorrências de respostas positivas no crescimento de plantas após infecção MVA, principalmente em solos inférteis, não são mais novidades. Elas baseiam-se em um modelo normalmente aceito em que hifas extraradiculares permitem às raízes, a exploração de um maior volume de solo.

Mecanismos complementares a este (exploração de um maior volume de solo) entretanto, foram propostos. Além da diminuição do K_m e aumento do V_{max} , BAREA et al (1975), AZCON et al (1986), RAJ et al (1981) e BAREA e AZCON-AGUILLAR (1983) entre outros, sugeriram a existência de associações sinérgicas entre fungos VA e bactérias solubilizadoras de

fosfato. Outros autores indicam a possibilidade de exudação de fosfatases pelo simbiote, ocasionando a solubilização direta fontes de fósforo orgânico não solúvel (ALLEN et al. 1981; GIANINAZZI-PEARSON e GIANINAZZI, (1983) e a liberação de ácidos orgânicos pelas hifas (JURINAK et al. 1986; LAPEYRIE et al. 1987). Estas hipótese serão discutidas adiante. Todas essas suposições foram e continuam sendo testadas e seus resultados são em geral contraditórios.

Acredita-se que plantas MVA, absorvem P apenas do "pool" solúvel no solo (P-labil) e que elas são incapazes de utilizar fontes de P inaccessíveis às raízes sem infecção (SANDERS e TINKER, 1971; HAYMAN e MOSSE, 1972; SMITH, 1980). Contraditoremamente, plantas micorrízicas em geral respondem positivamente tanto à adição de fontes de P inorgânicas insolúveis (CABALA-ROSAND e WILD, 1982; YONG et al. 1986), quanto de P orgânico (HERRERA et al. 1978). Teoricamente, podem estar ocorrendo 2 fenômenos: 1. Está havendo uma solubilização direta dessas fontes de P pelo fungo-VA e 2. Está havendo um aumento de sua solubilização pela maior depleção de P na solução do solo.

A primeira sugestão é fortalecida pelas observações de HERRERA e colaboradores que trabalhando sob bosque tropical, encontraram uma conexão completa no solo entre folhas, fungos-VA e raízes. De acordo com os autores, o fósforo pode ser deslocado diretamente das folhas em decomposição para as raízes através das hifas. Para COOPER (1984) entretanto, o método usado não deixou claro se o P

absorvido foi orgânico ou e ele foi oriundo do "pool" solúvel. Por outro lado, como o experimento não foi conduzido com material esterilizado, pode ter havido a ação de bactérias solubilizadoras (HERRERA, comunicação pessoal). De qualquer forma, desde que foi detectada a atividade de fosfatase ácida, e especificamente fitases (GIANINAZZI-PEARSON e GIANINAZZI, 1986) em hifas de fungos-VA, a utilização de P orgânico pelo sistema micorrízico deixou de ser uma hipótese desprezível.

Fontes de P inorgânicos podem aumentar sua solubilização a partir da liberação de ácidos orgânicos por raízes (JAYMAN e SIVASUBRAMANIAM, 1975), e fungos (SINGH et al. 1982). Vários fungos VA como parte de seu metabolismo de carbono, exudam ácido oxálico (LAPEYRIE et al. 1987). O oxalato é capaz de reagir com ions de cálcio e precipitar-se na forma de oxalato de cálcio, diminuindo desta forma, os níveis deste elemento na solução do solo (COOPER, 1984). Seguindo esse raciocínio, JURINAK et al (1986) em um importante estudo multidisciplinar, sugerem que a maior solubilização de fosfatos não lábeis, é devida mais a mecanismos indiretos que diretos através de um ataque dos ácidos orgânicos sobre fontes insolúveis de P. Essas observações confirmam as de TINKER (1975), segundo as quais, respostas no crescimento de plantas micorrízicas desenvolvidos em presença de fontes de P insolúveis são devidas, principalmente, à maior exploração do fosfato na solução do solo já que, de uma forma geral, quanto menor a

concentração de P na solução do solo maior será a dissolução de fontes não lábeis.

Sabe-se por outro lado que a diminuição do pH do solo ocasiona uma maior solubilização de fosfatos naturais. Indícios sugerem entretanto que em relação a plantas não infectadas, plantas com associações MVA tendem a aumentar o pH da rizosfera (STRIBLEY, 1987) diminuindo-o apenas em casos especiais (AMES et al. 1983). De acordo com BUWALDA et al (1983), plantas micorrizadas apresentam uma diminuição do balanço cátion/anion em seus tecidos e esse efeito, não é consequência de uma maior absorção de P. Tratamentos com a aplicação deste elemento na ausência de MVA, apresentaram uma diminuição do somatório de cátions (talvez devido a um efeito de diluição) enquanto os tratamentos sem P mas com MVA, indicaram um aumento no somatório de anions, sem que o total de cátions fosse alterado. Ambos os tratamentos portanto, implicaram em uma diminuição da relação cátion/anion, mas através de mecanismos distintos. Enquanto P diminui a quantidade de cátions, fungos VA aumentam a de anions.

Os autores sugerem que o aumento relativo do influxo de anions em plantas micorrízicas seja um fenômeno geral e associado à alterações de metabolismo de absorção, devido a modificações do pH de rizosfera. Como se sabe, células de raízes infectadas impõem à planta um maior dreno de fotossintetatos. Se esses compostos orgânicos forem majoritariamente acídicos, ie, se apresentarem um deficit de cargas positivas, as células corticais para neutralizá-las,

terão de consumir íons H^+ . A sua diminuição no meio, levaria à um aumento do pH protoplasmático, com uma conseqüente extrusão de OH^- e/ou HCO^- . Seja como for, parece certo que a maior demanda por fotossintetatos em planta MVA ocasiona um aumento na extrusão de OH^- com conseqüente incremento na absorção de anions (JANOS, 1987).

2.4.2. Assimilação e Transporte de Fósforo.

O aumento do nível de P nas plantas MVA, ocorre em função da maior absorção deste elemento. De acordo com SANDERS e TINKER (1973), o influxo de P em plantas infectadas é de cerca de $18 \times 10^{-14} \text{ mol cm}^{-2} \text{ seg}^{-1}$. Segundo os autores esse valor é 6 vezes maior que o equivalente sem MVA. JAKOBSEN (1986), trabalhando com ervilha em condições de campo, estimou que o influxo em plantas jovens poderia chegar à $7,84 \times 10^{-14} \text{ mol cm}^{-2} \text{ seg}^{-1}$, cerca de 2,7 vezes o influxo obtido nos tratamentos fumigados (sem o fungo VA). De acordo com WOOLHOUSE (1975) e sustentado por vários outros autores (HARLEY e SMITH, 1983; COOPER, 1984; CLARKSON, 1985a), a absorção de P pelo fungo VA é ativa.

A movimentação do P nas hifas ocorre por fluxos citoplasmáticos a velocidades que podem alcançar $12,6 \text{ cm.h}^{-1}$ (ver 2.2.2). Se for considerado portanto um coeficiente de difusão deste elemento no solo de $10^{-11} \text{ cm}^{-2}.\text{seg}^{-1}$ (BIELESKI, 1973), pode-se considerar que uma zona de esgotamento seja

formada em torno das hifas. Evidências deste fenômeno entretanto ainda estão faltando (STRIBLEY, 1987).

COX et al (1980), encontraram em hifas de fungos VA, fluxo de P da ordem de $2,7 \times 10^{-9} \text{ mol cm}^{-2} \text{ seg}^{-1}$. Por outro lado, COOPER e TINKER (1981) trabalhando com a mesma espécie, *Glomus mosseae*, estimaram um fluxo médio de $2 \times 10^{-7} \text{ mol P cm}^{-2} \text{ seg}^{-1}$. Esses valores variavam com a taxa de transpiração da planta e com a temperatura do meio. Quanto maior elas fossem, maior seria o fluxo. O transporte de P nas hifas portanto, é dependente do metabolismo dos simbiontes. Eles indicam que o fungo VA diminui o tempo e a distância de deslocamento de P no solo até ser absorvido pelas raízes e principalmente, aumenta significativamente a quantidade de P interceptado.

Segundo COOPER (1984), a relação entre o nível P no solo e no fungo VA pode ser de 1 para 1000. GIANINAZZI-PEARSON e GIANINAZZI (1986) indicaram uma concentração de 280 ppm de P em micélio interno. Uma vez que este elemento é absorvido pelo fungo VA, ele é sintetizado com gastos de energia a granulos de polifosfatos (CALLOW et al. 1978; WHITE e BROWN, 1979; SMITH, 1980; CHILVERS e HARLEY, 1980; STRULLU et al. 1982). Aparentemente, a polifosfato quinase, enzima que cataliza a transferência do P terminal do ATP à poli-P, está ligada à esse processo de síntese (COOPER, 1984). Polifosfatos são estruturas moleculares inorgânicas, lineares, de grande peso molecular e cuja fórmula estrutural é $M_{n+2}P_nO_{3n+1}$ (DICK e TABATABAI,

1986). A Poli-P é resultado do acúmulo de moléculas de ácido fosfórico e íons metálicos que de outra forma (ie livres no protoplama) poderiam afetar o metabolismo celular (GIANINAZZI-PEARSON e GIANINAZZI, 1986). Sua síntese ocorre em vacúolos do fungo micorrízico e em *Glomus mosseae*, pode representar mais de 40% de seu P-total (CALLOW et al. 1978). A alta demanda energética envolvida neste processo, pode explicar a relação encontrada em algumas associações micorrízicas entre a absorção de O_2 e a acumulação de fosfato (HARLEY, 1981).

Polifosfatos tem como elemento constituinte secundário principal o cálcio (STROLLU et al. 1982; WHITE et al. 1979). De acordo com ASHFORD e colaboradores (1986), a presença de Ca confere a esta estrutura maior estabilidade por diminuir a sua solubilidade. Poli-P são estruturas osmoticamente inativas (CHILVERS e HARLEY, 1980).

De acordo com COOPER (1984), a reação de síntese catalizada pela polifosfato quinase é reversível. Assim, o Poli-P ao ser quebrado, libera ATP. Poli-P portanto, podem funcionar como armazenadores de energia. Eles não são encontrados nos arbúsculos, o que sugere que sua hidrólise ocorra nas hifas situadas nos espaços intercelulares. A forma de P liberada para o hospedeiro é a de ortofosfato (COOPER, 1984).

A transferência de P para o hospedeiro, ocorre à fluxos estimados de $1,3 \times 10^{-14}$ mol cm^{-2} seg^{-1} (SMITH, 1980). Estes valores estão próximos aos encontrados em células de

algas (HARLEY e SMITH, 1983). A atividade das ATPases, responsáveis pela energização da membrana plasmática e pela absorção ativa de P pela planta (LAUCHLI, 1984; BRISKIN, 1986), é distribuída homogeneamente ao longo desta quando as células não se encontram invaginadas por estruturas fúngicas. Na presença de arbúsculos entretanto, ocorre uma redistribuição desta atividade. Ela passa a se concentrar fortemente em torno das ramificações arbusculares, indicando com isto, que muito provavelmente as transferências de P ocorrem nessas regiões (COX e TINKER, 1976; MARX et al. 1982).

2.4.3. Metabolismo do Nitrogênio

Se uma planta absorve N - NO_3^- , o pH da rizosfera tende a aumentar devido à extrusão de OH^- ou HCO_3^- pelas raízes. Isso ocorre para que a neutralidade elétrica da célula vegetal se mantenha. No caso de planta absorver N-NH_4^+ , haverá uma extrusão de H^+ e o pH diminuirá (NYE, 1981). Portanto, uma das fontes de extrusão de OH^- com consequente aumento do pH do meio, pode ser a absorção pelas hifas de nitrato. A diminuição da concentração de H^+ em meio com fungos desenvolvidos em solução com NO_3^- é comum e já foram registrados em fungos ectomicorrízicos (HARLEY e SMITH, 1983). Além disso, de acordo com AMES et al (1983), a taxa de transferência para o hospedeiro de ^{15}N absorvido por hifas de fungos VA, pode chegar à 7×10^{-6} mol N cm^{-2} seg^{-1} o que é

superior a valores registrados para P obtidos por COX et al (1980): $2,7 \times 10^{-9}$ mol P cm^{-2} seg^{-1} .

Evidentemente, nem todo o N absorvido por fungos - VA o é, na forma de nitrato. Pelo contrário. De uma forma geral, o amônio, por ser menos móvel no solo, estimula mais as resposas positivas no crescimento de plantas MVA que o nitrato, que por se movimentar por fluxo de massa, não tem sua absorção tão influenciada pela presença do simbiote (BAREA et al. 1986).

A influência direta de fungos VA na redução do nitrato entretanto, já foi determinada (BOWEN e SMITH, (1981) citados por JANOS, (1987)). HO e TRAPPE (1975) encontraram atividade de nitrato redutase (NR) em esporos de *Glomus mosseae*. De acordo com OLIVER et al (1983), raízes de trevo com MVA e desenvolvidos em meio com NO_3^- , apresentaram uma maior atividade desta enzima provavelmente devido à uma melhor nutrição fosfatada. Os autores entretanto não registraram atividade da NR em hifas de fungos VA. Além de haverem problemas metodológicos envolvidos em sua determinação, a indução da atividade desta enzima neste estudo pode ter sido inibida por uma baixa síntese de proteínas pelo fungo. Segundo FERNANDES (1978), o aporte de formas reduzidas de N como NH_4^+ , poderia acelerar esta síntese e portanto a NR. Isso pode não ter ocorrido no experimento de OLIVER e colaboradores, pois eles se utilizaram de NO_3^- como única fonte de nitrogênio.

A importância dos fungos MVA no aumento da atividade de NR ficou mais realçada com a revisão de KNYFL (1979) onde ele indica haver um aumento desta atividade com a síntese de citocinina. Segundo ALLEN et al (1982a) fungos micorrízicos estimulam a produção deste hormônio. Seja como for, se observado o sistema como um todo (planta e fungo VA), pode-se esperar uma maior atividade da NR com uma conseqüente redução do nitrato absorvido, tanto em hifas quanto na raiz micorrizada.

Por outro lado como já visto, o nitrogênio é também absorvido na sua forma reduzida (NH_4^+). De acordo com KARUNARATNE e colaboradores (1987), a forma de N preferencialmente absorvida pelo fungo-VA é o amônio. Isso ocorre talvez pelo NH_4^+ já ser uma forma reduzida de N e não exigir do hospedeiro um gasto energético adicional para sua redução. Além disso, o fungo-VA pode absorver NH_4^+ a partir de concentrações mais baixas do que podem as raízes (SIQUEIRA e FRANCO, 1988).

Por outro lado, COXWELL et al (1985) trabalhando com trevo e vários níveis de N ($\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$) observaram uma melhor resposta quando havia uma relação de 75% de nitrato para 25% de amônia. Aparentemente houve neste caso, um mais eficiente uso de fotossintetatos na formação dos aminoácidos conforme já indicado por FERNANDES (1978). No trabalho de COXWELL e colaboradores, o conteúdo de aminoácidos duplicou-se em plantas MVA. De acordo com GENETET et al (1984), o nitrogênio assimilado por fungos ectomicorrízicos encontra-se

principalmente na forma de glutaminas. Já COOPER (1984) indica a predominância de arginina e citrulina em raízes com MVA em relação as não infectadas. Esses aminoácidos são formados em condições de deficiência em F onde a disponibilidade de esqueletos de carbono é baixa. Nessa situação, compostos amídicos ou de alta relação N/C, tendem a ser formados (FERNANDES, 1978).

A assimilação de N pode ocorrer no fungo-VA tanto através do sistema GDH quanto do GS/GOGAT (GENETET et al. 1984; SMITH et al. 1985; PLASSARD et al. 1986; KARUNARATNE et al. 1987). Segundo St. JOHN et al (1985) em fungos VA, o sistema GS/GOGAT será mais importante quando os níveis de NH_4^+ no solo forem baixos. Já o sistema GDH predomina com níveis mais altos. Fenômeno semelhante é registrado em plantas (FERNANDES, 1978).

A transferência do nitrogênio de fungos ectomicorrízicos e ericoides para a planta ocorre em sua forma orgânica (GENETET et al. 1984). Alguns fungos destes tipos, liberam na matriz arbuscular principalmente o glutamato (HARLEY e SMITH, 1983) ou glutamina (GENETET et al. 1984).

A absorção pela planta de moléculas orgânicas está aparentemente ligada a um simporte (POOLE, 1978). De acordo com BAJWA et al (1986) confirmado por FINDENEGG et al (1986), se a planta absorver aminoácidos acídicos (ácido glutâmico, aspartato) o pH do meio aumenta. O pH diminui se aminoácidos neutros (alamina, glutamina, leucina, tirosina entre outros)

e básicos (arginina) forem preferencialmente absorvidos. Da mesma forma o pH diminui com a absorção de aminoácidos sulfúricos (cistina, cisteína, metionina) e amino açúcares (glucosamine). Estudos mais detalhados acerca do metabolismo do N em associações MVA são necessários para estabelecer se as suas implicações no pH de rizosfera, balanço cation-anion e metabolismo do C entre outras.

Várias revisões e trabalhos discutem a atividade proteolítica e celulolítica de fungos ectomicorrízicos e ericoides (BAJWA et al. 1985; ABUZINADAH et al. 1986a; BAJWA e READ, 1986; DAHM et al. 1987). Atividades deste tipo em fungos-VA ainda não foram registradas.

2.4.4. Interação Entre Fungos VA e Bactérias Fixadoras de N.

Aparentemente, hifas de fungos - VA podem absorver e translocar qualquer elemento mineral normalmente absorvido por raízes. Como já visto, o N é um desses casos (ver 2.4.3). Ao contrário de algumas sugestões iniciais entretanto, fungos - VA não fixam N_2 (SMITH, 1980), apesar de microorganismos fixadores poderem estar associados à sua hifosfera (LI et al. 1987). Interações sinérgicas entre bactérias fixadoras e fungos VA são evidentes (ASIMI et al. 1980; BAREA et al. 1983; GANRY et al. 1985; PACOVSKY et al. 1986a,b; SUBBA-RAO et al. 1986; YOUNG et al. 1986). De acordo com HAYMAN (1982) esta "dupla simbiose" deixa clara a importância da interação N-P leguminosas. Incrementos de até 28% da fixação de N_2 já

foram detectados em função da infecção MVA (GANRY et al. 1985). O aumento da nodulação e fixação de nitrogênio nesta família de plantas é resultado de sua melhor nutrição fosfatada devido às associações MVA (CARLING et al. 1978).

GIANINAZZI-PEARSON e GIANINAZZI (1983) entretanto, observaram que outros tipos de interação devem existir entre os organismos (planta-bactéria-fungo) pois é necessária a aplicação de altas doses de fertilizante fosfatado para eliminar o efeito da presença da associação MVA. AMES e BETHLENFALVAY (1987), trabalhando com a técnica "split-root", compartimentalizaram o sistema radicular de cowpea em 2 partes. Ambas receberam bactérias do gênero *Rhizobium* e fósforo, mas apenas uma, fungos MVA. Nesta parte, observou-se um maior peso radicular e atividade do nódulo. Os autores concluíram que ao menos parcialmente, o efeito do fungo VA sobre a fixação é localizado, não sistêmico e não influenciado pelos níveis de P na planta. Os autores sugerem que pode ter havido uma modificação da relação "source-sink" na planta. Conforme visto no Item 2.3, uma maior quantidade de carbono é translocada para raízes com fungos micorrízicos. Esta movimentação diferencial de C pode ter sido uma das responsáveis pela maior atividade do nódulo na parte com infecção MVA, talvez pelo maior número, tamanho ou peso dos mesmos.

Outras hipóteses podem entretanto ser sugeridas tais como: modificação da microflora associada à infecção MVA (BAREA, 1983); do pH da rizosfera (ver 2.4.3); de uma maior

exudação (BAREA, 1986) entre outros. Observações realizadas no Departamento de Solos-UFRRJ e confirmadas por BAREA e HAYMAN (informação pessoal), detectaram a presença de hifas-VA em nódulos de bactérias fixadoras. Entretanto, como ainda não se registrou tal infecção em nódulos ativos, talvez estas observações tenham sido realizadas em estruturas fixadoras velhas. De qualquer forma, é interessante imaginar a possibilidade de uma combinação de estirpes que permitissem o transporte direto de P do fungo-VA para nódulos ativos.

Em condições de "stress", essa relação sinérgica pode ocasionar um grande déficit de C e P para leguminosas pois sabe-se que os nódulos são um poderoso "sink" para estes elementos (KUCEY e PAUL, 1982; BAREA, 1983).

2.4.5. Outros Nutrientes

Associações MVA podem permitir um maior acúmulo de elementos minerais como K, Ca, Mg, S e micronutrientes em plantas. As suas concentrações no tecido vegetal entretanto, mantém-se em geral inalteradas em relação as plantas não micorrizadas. Quando comparadas plantas com e sem MVA mas equilibradas quanto aos teores de P no tecido vegetal, também não se observam alterações no acúmulo desses nutrientes (COOPER, 1984). Este fato evidencia que os maiores acúmulos destes nutrientes em plantas MVA ocorrem devido à sua melhor nutrição em P e não devido à absorção direta pelo fungo VA

(LAMBERT et al. 1979). O efeito portanto é aparentemente indireto.

COOPER e TINKER (1978) indica que P, S e Zn podem ser absorvidos e translocados por hifas de fungos VA à uma relação de 35:6:1, respectivamente. HARLEY e SMITH (1983) por outro lado, registraram valores de $2,1 \times 10^{-12}$ e $16,5 \times 10^{-12}$ mol cm⁻² seg⁻¹ para fluxo de ⁶⁵Zn e ³⁵SO₄⁻², respectivamente. Como já visto, os valores para P situam-se em torno de $2,7 \times 10^{-9}$ a 2×10^{-7} mol cm⁻² seg⁻¹ (ver 2.4.2).

Comparando-se plantas de soja com e sem associações MVA mas equilibradas quanto ao seu tamanho, estágio de desenvolvimento e nível de P devido à uma adubação fosfatada diferenciada, encontrou-se concentrações de Cu e Zn sempre maiores para as plantas infectadas (LAMBERT et al. 1979). Segundo os autores os resultados reforçam o conceito de que fungos VA influenciam mais a absorção de elementos pouco móveis no solo como os são Zn e Cu.

A diminuição dos teores de Cu e Zn em plantas que receberam adubações fosfatadas, é fato bem conhecido mas ainda não foi totalmente explicado (LONERAGAN et al. 1982). LAMBERT et al. (1979), em um levantamento bibliográfico onde esta interação era registrada, perceberam que dos 45 casos relatados 41 eram de plantas com associações MVA. Em 12 casos onde o efeito não foi observado, em apenas 1, a planta era micorrizada. Aparentemente, pode estar havendo uma supressão da atividade micorrízica em função da elevação dos níveis de P na planta com a conseqüente diminuição da absorção de Cu e

Zn. Trabalhos de TIMMER e LEYDEN (1980) e GRAHAM et al (1986) com citrus, reforçam esta hipótese.

A translocação de ^{45}Ca em hifas é aparentemente, menos eficiente que a de P (HARLEY e SMITH, 1983). Apesar disto, esse elemento tem uma grande importância para a associação MVA, seja por ser o mais importante ion secundário dos granulos de Poli-P equilibrando a forte carga aniônica destas estruturas (ver 2.4), seja por estimular a atividade das fosfatases alcalinas que atuam no transporte ativo do P do endófito para o hospedeiro (COOPER, 1984). HEPPER e O'SHEA (1984), observaram que em raízes de alface, a infecção - MVA reduzia-se com a diminuição dos níveis de cálcio na planta. Provavelmente houve uma desorganização celular pois como se sabe, este elemento aumenta a rigidez e a integridade das paredes celulares (COOPER, 1984).

O potássio, apesar de não ser um elemento muito móvel no solo, não tem sua absorção significativamente influenciada pelo fungo VA senão indiretamente i.e., através da melhor nutrição fosfatada da planta hospedeira (STRIBLEY, 1987). Um aspecto interessante da relação fungos VA - potássio entretanto, diz respeito ao maior "intemperismo biológico" a que aqueles submetem a biotita: um mineral que apresenta em sua estrutura o K (MOJALLALI e WEED, 1978; BERTHELIN e LEYVAL, 1982). Ora, esse efeito deve ocorrer através da maior depleção deste elemento da solução do solo que, através de trocas catiônicas, estimularia a uma maior rapidez na liberação do K do mineral. Desta forma, o processo

de intemperização da mica seria acelerado em função de um sink para o potássio. Isso evidenciaria sua ativa absorção pelo fungo - VA.

As respostas à presença de micronutrientes e especialmente aos metais pesados são além de esparsas, contraditórias. De acordo com SMITH (1980), fungos micorrízicos são particularmente sensíveis à presença de metais pesados como o cádmio, níquel, chumbo e arsênico. Estudos com ozônio e dióxido de enxofre indicam a sensibilidade dos simbiontes a estes poluentes (REICH et al. 1985). Em geral a poluição aérea e a chamada "chuva ácida" comum em ambientes poluídos por resíduos industriais, inibem sensivelmente a infecção micorrízica (STROD e ALEXANDER, 1985; SCHLECHTE, 1986). Nas encostas da Serra do Mar próximo à Cubatão, os valores tanto da infecção quanto do número de propágulos são extremamente baixos (BONONI e TRUFEM, informação pessoal).

Vários outros estudos sugerem que plantas com fungos micorrízicos vegetam melhor que as plantas sem o fungo-VA em ambientes poluídos. JONES e HUTCHINSON (1986), trabalhando com *Betula papyrifera* encontraram uma maior tolerância a presença de níquel em plantas com fungos ectomicorrízicos. Os seedlings infectados apresentaram uma maior concentração deste elemento nas raízes. Na parte aérea por outro lado estes valores foram menores. A correlação negativa encontrada entre a concentração de metais na parte aérea e nas raízes é aparentemente geral, e sugere que hifas micorrízicas podem

acumular elementos tóxicos à planta em seu tecido micelial. Talvez as hifas confiram às raízes infectadas um maior número de pontos de fixação desses metais (BRADLEY et al. 1982). Ions metálicos se em concentrações altas, podem deslocar K ou Mg dos granulos de polifosfatos ou ficar retidos por cargas negativas situadas nas paredes celulares das hifas (JONES e HUTCHINSON, 1986).

Trabalhando com fungos ectomicorrízicos, MORSELT et al (1986) perceberam que a maior tolerância das plantas infectadas aos metais pesados, estaria ligada à presença nas hifas de "metaltionina", uma proteína derivada da cisteína, de baixo peso molecular mas com alto conteúdo de grupamentos sulfidrílicos ricos em radicais livres. Os ions metálicos se ligariam à proteína sendo desta forma retirados da solução protoplasmática permanecendo portanto, retidas na trama micelial (manta e rede de Harting).

A maior tolerância de plantas micorrizadas a ambientes salinos com altos níveis de sódio poderia ser explicado da mesma forma. Entretanto, não existem evidências empíricas suficientes. Pelo contrário, ao que tudo indica tal efeito parece ser indireto em função de uma melhor nutrição de P pela planta micorrizada (HIRREL e GERDEMAN, 1980; OJALA et al. 1983; FOSS et al. 1985).

Existe a possibilidade do fungo micorrízico incrementar a absorção de água pela planta hospedeira e desta forma, facilitar indiretamente a absorção de nutrientes. Esta hipótese será discutida no ítem seguinte.

2.4.6. Relações Hídricas: Planta-Fungo Micorrízico

Em ambientes secos, a difusão de P e demais nutrientes no solo diminui. Nestas condições a presença do fungo - VA torna-se ainda mais importante. Em geral, as respostas das plantas à infecção MVA é dentro de certos limites, tanto maior quanto menor for o potencial hídrico do solo (JOHNSON e HUMMEL, 1985; KWAPATA e HALL, 1985). Vários estudos indicam a relação inversa que existe entre a umidade e a taxa de colonização radicular (SIEVERDING, 1986a; ZAJICEK et al. 1987). Como já visto, quanto maior for o nível de P no tecido vegetal menor será a infecção MVA (ver 2.3.). As observações são portanto coerentes.

Plantas MVA podem apresentar uma maior condutividade hidráulica que plantas não infectadas (NELSEN e SAFIR, 1982). Este fenômeno não foi observado quando plantas desenvolviam-se em níveis nutricionais ótimos. Neste caso, os tratamentos com e sem fungos micorrízicos se equivaleram. A redução na resistência dos estômatos ie, a diminuição da resistência de difusão do vapor de água pelas folhas, também já foi observada por vários autores (NELSEN et al. 1987).

Talvez a elevação dos teores de citocinina observada em plantas MVA possa ser um fator estimulador da abertura de estômatos e desta forma permitir uma maior taxa de transpiração (ALLEN et al. 1981 e 1982a,b; HARDIE, 1985). Esta situação ocasionaria aumentos no potencial hídrico da planta com conseqüente aumento da absorção de água pelas

raízes. Em resumo, dois mecanismos podem ser propostos para explicar-se a maior absorção de água por plantas MVA: o primeiro sugere que o sistema radicular devido a presença das hifas, explorariam um maior volume de solo (HARDIE, 1985); o segundo, de que haveria nas hifas, uma maior condutividade hidráulica em relação às raízes. Este fato permitiria a absorção de água a potenciais inacessível a plantas sem MVA.

Plantas com níveis ótimos de P mas sem MVA, podem apresentar entretanto, as mesmas características (GIANINAZZI-PEARSON e GIANINAZZI, 1983). COOPER e TINKER (1981), estimaram que o fluxo de água em hifas micorrízicas situa-se em torno de $0,57$ a $1,1 \times 10^{-2}$ l.dia⁻¹. Valores insignificantes em relação ao total normalmente absorvido na mesma unidade de tempo. De acordo com COOPER (1984), alguma quantidade de água é obviamente deslocada pelo fungo, mas a quantidades insuficientes para afetar relação hídrica da planta a não ser eventualmente, quando esta se desenvolver em condições de seca.

Continua não conclusivo portanto se fungos VA "per se" podem significativamente aumentar o influxo de água para o hospedeiro. De certo sabe-se que indiretamente através do aumento da nutrição fosfatada, a planta MVA através de alterações fisiológicas (maior fotossíntese; condutividade hidráulica; transpiração; elasticidade celular entre outros) pode aumentar sua resistência à condições de baixa umidade no solo. Estes efeitos entretanto vão, evidentemente, depender de fatores ainda não totalmente identificados mas que,

provavelmente, dizem respeito à combinação entre simbiontes e ambiente.

2.5. Interação com Organismos Patogênicos

Nos itens precedentes, foram discutidas e citadas referências de estudos que envolviam interação do fungo - VA com bactérias fixadoras de N_2 , e com bactérias solubilizadoras de fosfato. Referências que envolvam relações do micobionte com organismos patogênicos e hiperparasíticos, são múltiplas e além do alcance desta revisão. Entretanto pode-se apontar alguns mecanismos gerais, comuns a estas associações.

Ataques patogênicos (fungos, bactérias e nematóides) são em geral mais tolerados em plantas MVA quando estes ocorrem em raízes. A frequência das infecções patogênicas na parte aérea por outro lado, tendem a ser maiores. (SCHOEMBECK e DEHNE, 1979 e SIKORA, 1981). Ataques viróticos são por outro lado mais intensos em plantas com infecção MVA. SCHOEMBECK et al (1979) utilizando-se da técnica do "split-root", subdividiram o sistema radicular de soja em duas partes. Em ambas as partes inocularam partículas viróticas, mas apenas em uma, fungos - VA. Nesta, os danos causados pelo vírus foram significativamente maiores. A multiplicação deste patógeno é acelerada em células com penetração arbuscular (DEHNE, 1982). Ao que tudo indica as partículas viróticas encontram aí um substrato ideal para sua

proliferação. Talvez isto seja devido à presença nestas regiões, de um maior nível de compostos orgânicos principalmente ácidos nucleicos e proteínas, e de atividade metabólica, dois pré-requisitos para a multiplicação virótica (DAFT et al. 1973).

A resistência ou tolerância de plantas MVA à patógenos pode ser devida a inúmeros fatores. DEHNE e SCHOEMBECK (1979) encontraram em raízes micorrizadas de tomate e abóbora, um aumento na deposição de lignina em paredes celulares situadas na endoderme e nos tecidos condutores. A maior rigidez destas células evitaria uma extensa colonização das raízes por *Fusarium oxysporum*. Um outro estudo indica modificações quantitativa e qualitativa da microflora associada à presença de fungos micorrízicos (MALAJCZUK, 1979). Estas alterações devem-se tanto a características próprias da "hifosfera" quanto às causadas pela nova condição fisiológica da planta quando infectada. Esta nova situação pode levar a planta a ser mais ou menos infectada por organismos patogênicos.

DEHNE e colaboradores (1978) determinaram em raízes com fungos VA, uma maior atividade da quitinase. De acordo com BAGYARAJ (1984), este fato pode contribuir para uma maior restrição ao desenvolvimento de patógenos no interior da raiz. Esta enzima atua na hidrólise da quitina, composto orgânico estrutural em vários organismos. Já MORANDI e GIANINAZZI-PEARSON (1986), determinaram em raízes de soja com fungos VA, aumentos no níveis de metabólitos secundários como

as fitoalexinas. Estes compostos são ativos agentes inibidores do desenvolvimento de fungos, bactérias e nematóides e podem explicar a sua constante presença em plantas tidas como resistentes.

Não descartando esses estudos, é provável que a principal relação que uma planta MVA tenha com organismos patogênicos seja mais uma vez indireta. A sua melhor nutrição fosfatada aumenta o vigor e tolerância à ataques patogênicos (DEHNE, 1982).

Já o aumento da incidência de patógenos de parte aérea em plantas MVA, obedece segundo DEHNE (1982) à seguinte regra: o que é bom para a planta, será também para o patógeno. Um melhor desenvolvimento do hospedeiro garantiria uma melhor fonte de nutrientes para os organismos patogênicos. Isto não significa entretanto que plantas MVA deixem de ser mais tolerantes em relação à outras sem tal associação mas com a mesma taxa de incidência patogênica. Elas provavelmente continuarão a sé-las pelo simples fato de serem mais vigorosas.

A reação de fungos VA à aplicação de pesticidas é contraditória. Alguns, por eliminarem os competidores e/ou hiperparasitas, aumentam a população relativa dos micobiontes. Outros não são seletivos e os eliminam total ou parcialmente. A forma de atuação e os efeitos desses produtos sobre os fungos VA foi revista por MENGE (1982) e TRAPPE et al (1984).

A utilização das associações MVA no controle integrado de pragas e doenças tem mais chances de ser eficiente se algumas condições forem garantidas. O potencial de inóculo do patógeno não deve ser alto. Vários estudos indicam uma relação inversa entre este parâmetro e a eficiência da simbiose (DEHNE, 1982). Fungos VA são colonizadores lentos em relação à maioria dos patógenos. O benefício causado pelo simbiote será portanto tanto maior quanto mais cedo ele se estabelecer no sistema radicular do hospedeiro em relação ao patógeno. Finalmente deve-se levar em conta entre outras, as características de cada organismo envolvido: fungo-VA, patógeno e planta, quanto a efectividade, virulência, e dependência micorrízica respectivamente (DEHNE, 1982; BAGYARAJ, 1984).

2.6. Utilização das associações MVA

2.6.1. Inoculação

A aplicação ao nível de campo do conhecimento acumulado em torno das associações MVA é complexo pois envolve vários fatores. O primeiro deles diz respeito ao carácter obrigatório dos fungos MVA. O fato destes organismos não terem ainda sido multiplicados em laboratório dificulta, além do melhor conhecimento dos mecanismos de infecção, a sua inoculação massal. Dificulta, mas conforme ainda será visto, não impede. A inoculação de fungos VA eficientes pressupõe a

necessidade de se ter um bom conhecimento acerca da efetividade do simbionte introduzido, além de sua competitividade com os organismos nativos (fungos VA inclusive) e sua adaptabilidade ao ambiente. Finalmente mas não menos importante, deve-se conhecer a efetividade da população de fungos VA e a fertilidade do solo (LOPES et al. 1980; ABBOTT e ROBSON, 1982a,b).

Em uma importante revisão de 1980, JANOS estudou a distribuição de espécies de plantas nativas quanto ao seu caráter trófico e sugeriu a seguinte relação:

		Fertilidade	
		Baixa	Alta
I N F E C T I V I D A D E	Baixa	Espécies não micorrizáveis	Espécies micotróficas facultativas
	Alta	Espécies micotróficas obrigatórias	

Estudos deste tipo são importantes quando se tem o interesse de inocular fungos MVA no campo. Se em um dado ambiente ecológico, típico de regiões tropicais (MIKOLA, 1987), a fertilidade for baixa e a população de fungos VA nativos for pouco infectiva, as espécies vegetais predominantes não serão micotróficas mas sim autotróficas. Nestes locais, a introdução de culturas agrícolas melhoradas exigirá a aplicação de grandes quantidades de fertilizantes

e/ou de fungos VA exógenos efetivos e adaptados à essas regiões. A sua inoculação entretanto não será necessária se sua população nativa for eficiente. Nestes casos, as espécies vegetais serão normalmente micotróficas obrigatórias. Espécies vegetais que apresentem um micotrofismo facultativo predominarão em ambientes de alta fertilidade. Nestes casos a infecção MVA torna-se um importante parâmetro na competição inter-específica de plantas (St. JOHN e COLEMAN, 1983). A inoculação será portanto mais eficiente se realizada em solos inférteis e com uma população de fungos VA nativa ineficiente (pouco infectiva e/ou efetiva). Isso não significa que a inoculação se realizada em outras condições, com por exemplo em solos férteis, não possa também implicar em respostas positivas às culturas agrícolas (HAYMAN, informação pessoal). A sua dimensão é que não será tão significativa.

A inoculação extensiva de fungos VA no campo já apresentou respostas positivas para várias culturas e tipos de solo (MIRANDA, 1982; HOWELER e SIEVERDING, 1983; SIEVERDING, 1984; SIEVERDING e SAIF, 1984). O inóculo é normalmente obtido através da multiplicação do endófito em canteiros de alvenaria contendo solo esterilizado e colonizado posteriormente com plantas hospedeiras. O simbionte infectará as raízes e se multiplicará. Em 4-6 meses, poderão haver até 12000 esporos por 100 g de solo (SIEVERDING, informação pessoal). Se por um lado este método garante inóculo para pequena áreas, como para vasos com "seedings" de espécies arbóreas ou arbustivas em viveiro

(MENGE, 1983), por outro, ele não permite a inoculação em grandes extensões. Imaginando-se a aplicação de 10 g de inóculo por plantula de cebola por exemplo, gastaria-se cerca de 2,5 ton/ha de propágulos (OWUSU-BENNOAH e MOSSE, 1979). Um valor tão alto desestimularia sua utilização.

Outros métodos de multiplicação massal de esporos entretanto já foram propostos. ELMES e MOSSE (1984) e MOSSE e THOMPSON (1984) conseguiram produzir propágulos trabalhando com a técnica do "nutrient flow culture". Esta, entretanto, é cara e de difícil ajuste (HERRERA, informação pessoal). O Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) tentando viabilizar a obtenção de esporos eficientes pelo próprio agricultor, sugeriu que amostras destas espécies de fungos VA fossem incorporadas em uma área de 25 m² previamente esterilizada, e plantada posteriormente com hospedeiro adequado. Ao fim de 4-6 meses, uma quantidade de 5000 kg de inóculo estaria disponível (SIEVERDING e SAIF, 1984). Esta técnica tem entretanto limitações óbvias. Como a reinoculação é frequente (SIEVERDING, informação pessoal), a movimentação e a depauperização do solo seria razoável pois uma vez retirado o inóculo (através da retirada da camada superficial do solo até uma profundidade de 20 cm), restaria um buraco.

Foi desenvolvido no Departamento de Solos-UFRRJ, uma alternativa para superar este problema. Considerou-se que o "composto", cuja utilização em nosso meio é comum, seria um veículo ideal para a multiplicação de fungos VA. Ao longo de sua formação, o "composto" atinge temperaturas de

pasteurização (70-80°C) as quais eliminam os propágulos do endofito (observação pessoal). Esse material portanto, apesar de rico em nutrientes e matéria orgânica estável, não contém fungos micorrízicos viáveis. O seu enriquecimento com fungos MVA seria portanto desejável. E isso foi feito. Após o seu resfriamento, foi plantado sobre o material orgânico já estável, gramíneas (sorgo) infectadas previamente com fungos VA. Após dois meses encontrou-se nas primeiras camadas deste material, cerca de 600 esporos por 100 g de material (BERBARA, dados não publicados). É de se esperar que esse valor possa aumentar com o tempo e com a utilização de material orgânico mais adequado. A melhor distribuição em profundidade de esporos VA pode ocorrer se a planta multiplicadora apresentar sistema radicular mais profundo. Novos estudos devem ser conduzidos para testar essas hipóteses.

Uma vez o inóculo produzido, deve-se levá-lo ao campo. As formas desta movimentação são várias e foram revistas por HAYMAN et al (1981), HAYMAN (1984) e BALTRUSCHAT (1987). Além do transporte na forma bruta (inóculo e solo), viável como se viu apenas para aplicações localizadas (pré-inoculação em mudas de espécies perenes ensacadas em viveiros com solo esterilizado), foram propostos o uso de "pellets" (sementes impregnadas de solo com propágulos) e argila expandida. Ambas as técnicas pressupõem a aplicação do propágulo próximo às raízes. O objetivo é garantir uma infecção inicial alta e contribuir com isso, para o

suprimento da alta demanda por fósforo da plantula (SIEVERDING, 1985b).

HAYMAN e colaboradores (1986) encontraram respostas positivas à aplicação de "pellets" contendo semente de trevo, fungo VA e *Rhizobium* em campo quando comparadas à testemunha sem micobionte. Os autores apontam que além deste método permitir a infecção das raízes pelos propágulos selecionados antes de o serem pelos simbiossios nativos ou patógenos, ele é de fácil manuseio e não exige grandes quantidades de inóculo. Como desvantagem pode se indicar a dificuldade da peletização de sementes pequenas (HAYMAN et al. 1981). Além disso, ao contrário das bactérias fixadoras, o propágulo MVA é grande situando-se entre 200 um esporocorpos e 2-3 mm de comprimento (fragmentos de raiz infectada). O uso de argila expandida como inóculo também já foi bem sucedido em campo. Elas são obtidas quando imersas em meio hidropônico e colonizadas por raízes de plantas MVA. As radículas vão penetrar neste material poroso e expandido, permitindo desta forma a penetração de propágulos do simbiote. Após a retirada do hospedeiro, as argilas contraem-se ao serem secadas, tornando-se assim portadoras de propágulos de fungos VA (DEHNE e BACKHAUS, 1986). A aplicação deste substrato no solo, é feito junto com as sementes.

2.6.2. Manejo Agrícola

Como já esboçado, nem sempre a inoculação é necessária. De acordo com ABBOT e ROBSON (1984) citados por LOPES e FERNANDES (1986), a inoculação deve seguir a estratégia sugerida no quadro a seguir.

Característica da população nativa	Infetividade	Alta	Baixa	Baixa	Alta
	Efectividade	Alta	Baixa	Alta	Baixa
Estratégia		Nenhuma	Inoculação	Inoculação ou manejo	Inoculação

Assim, o conhecimento das características da população de fungos VA nativos é o primeiro passo para a definição da estratégia de inoculações. Se a qualidade destes fungos for baixa, a única opção é a introdução de simbiontes efectivos. Se a sua efectividade for alta, mas a sua capacidade infectiva for baixa, seja pela competição com outros organismos, seja pela inibição de seu desenvolvimento por algum fator ambiental, o manejo do solo se justifica. A idéia neste caso passa a ser criar condições ótimas para a multiplicação da espécie de fungo VA-nativo identificado previamente como a mais efetiva para uma dada cultura.

No Departamento de Solos-UFRRJ durante dois anos, estudou-se como as práticas de adubação verde modificariam quantitativa ou qualitativamente a população de fungos VA nativos. Observou-se que algumas leguminosas aumentavam e

outras diminuíam o número absoluto de esporos sem que contudo, fossem modificadas a sua distribuição relativa ie, a relação percentual entre as espécies manteve-se inalterada (BERBARA et al. 1985). Em um ensaio de 5 anos entretanto, conduzido no CIAT, alterações qualitativas foram detectadas (SIEVERDING, informação pessoal).

Uma dificuldade a este tipo de estudo, é a grande variação da população MVA com o tempo (SIEVERDING et al. 1984). Outra, diz respeito às amostragens (TEWS et al. 1986). Segundo os autores, um número muito grande de amostragens deveria ser realizada ao longo do tempo para conseguir-se recuperar a totalidade dos espécies de fungos - VA presentes e em quantidade suficiente para, sem a necessidade de multiplicá-los, proceder as suas identificações. Uma alternativa metodológica que diminuísse este trabalho excessivo seria a coleta, não de amostras de terra, mas de excrementos de minhocas. Estes organismos ingerem, acumulam e excretam grandes quantidades de esporos. De acordo com observações preliminares, a distribuição dos esporos presentes neste material, obedece o mesmo padrão do encontrado nas amostras de solo (BERBARA, dados não publicados). Isto sugere que não existe uma ingestão preferencial por oligoquetas, de propágulos de fungos VA. A coleta deste material permite portanto, além de uma boa amostragem, a obtenção de uma grande quantidade de esporos de fungos VA e abre a possibilidade de utilizar-se excrementos de oligoquetas como inoculo de fungos VA.

Manejes agrícolas envolvendo rotação de culturas (SIEVERDING e LEIHNER, 1984; BALTRUSCHAT, 1988), aplicação de fertilizantes (KRUCKELMANN, 1975; BALTRUSCHAT, 1988), de pesticidas (MENGE, 1982; TRAPPE et al. 1984), de adubação orgânica (KRUCKELMANN, 1975), com monoculturas (SIEVERDING, 1986b), ervas daninhas e sistemas de preparo do solo (SIEVERDING e LEIHNER, 1984) entre outros, já foram realizados. Os resultados contraditórios indicam que as técnicas agrícolas podem modificar a população de fungo VA nativos em um dado sistema agrícola. Os resultados entretanto, não podem ser extrapolados para outros sistemas. Cada qual reagirá de maneira característica (HAYMAN, 1970). Isso reforça a importância dos estudos envolvendo os fatores ecológicos que os afetam.

2.7. Nutrição Mineral do Quiabeiro.

As informações referentes a nutrição mineral do quiabeiro são escassas. De acordo com COSTA et al (1972), a extração de macro e micronutrientes é lenta até os 20 dias de idade das plantas, aumentando posteriormente. Segundo o autor, os teores de nutrientes nas folhas de plantas de quiabo deficientes e coletadas aos 60 dias, seriam próximos de: 1,82% N; 0,17% P; 1,05% K; 2,94% Ca e 0,24% Mg. Os teores em folhas de quiabo sem deficiências minerais, situariam-se em torno de 3,71% N; 0,41% P; 2,0% K; 3,73% Ca e 0,86% Mg. SIEMONSMA (1982), concorda com estes valores à excessão do

encontrado para o cálcio, considerado muito elevado. O autor indica para este elemento, concentrações em torno de 1,6%.

ASIF e GREIG (1972), trabalhando com outras cultivares, indicaram para raízes de quiabo os seguintes níveis de nutrientes: 0,37% N; 0,11% P; 0,73% K; 1,19% Ca e 0,23% Mg. Já para as folhas adultas, os valores encontrados foram: 3,16% N; 0,3% P; 1,54% K; 2,32% Ca e 0,22% Mg.

AHMAD e colaboradores (1969), acompanharam as variações com o tempo dos teores de N, P, K e Mg em plantas de quiabo submetidas a vários níveis de fertilidade. Os autores observaram uma tendência geral de queda destes valores com o crescimento das plantas a exceção do fósforo, que aumentava sua concentração nos tecidos até a 8 semana, caindo a seguir.

2.8. Conclusão

Com dados de 1978, ZAMBOLIM e SIQUEIRA (1985) estimaram que 0,26 milhões de toneladas de P_2O_5 poderiam ser economizados anualmente na área de cerrados do Brasil se as associações MVA aumentassem em 15% a absorção de P pelas plantas. Evidentemente este valores hoje estão subestimados. Os gastos energéticos envolvidos no sistema agrícola podem portanto, ser reduzidos drasticamente.

É urgente a necessidade de se desenvolver sistemas onde os "inputs" energéticos embutidos nos agroquímicos sejam reduzidos. A passagem do conceito de máxima produção para a

de máxima eficiência impõe aos sistemas agrícolas, uma maximização no uso de fertilizantes pelas plantas pois nutrientes não absorvidos tendem a provocar além de danos ambientais, o esgotamento das limitadas reservas fósseis. Isso pode ser obtido através do melhoramento vegetal que permita maiores produções de matéria seca por unidade de nutriente absorvido e/ou pela maior eficiência de plantas em absorver elementos minerais através, por exemplo, do uso mais eficiente de microrganismos como os fungos micorrízicos entre outros, conforme sugerem CARDONA e OCAMPO (1985) e SALINAS et al (1985).

Linhas de investigação que levem em consideração essas necessidades devem ser portanto prioritárias. Estudos com associações micorrízicas estão incluídas dentro do programa de biotecnologia da FINEP e várias outras linhas nesta área existem, como por exemplo na EMBRAPA. Espera-se que elas sejam mantidas e estimuladas cada vez mais.

3. MATERIAL E METODOS

3.1. Coleta, Isolamento e Identificação de Fungos Micorrízicos

Foram coletadas 20 amostras compostas de terra de 1,5 kg cada, representativas de dois solos do Campus da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ) durante os meses de dezembro de 1985 e janeiro de 1986. De um solo, pertencente à série Ecologia (Hidromórfico cinzento distrófico) e outro a série Seropédica (Podzólico Vermelho-Amarelo), ambos descritos por RAMOS et al (1973), foram retiradas 12 e 8 amostras respectivamente. Foi utilizada apenas a camada superficial dos mesmos (0 - 20 cm) que vinham sendo cultivados com pastagens há pelo menos cinco anos sob várias condições de fertilidade.

Em cada amostra, foram isolados esporos de fungos micorrízicos vesículo-arbusculares presentes, através do método de decantação e peneiramento por via úmida (GERDEMANN e NICOLSON, 1963) e centrifugação com sacarose (DANIELS e

SKIPPER, 1982). Para a identificação dos esporos foram utilizados uma lupa estereoscópica e um microscópio.

Os esporos foram isolados e agrupados segundo suas características morfológicas específicas, notadamente: tamanho, cor, forma, estrutura superficial e tipo de hifa de suporte e tipo de parede. Logo após essa caracterização inicial, os esporos foram imersos em uma solução de hipoclorito de sódio 0,5% por 2 minutos, lavados com água deionizada e imediatamente inoculados em vasos de seis litros contendo amostras de terra oriundas dos mesmos locais da coleta dos esporos. Anteriormente à inoculação, o material de solo foi misturado com esterco de curral curtido na proporção de 4 de solo para 1 de esterco e a mistura autoclavada à 120°C por 1 hora. O objetivo da inoculação foi a multiplicação massiva dos esporos coletados, conforme indicado por HAYMAN (1984). Todos os vasos de multiplicação receberam filtrados contendo a microflora presente nas amostras de terra com exceção dos fungos micorrízicos nelas presentes, segundo técnica descrita por SCHENCK (1982). Todos os vasos foram plantados com sorgo granífero por ser considerada uma boa planta multiplicadora (ZAMBOLI, informação pessoal).

Após seis meses, o número de esporos nos vasos multiplicadores indicavam valores que variavam de 800 a 1200 esporos por 100 g de terra coletada. Como a quantidade de inóculo (material propagativo fúngico) era suficientemente elevada, foi feito em cada vaso, uma nova identificação das

espécies de fungos micorrízicos V.A. com o objetivo de se homogeneizar ainda mais o inóculo.

3.2. Descrição dos Solos Usados no Experimento

As amostras de terra utilizadas no experimento em casa de vegetação foram coletadas de um Latossolo Vermelho-Amarelo série Piraí. Foi utilizada apenas a camada superficial do mesmo (0 - 20 cm) e a sua análise química revelou as seguintes características: pH $_{\text{agua}}$: 4.5; Ca^{++} : 0.4 meq/100 g; Mg^{++} : 0.4 meq/100 g; Na^+ : 21 ppm; K^+ : 22 ppm; P: 3 ppm e Al^{+++} : 0.5 meq/100 g. A análise granulométrica indicou os seguintes teores: 50% areia; 12 % silte; 38% argila. Para ambas as análises, foram seguidos os métodos propostos pela EMBRAPA-SNLCS descritos no Manual de Métodos de Análise do Solo (1979).

3.3. Instalação e Condução do Experimento

As amostras de terra foram secas ao ar, destorroadas, passadas em peneira de 2 mm e posteriormente autoclavadas (120°C por 2 horas). A terra fina seca ao ar (TFSA), foi então homogeneizada juntamente com o equivalente a 1500 kg/ha de calcáreo dolomítico e deixado em repouso por 2 meses em vasos de 20 litros.

Após essa fase, a terra foi novamente autoclavada e peneirada conforme descrito anteriormente. Vasos plásticos de

4,8 litros receberam então 4 kg de TFSA. Foram feitas aplicações de 3 níveis de fertilizante fosfatado (superfosfato-simples) quatro dias antes da sementeira com o equivalente às doses de 0, 10 e 60 kg/ha de P_2O_5 .

O fertilizante foi homogeneizado com a terra e além disso, como procedimento comum, todos os vasos receberam na véspera da sementeira, o equivalente a 90 kg K_2O /ha na forma de cloreto de potássio, e 45 kg/ha de N na forma de sulfato de amônio. Foram ainda aplicados segundo FERNANDES (1974): H_3BO_3 : 2.86 g/l; $MnCl_2 \cdot 4H_2O$: 1.81 g/l; $ZnSO_4 \cdot 7H_2O$: 0.22 g/l; $CuSO_4 \cdot 5H_2O$: 0.08 g/l e $H_2MoO_4 \cdot H_2O$: 0.02 g/l. O ferro foi aplicado como citrato a partir de uma solução estoque de 1000 ppm em uma razão de 4 ml/vaso.

Após a adubação foram retiradas amostras de terra para análise e os resultados médios obtidos foram os seguintes: pH $_{\text{água}}$ = 5.8; Ca^{++} : 1.5 meq/100 g; Mg^{++} : 1.5 meq/100 g; Na^+ : 18 ppm; K^+ : 99 ppm; Al^{+++} : 0. Os valores de fósforo indicaram 3,5 e 10 ppm para os tratamentos com zero, 10 e 60 kg de P_2O_5 aplicado, respectivamente.

O tratamento com fungos MYA compreendeu além da testemunha, que não recebeu inoculação, dois outros. Um, recebeu uma mistura de 8 espécies nativas (*Acaulospora longula*; *Acaulospora morrowae*; *Glomus microcarpum*; *Glomus occultum*; *Glomus aggregatum*; *Sclerocytis coremioides*; *Sclerocytis sinuosa* e *Scutellospora pellucida*) e outro esporos de apenas uma espécie: *Acaulospora longula*. Esta espécie foi escolhida por ter sido a mais frequentemente

encontrada nas amostras de terra coletadas além de ter apresentado, a partir de observações visuais, um bom desenvolvimento no crescimento do sorgo nos potes multiplicadores em relação aos potes sem inóculo.

Os potes receberam logo após a aplicação do fertilizante fosfatado uma quantidade de solo inoculado com cerca de 2800 esporos/vaso. Não se utilizou misturas de inóculos (hifas, raízes infectadas etc) devido à dificuldade encontrada em homogeneizá-los quanto ao seu potencial infectivo através da técnica do número mais provável (NMP) descrito por PORTER (1979). Os tratamentos com mistura de espécies MVA receberam também cerca de 2800 esporos contendo aproximadamente 350 esporos de cada uma das 8 espécies isoladas (inclusive *Acaulospora longula*). Da mesma forma, todos os vasos receberam filtrados contendo a microflora presente nos vasos de multiplicação.

Os esporos em ambos os tratamentos foram coletados dos vasos multiplicadores correspondentes através da técnica de extração já citada. Após a sua extração os esporos foram novamente identificados com objetivo de se eliminar todos os propágulos considerados contaminantes. Os esporos foram então desinfetados através de imersão em placa de Petri contendo uma solução de 0,5% de hipoclorito de sódio por 2 minutos, conforme procedimento já indicado. A seguir, foram lavados e armazenados em frascos com água deionizada por 5 dias em condição ambiente com concentração de cerca de 35 esporos/ml. Os tratamentos com mistura de espécies receberam

após forte agitação, 10 ml do conteúdo dos frascos referentes a cada uma das 8 espécies. A suspensão era aplicada aos vasos a uma profundidade de 4-5 cm com a ajuda de uma pipeta volumétrica totalizando-se então 2800 esporos por vaso.

Doze sementes de quiabo (*Abelmoschus esculentus* (L.) Moench) cv. Piranema tratadas previamente com hipoclorito de sódio 2% por 2 minutos, foram colocadas em cada pote a 2 cm de profundidade. A emergência das plântulas foi relativamente uniforme e 10 dias após o plantio foi feito um desbaste, deixando-se duas plantas por vaso.

O experimento foi realizado de 27 de agosto à 13 de outubro de 1986 em casa de vegetação situada no Campo Experimental do Departamento de Solos - UFRRJ. Os vasos foram dispostos de forma inteiramente casualizados sendo mudados de posição uma vez por semana totalmente ao acaso. Foram utilizadas 3 repetições dispostas em esquema fatorial simples totalizando 81 vasos (3 épocas x 3 níveis de P x 3 inóculos x 3 repetições).

Foram feitas 3 coletas: aos 22, 32 e 47 dias. Nas coletas adotou-se o mesmo procedimento para todos os tratamentos. As plantas eram cuidadosamente retiradas dos vasos e separadas em raiz e parte aérea. Imediatamente após a coleta foi determinado o volume radicular e a área foliar. O volume foi medido observando-se os deslocamento e água em proveta graduada e a área (foliar e radicular) através do método fotoelétrico (LI - CORLTD modelo 3000). Parte das raízes secundárias foi separada para posterior observação da

infecção micorrízica. Essas amostras de raízes foram coletadas aleatoriamente até os 15 cm de profundidade e colocadas em solução conservante de FAA (50 ml formaldeído, 50 ml ácido acético glacial e 900 ml de álcool etílico) segundo KORMANIK et al (1982) e guardadas em frascos em condição ambiente até o momento de sua coloração. O material vegetal restante foi secado em estufa com circulação de ar, a 70 °C por 48 hs para sua posterior análise química.

A infecção micorrízica foi determinada após as raízes secundárias coletadas terem sido clareadas, fixadas e coloridas com azul de Trypan em lactofenol (PHILIPS e HAYMAN, 1970). As raízes coloridas foram, então colocadas em uma placa de Petri riscada e avaliada sua infecção com a ajuda de uma lupa estereoscópica e microscópio, segundo método de interseção adaptado por AMBLER et al (1977) e avaliado por GIAVANETTI e MOSSE (1980). De cada vaso foram retiradas amostras de terra até uma profundidade correspondente a metade da altura do vaso para determinação do número de esporos conforme método já descrito.

3.4. Análise Química do Material Vegetal

Sub-amostras de raiz e parte aérea foram separadas para as determinações de N-total, P-total, K⁺, Ca⁺ e Mg⁺² através de uma extração simultânea com apenas uma digestão com H₂O₂ - H₂SO₄ conforme metodologia descrita por TEDESCO (1982).

As determinações de Ca^+ e Mg^{+2} foram realizadas no SNLCS-RJ.

3.5. Determinação dos Parâmetro de Crescimento

Com base nos respectivos pesos de matéria seca, foi calculada a Taxa de Crescimento Relativo (TCR) da parte aérea, da raiz e total pela fórmula: $\text{TCR} = \text{Ln} (P_2/P_1) / t_2 - t_1$ onde 'P' é o peso seco e 't' o tempo (em dias) entre as épocas de coleta. A TCR (como também TAL e influxo) aos 22 dias foi realizada desconsiderando-se "P₁". Neste caso, $\text{TCR} = \text{Ln} = P_2/22$, onde P₂ indica o peso seco da planta aos 22 dias. "Ln" representa o logarítmo néperiano.

A Taxa de Assimilação Líquida (TAL) determinada a partir das variações na quantidade de matéria seca formada em relação à área útil para a interceptação, foi obtida pela fórmula:

$$\text{TAL} = (P_2 - P_1) \cdot (\text{LnAF}_2 - \text{LnAF}_1) / (\text{AF}_2 - \text{AF}_1) \cdot (t_2 - t_1)$$

onde P é o peso seco total, AF a área foliar e t o tempo em dias.

Foi ainda determinada a Razão de Área Foliar (RAF) dividindo-se a área foliar pelo peso seco total, e a Taxa de Dependência Micorrízica (TDM) pela relação:

$$\text{TDM} = \frac{(P_m - P_s)}{P_m} \times 100$$

onde P_m é o peso seco da planta com fungo micorrízico; P_s o peso da planta sem FMVA ambos dentro do mesmo nível de fósforo e mesma época de coleta (PLENCHETTE et al. 1983).

O Coeficiente de Utilização de Fósforo (CUP) foi calculado segundo a relação: peso da matéria seca (g)/P acumulado (mg) e o influxo de nutrientes por: $(P_2 - P_1) \cdot (\ln A_2 - \ln A_1) / (A_2 - A_1) \cdot (t_2 - t_1)$ onde P é o peso da matéria seca, A a área radicular e t o tempo.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Identificação e Distribuição dos Fungos - VA

No que se refere à dispersão dos fungos VA, os resultados sugerem a existência de 3 grandes grupos (Quadros 01 e 02). O primeiro, que representa a espécie mais frequente e numerosa como foi a *Acaulospora longula*; um segundo grupo, que reúne espécies presentes com frequência média (*Acaulospora morrowae*, *Glomus occultum*, *Sclerocytis sinuosa* e *Glomus microcarpum*); e finalmente um terceiro grupo, que diferencia-se dos demais por englobar as espécies encontradas com muito pouca frequência (*Glomus aggregatum*, *Sclerocytis coremioides*, *Scutellospora pellucida*). Como para o solo Ecologia a cada amostra "positiva" representa uma ocorrência de 8,3% e no solo Seropédica, de 12%, é provável que existam outras espécies presentes com frequências menores que estas e não detectadas pelo levantamento realizado.

Neste estudo, apesar de não ter sido realizada contagem de esporos, ficou evidente o número muito mais

QUADRO 01 - Levantamento parcial das espécies de fungos - VA nativos de solos da série Ecologia, situado no Campus da UFRRJ.

Espécie	Frequência de ocorrência	Amostras*											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<u>Acaulospora longula</u>	83%	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+
<u>Acaulospora morrowae</u>	50%	+	-	+	-	-	+	+	+	-	-	-	+
<u>Glomus microcarpum</u>	25%	-	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-
<u>Glomus occultum</u>	41%	-	+	-	-	+	-	+	+	+	-	-	-
<u>Glomus aggregatum</u>	16%	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-
<u>Sclerocyttis coremioides</u>	16%	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<u>Sclerocyttis sinuosa</u>	41%	+	-	+	-	-	-	+	-	-	+	+	-

* Amostras compostas, de 100g cada.

+ : presente; - : ausente;

QUADRO 02 - Levantamento parcial das espécies de fungos - VA nativos de solos da série Seropédica, situados no Campus da UFRRJ.

Espécie	Frequência de ocorrência	Amostras*							
		1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Acaulospora longula</i>	87%	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Acaulospora morrowae</i>	50%	-	-	-	+	+	+	+	-
<i>Glomus microcarpum</i>	37%	+	-	-	+	-	+	-	-
<i>Glomus occultum</i>	37%	+	+	-	-	+	-	-	-
<i>Sclerocyttis coremioides</i>	12%	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Sclerocyttis sinuosa</i>	37%	+	-	+	-	-	-	+	-
<i>Scutellospora pellucida</i>	25%	+	+	-	-	-	-	-	-

+ : presente; - : ausente;

elevado de esporos de *Acaulospora longula* nas amostras coletadas. Esta espécie portanto, além de ter apresentado uma larga dispersão, ressaltou-se também por sua maior população. SIEVERDING e SAIF (1984) da mesma forma indicaram, em um levantamento realizado em 9 localidades de uma mesma região da Colombia, a predominância quantitativa de apenas 2 das 13 espécies de fungos VA encontradas. As demais 11 espécies distribuíram-se esparsamente.

A maior frequência de esporos de algumas poucas espécies em uma população de fungos VA nativos de um dado ambiente natural, parece ser uma constante conforme sugerem varios outros levantamentos realizados (BONONI e TRUFEM, 1983; LOPES et al. 1983; TRUJILLO et al. 1986; SIEVERDING, 1986b; SIQUEIRA et al. 1987).

Estes estudos, registraram uma alta frequência de *Acaulospora longula*, *Acaulospora morrowae* e *Glomus fasciculatum* em alguns solos ácidos da Colômbia.

Varios fatores podem influenciar tanto quantitativamente quanto qualitativamente a população de fungos VA no solo (ver 2.2.1). De acordo com observações feitas no campo experimental do Departamento de Solos da UFRRJ durante 2 anos, e sob cultivo com 8 leguminosas utilizadas como adubo verde, a população de esporos varia quantitativamente com a planta hospedeira. Em outras palavras, aparentemente em curto prazo algumas plantas podem estimular a produção de esporos dos fungos - VA nativos presentes. Por outro lado, ao se cortar as plantas na época

da antese, observava-se um sistemático aumento no número de esporos coletados (BERBARA, dados não publicados). Essas observações reforçam a hipótese de haver uma forte influência da planta hospedeira na produção de esporos pelo fungo - VA, conforme registrado por PELLET e SIEVERDING (1986), TRUJILLO e SIEVERDING (1986), e KOSKE (1987).

No levantamento realizado, não se teve como preocupação a quantificação dos esporos de fungos VA nativos. Da mesma forma, não se buscou estudar como esta população variava com o tempo. O objetivo principal foi o de caracterizar em solos submetidos a vários níveis de fertilidade, as espécies mais frequentes em uma época do ano em que, ao menos no Estado do Rio de Janeiro, a cultura do quiabo está em pleno desenvolvimento vegetativo.

É possível por outro lado que, em função de não haver ainda uma padronização quanto ao número de amostras necessárias para um completo levantamento de espécies presentes em um dado agro-ecossistema (TEWS e KOSKE, 1986), algumas destas não tenham sido recuperadas pelo pequeno número de amostragens realizados. Neste sentido, uma abordagem estatística específica deveria ser realizada, com o objetivo de se determinar com maior precisão, a distribuição dos fungos VA nativos.

A monocultura e o aumento da fertilidade do solo tendem a diminuir a diversidade das espécies de fungos VA (SIQUEIRA e FRANCO, 1987). ABBOTT e ROBSON (1982b) e TRUJILLO e SIEVERDING (1986) entretanto, não observaram relação entre

as características físicas e químicas do solo, com a distribuição de fungos VA. Os autores indicaram por outro lado, uma correlação positiva entre algumas espécies de fungos VA com o teor de matéria orgânica do solo. No presente estudo as amostras foram coletadas de solos distintos mas basicamente sob o mesmo tipo de vegetação (pastagem composta principalmente por: *Digitaria decumbens*; *Paspalum notatum*; *Indigofera hirsuta* e *Mimosa* sp.). Como nesses ambientes os teores de matéria orgânica tendem a ser maiores, a dupla combinação (manejo e matéria orgânica) poderia ter contribuído para permitir a maior frequência de *Acaulospora longula* nos solos observados.

Os resultados da análise química das 20 amostras coletadas estão reunidas nos quadros 03 e 04. Não se observou qualquer relação evidente entre a distribuição de fungos VA e a fertilidade do solo ou mesmo com os teores de matéria orgânica. Este fato reforça a hipótese da predominância de *Acaulospora longula* ser devida mais ao manejo com pastagens do que às características químicas e físicas dos solos estudados.

4.2. Infecção Micorrizica e Número de Esporos.

No experimento com quiabeiro, os valores de infecção MVA encontrados sugerem, apesar do pequeno número de coletas realizadas, a ocorrência de um padrão comum (Quadro 03). Conforme já discutido no item 2.2.3., o desenvolvimento da

QUADRO 03 - Análise química e física de amostras de terra coletadas de um solo da série Seropédica situado no Campus da UFRRJ.

Amostras	pH (H ₂ O)	Ca 1----- meq/100g	Mg 1----- meq/100g	Al 1----- meq/100g	Na 1----- meq/100g	K 1-- ppm --1	P 1----- meq/100g	C %	Areia 1----- %	Silte 1----- %	Argila 1----- %
1	6,0	2,8	1,4	0,1	0,04	122	22	1,30	58	19	23
2	5,8	1,5	0,7	0,2	0,06	102	18	1,05	66	10	24
3	5,7	0,7	1,0	0,3	0,04	112	9	1,22	61	16	23
4	5,3	1,1	0,7	0,3	0,03	98	7	0,86	69	10	21
5	5,3	1,2	1,1	0,2	0,05	74	13	1,28	68	15	17
6	5,2	1,3	1,0	0,1	0,04	89	18	0,90	66	14	20
7	5,6	2,0	1,0	0,2	0,02	97	10	1,06	59	18	23
8	5,8	1,6	1,5	0,1	0,03	108	11	1,09	56	15	29

QUADRO 04 - Análise química e física de amostras de terra coletadas de um solo da série Ecologia, situado no Campus da UFRRJ.

Amostras	pH (H ₂ O)	Ca]----- meq/100g -----]	Mg]----- meq/100g -----]	Al]----- meq/100g -----]	Na]----- meq/100g -----]	K]----- ppm -----]	P]----- ppm -----]	C]----- % -----]	Areia]----- % -----]	Silte]----- % -----]	Argila]----- % -----]
1	4,8	0,6	0,5	0,4	0,04	80	5	0,26	83	12	5
2	5,3	0,6	0,6	0,3	0,05	88	10	0,36	87	7	6
3	4,9	0,7	0,5	0,2	0,05	75	9	0,30	88	7	5
4	5,0	0,7	0,7	0,3	0,05	87	11	0,22	91	6	3
5	5,4	0,9	0,8	0,2	0,06	78	12	0,28	81	11	5
6	5,2	1,6	1,5	0,2	0,05	115	11	0,57	90	6	4
7	5,0	1,0	0,8	0,4	0,04	75	12	0,29	85	10	5
8	5,4	0,7	0,8	0,3	0,04	86	16	0,60	87	9	4
9	5,7	1,8	1,3	0,4	0,05	81	14	0,30	90	6	4
10	5,1	0,8	0,9	0,2	0,04	78	6	0,52	81	12	7
11	5,3	0,7	0,7	0,3	0,04	88	12	0,40	84	10	6
12	5,2	0,7	0,8	0,3	0,04	80	9	0,27	88	8	4

infecção MVA passa por uma "fase lag" inicial, seguida por uma expansão exponencial até atingir-se um "plateau", referente ao momento de máxima infecção radicular. Este comportamento não pode ser confirmado pelo presente estudo devido ao pequeno número de amostragens realizado. De acordo com MENGE (1984), em culturas desenvolvidas em vaso, a máxima infecção ocorre entre 10 e 14 semanas. Como o quiabeiro foi coletado na 7ª semana, poder-se-ia esperar uma pequena elevação deste valor com o tempo.

A infecção MVA do tratamento com mistura de espécies (M), foi sempre maior que com *Acaulospora longula* (A) à exceção da observada no nível O P (época I). Não houve entretanto, diferenças significativas entre os valores dentro das épocas estudadas. Não se observou infecção no tratamento sem inoculação (quadro 05).

De acordo com WILSON (1984b), a percentagem de raízes infectadas com mistura de espécies de fungos VA, é similar a infecção encontrada com a espécie mais infectiva presente nesta mistura. Outros estudos realizados com mistura de espécies registraram maiores valores de infecção para mistura que para espécies isoladas (SIEVERDING e SAIF, 1984). Aparentemente, nenhuma espécie de fungo VA tem aumentada a sua capacidade infectiva quando em mistura com outras espécies. Por outro lado, várias destas espécies podem nestas condições diminuir sua infectibilidade (WILSON, 1984a,b). No caso desta hipótese ser correta, a infecção alcançada por uma

QUADRO 05 - Infecção micorrizica e número de esporos encontrados em vasos cultivados com quiabo em relação ao nível de fósforo aplicado e da época de coleta.

Dias após o plantio	Nível de P (Kg.ha ⁻¹)	Inoculação					
		Infecção (%)			Número de esporos (Em 50g de solo)		
		A	M	Média	A	M	Média
	0	34	33	33	44	46	45
22	10	34	36	35	38	41	39
	60	33	36	34	43	40	41
	Média	34	35	--	42	42	--
		CV = 12,2%			CV = 26,0%		
	0	48	52	50	45	48	46
32	10	48	50	49	45	43	44
	60	47	48	47	51	46	48
	Média	49	50	--	47	46	--
		CV = 11,7%			CV = 25,1%		
	0	62	65	63	60	56	58
47	10	62	64	63	61	56	58
	60	58	60	59	66	60	63
	Média	61	63	--	62	57	--
		CV = 7,4%			CV = 21,7%		

(1) A = *Acaulospora longula*; M = Mistura de espécies

mistura de espécies será sempre maior que a alcançada pelas espécies isoladamente. Para testar-se esta afirmativa deve-se entretanto estabelecer de antemão, o potencial de inóculo que permite em uma dada condição, a máxima infecção já que, esta, varia com aquele (SANDERS e SHEIKH, 1983).

As observações referentes ao número de esporos encontrados indicam, valores absolutos em geral, maiores para o tratamento A. Mais uma vez entretanto, não houveram diferenças significativas entre os valores obtidos em cada época considerada. Não se observou qualquer correlação entre número de esporos, infecção e produção de massa seca. Este fato já é bem conhecido, e concorda com outros trabalhos (SANDERS e SHEIKH, 1983; PAULA et al. 1988). Não se registrou no presente estudo, uma relação evidente entre o número de esporos com o vigor da planta conforme indicam HETRICK e BLOOM (1986). A rigor, não se pode afirmar que em tão curto espaço de tempo (47 dias) tenha havido uma significativa produção de esporos. É provável que boa parte dos esporos coletados tenham sido aqueles que foram inoculados já que o número aplicado foi elevado i.e., cerca de 35 esporos por 50g de solo.

4.3. Produção de Matéria Seca.

No conjunto de dados analisados por épocas e apresentados no quadro 06, observa-se que o peso seco total das plantas no tratamento M, foi sempre maior os de A e T.

QUADRO 06 - Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre o peso da matéria seca de plantas de quiabo (g).

Dias após o plantio	Nível de P (Kg.ha ⁻¹)	Inoculação											
		Raiz				Parte aérea				Planta toda			
		T	A	M	Média	T	A	M	Média	T	A	M	Média
22	0	0,05Aa	0,05Aa	0,06Aa	0,05B	0,20Aa	0,21Aa	0,24Aa	0,22B	0,25Aa	0,26Aa	0,30Aa	0,27B
	10	0,06Aa	0,06Aa	0,07Aa	0,06B	0,22Aa	0,21Aa	0,25Aa	0,23B	0,28Aa	0,27Aa	0,32Aa	0,29B
	60	0,12Aa	0,12Aa	0,14Aa	0,13A	0,44Aa	0,41Aa	0,55Aa	0,47A	0,56Aa	0,53Aa	0,69Aa	0,59A
	Média	0,08a	0,08a	0,09a	--	0,29b	0,28b	0,35a	--	0,36b	0,35b	0,44a	--
		CV = 27,18%				CV = 17,20%				CV = 14,08%			
32	0	0,05Ba	0,07Ca	0,10Ca	0,07C	0,26Ca	0,25Ca	0,31Ca	0,27C	0,31Cb	0,32Cb	0,41Ca	0,35C
	10	0,10Bb	0,14Bab	0,18Ba	0,14B	0,40Bb	0,41Bb	0,59Ba	0,47B	0,50Bb	0,55Bb	0,77Ba	0,61B
	60	0,26Ac	0,35Ab	0,46Aa	0,36A	1,04Ac	1,25Ab	1,83Aa	1,37A	1,30Ac	1,60Ab	2,29Aa	1,73A
	Média	0,14c	0,19b	0,25a	--	0,57c	0,64b	0,91a	--	0,70c	0,82b	1,16a	--
		CV = 17,19%				CV = 6,76%				CV = 4,43%			
47	0	0,04Bb	0,14Cab	0,17Ca	0,12C	0,22Ca	0,44Ca	0,53Ca	0,40C	0,26Cb	0,58Ca	0,70Ca	0,51C
	10	0,13Bb	0,32Ba	0,38Ba	0,28B	0,56Bb	1,03Ba	1,34Ba	0,98B	0,69Bc	1,35Bb	1,72Ba	1,25B
	60	0,54Ac	1,01Ab	1,21Aa	0,92A	2,23Ab	3,88Aa	3,89Aa	3,33A	2,77Ab	4,89Aa	5,10Aa	4,25A
	Média	0,24c	0,49b	0,59a	--	1,00b	1,78a	1,92a	--	1,24c	2,27b	2,51a	--
		CV = 13,71%				CV = 12,34%				CV = 7,81%			

(1) T = Testemunha; A = *Acaulospora longula*; M = Mistura de espécies.

(2) Valores seguidos da mesma letra, minúscula nas linhas e maiúsculas nas colunas, não diferem estatisticamente entre si, pelo teste de Duncan a 5%, para um mesmo período de amostragem.

Diferenças significativas entretanto, somente foram registradas a partir da coleta realizada aos 32 dias. Nesta, o tratamento M destaca-se significativamente de A e T já no nível 0 P. Nesta época, somente no nível de 60 P o tratamento A difere estatisticamente de T.

O comportamento na época III entretanto é distinto. Aos 47 dias, não se observou diferenças significativas entre M e A nos níveis 0 e 60 P, mas apenas no nível 10 P. Por outro lado, o tratamento A e M é significativamente superiores a T em todos os níveis de P, quando considerado a planta toda.

Os resultados indicam portanto, uma tendência do tratamento M ser significativamente superior a A, e este a T a excessão da época I. As observações na raiz e parte aérea apontam para o mesmo padrão de comportamento.

A tendência sugerida pelos valores encontrados no nível 60 P é de diminuição da diferença entre M e A nos estádios mais avançados de desenvolvimento do quiabeiro. Por outro lado observa-se, para os três níveis de P e com a evolução do tempo, um distanciamento progressivo da produção de matéria seca das plantas inoculadas quando comparadas com as não inoculadas.

As observações indicam que a mistura de espécies de fungos-VA nativos presentes no tratamento M, é mais eficiente que *Acaulospora longula* isoladamente e que, ao menos nas condições experimentais, esta não seria preferencialmente recomendada para inoculação. É provável por outro lado que,

dentre as espécies de M, exista alguma que apresente melhores resultados que os indicados para M, em termos de acúmulo de matéria seca.

Os testes de eficiência devem continuar até que todas as espécies da mistura tenham sido estudadas quanto a sua efetividade. Como já visto (ver 2.6), esses testes são pertinentes quando se tenta determinar em solos inférteis, a qualidade da população de fungos VA nativos. A partir desta informação básica, pode-se estabelecer para estes solos, uma estratégia de manejo agrícola, no caso de haver nesta população uma espécie efetiva; ou de introdução de espécie(s) de fungo(s) eficiente(s), no caso de todas as espécies nativas serem ineficientes ou o seu potencial de inóculo for baixo.

Os resultados indicam que o tratamento com *Acaulospora longula*, foi sempre inferior à M. Várias hipóteses podem ser levantadas para explicar tal fato. A eficiência do fungo VA pode depender de sua capacidade de emitir hifas extraradiculares (ver 2.4.1). *Acaulospora longula* apesar de ter infectado o sistema radicular do quiabeiro a taxas similares às encontradas no tratamento M, pode ter desenvolvido hifas extramatriciais apenas em um momento posterior, passando somente então, a absorver nutrientes em níveis significativos. Esta hipótese pode ser sustentada a partir de vários outros estudos. HEPPEL (1981) indica uma relação de 1:1 entre a biomassa intra e extraradicular enquanto SANDERS e SHEIKH (1983), encontraram

taxas de crescimento de 0,4 e 0,7 mm.dia⁻¹ para hifas internas e externas à raiz respectivamente. BETHLENFALVAY et al (1982b) sugerem que a relação entre a biomassa extra e intraradicular varia de 7:1 para 0,4:1 entre a 4ª e 14ª semana respectivamente. Trabalhando com outras espécies vegetais e fúngicas, SYLVIA (1988) encontrou resultados inversos. O desenvolvimento extramatricial somente ocorreu após uma intensa colonização interna. Aparentemente portanto, a distribuição da biomassa do fungo VA varia em função de diversos fatores.

WILSON e TRINICK (1983) e WILSON (1984a,b) argumenta que, provavelmente, existem diferentes estratégias de infecção com algumas associações estimulando em alguns momentos mais o desenvolvimento intraradicular e em outros, o extraradicular. Os estímulos surgem de uma interação tríplice - planta, fungo VA e ambiente ainda não totalmente esclarecida, mas certamente dependente das características genéticas e fisiológicas dos simbiossiontes envolvidos (SMITH, 1980; BAREA, 1986).

De acordo com SANDERS et al (1977) por outro lado, a efetividade depende da habilidade do fungo VA em infectar rápida e extensivamente o sistema radicular da planta hospedeira. No presente estudo, apesar do pequeno número de amostragens, tal não parece ser o caso pois tanto A quanto M infectaram à taxas similares.

Poder-se-ia propor que *Acaulospora longula* não seja uma espécie intrinsecamente eficiente no processo de

encontrada nas amostras de terra coletadas além de ter apresentado, a partir de observações visuais, um bom desenvolvimento no crescimento do sorgo nos potes multiplicadores em relação aos potes sem inóculo.

Os potes receberam logo após a aplicação do fertilizante fosfatado uma quantidade de solo inoculado com cerca de 2800 esporos/vaso. Não se utilizou misturas de inóculos (hifas, raízes infectadas etc) devido à dificuldade encontrada em homogeneizá-los quanto ao seu potencial infectivo através da técnica do número mais provável (NMP) descrito por PORTER (1979). Os tratamentos com mistura de espécies MVA receberam também cerca de 2800 esporos contendo aproximadamente 350 esporos de cada uma das 8 espécies isoladas (inclusive *Acaulospora longula*). Da mesma forma, todos os vasos receberam filtrados contendo a microflora presente nos vasos de multiplicação.

Os esporos em ambos os tratamentos foram coletados dos vasos multiplicadores correspondentes através da técnica de extração já citada. Após a sua extração os esporos foram novamente identificados com objetivo de se eliminar todos os propágulos considerados contaminantes. Os esporos foram então desinfetados através de imersão em placa de Petri contendo uma solução de 0,5% de hipoclorito de sódio por 2 minutos, conforme procedimento já indicado. A seguir, foram lavados e armazenados em frascos com água deionizada por 5 dias em condição ambiente χ com concentração de cerca de 35 esporos/ml. Os tratamentos com mistura de espécies receberam

absorção, translocação e liberação de elementos minerais para o hospedeiro. Da mesma forma que a anterior, esta hipótese carece de sustentação pois se assim fosse, esta característica, que é fruto de uma interação genética, não se modificaria com o tempo conforme ocorreu no presente estudo. Este fungo VA (A) poderia finalmente, estar impondo à planta nas fases iniciais de seu desenvolvimento um dreno de fotossintetatos alto em relação ao do tratamento M. As plantas podem temporária ou permanentemente apresentar respostas negativas quando micorrizadas. Este fenômeno pode ser observado no tratamento A, época I. Uma redução temporária pode ocorrer quando na sua fase inicial de crescimento, a planta desloca quantidades relativamente altas de fotossintetatos ao simbionte e este ainda não absorve e/ou transloca quantidades suficientes de nutrientes.

A respeito das respostas do quiabeiro a aplicação de P, nota-se haver uma tendência geral dos valores de peso seco serem significativamente maiores para nível 60 seguido de 10 e zero de fósforo aplicado à exceção da coleta realizada aos 22 dias onde não se observaram variações significativas entre os níveis 0 e 10 P. Estas informações sugerem que a resposta do quiabeiro à aplicação de P irá variar em função do tempo. Provavelmente, as reservas presentes nas sementes de quiabo nesta época se equivaleram à quantidade de fósforo disponível à planta no nível de 10 P.

4.4. Relação Raiz - Parte Aérea.

Nos níveis 0 P e 10 P, as plantas infectadas com fungo micorrízico (M e A) coletadas aos 32 e 47 dias, apresentaram uma maior relação raiz-parte aérea (R/PA) quando comparadas ao tratamento T (figura 01). No nível 60 P, o tratamento com A, indica valores maiores que T em todas as coletas, enquanto M supera T somente na coleta III, quando também suplanta ao tratamento A.

Observa-se que, de uma maneira geral, a grande diferença registrada no nível 0 P (épocas II e III) entre os tratamentos com e sem fungo VA, tende a diminuir com o aumento do nível de P aplicado. Isto é, a baixos níveis de P o fungo VA promoveu um maior desenvolvimento do sistema radicular em relação à parte aérea do que à altos níveis. Existe uma tendência de diminuição destes 2 últimos valores e de aumento dos referentes à T, com o aumento dos níveis de P exceto 60 P 47 dias M.

Em geral o desenvolvimento das associações micorrízicas relaciona-se entre outros, tanto a mudanças na produção de fotossintetatos (ver 2.3.), quanto a modificações na distribuição da biomassa vegetal entre o sistema radicular e a parte aérea (SMITH, 1980). Como já visto, fungos VA impõem à planta hospedeira um significativo aumento no dreno de carboidratos, ocasionando provavelmente devido a isto, variações na taxa fotossintética. De acordo com HEROLD (1980), qualquer modificação na atividade "sink" das raízes

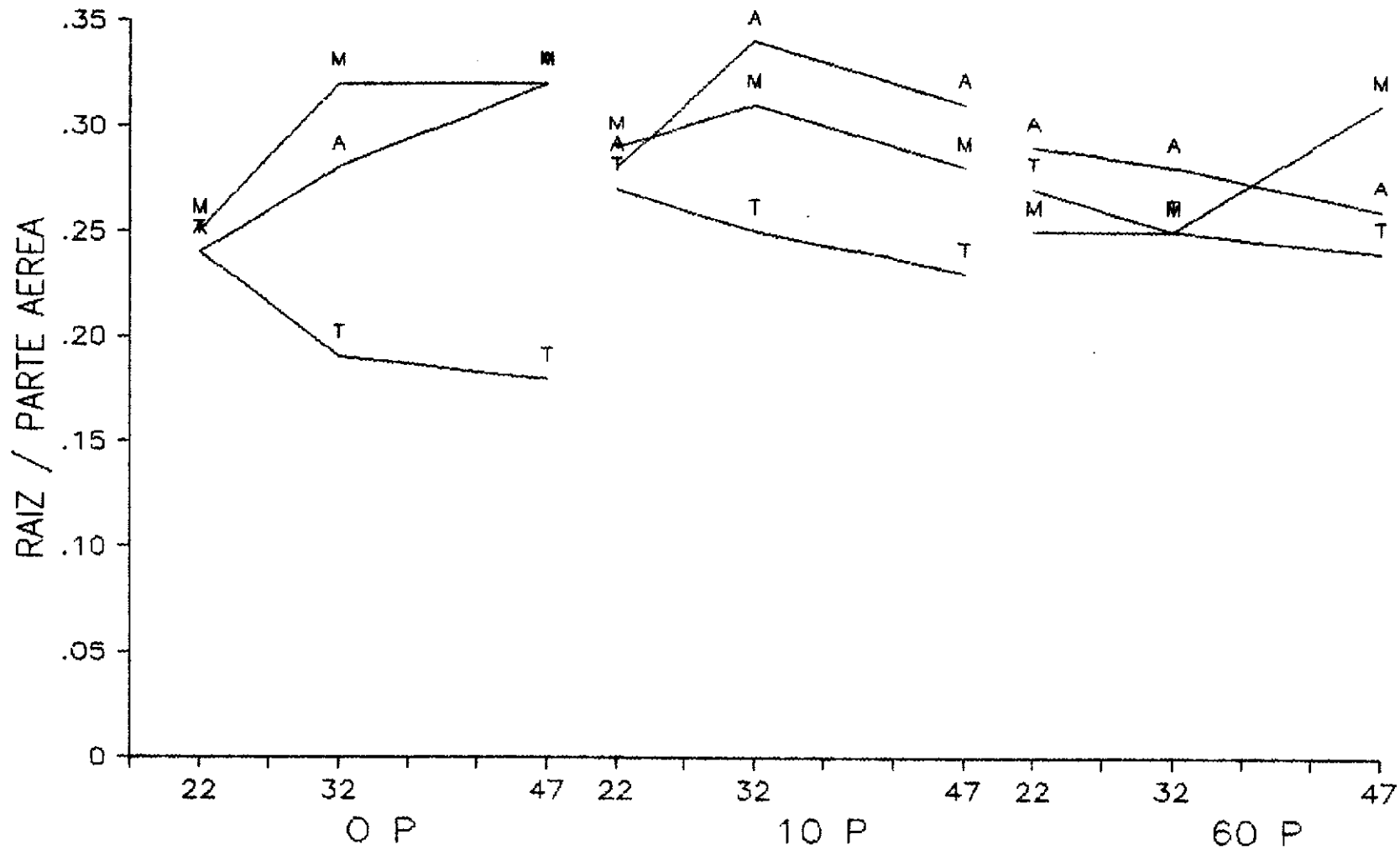


FIGURA 01: Relação entre o peso seco da raiz e parte aérea em função do nível de P e da época de coleta, em plantas de quiabo.

M = Mistura de espécies; A = *Acaulospora longula*; T = Testemunha.

(como as impostas por fungos VA), implica em ajustes nesta taxa e, como consequência, em alterações na produção de fotossintetatos.

A distribuição da biomassa vegetal por outro lado, parece receber estímulos distintos os quais estão, provavelmente, ligados à controles hormonais que seriam por sua vez relacionados com os níveis de P no tecido vegetal (GEIGER 1976; KOCH e JOHNSON, 1984).

ATKINSON (1973), estudando várias espécies de plantas nativas observou que, em geral, quanto maior o nível de fósforo no tecido vegetal menor seria a relação R/PA. Segundo HAYMAN e MOSSE (1971), plantas que apresentem uma maior capacidade em absorver, translocar e metabolizar nutrientes, terão uma menor relação R/PA. Plantas micorrizadas apresentam em geral, uma menor relação R/PA (SMITH, 1980). Este fato é provavelmente devido a sua melhor nutrição e de sua mais eficiente utilização dos fotossintetatos produzidos. (HARLEY e SMITH, 1983, BALA e SINGH, 1985).

Outros estudos, entretanto, indicam aumentos nesta relação em plantas infectadas (MOSSE, 1957; REDENTE e REEVES, 1981). GRAHAM e colaboradores (1985 e 1987) da mesma forma, trabalhando com "seedlings" de citrus, sugerem que estes aumentos ocorrem devido a uma maior demanda por fotossintetatos pelo sistema radicular, devido à presença do simbionte. Trabalhando com "seedlings" de citrus, KOCH et al (1984) determinaram um acúmulo de 6 a 10% maior de carbono em

raízes de plantas MVA quando comparadas a raízes não micorrizadas. Um maior acúmulo de carbono foi também detectado em raízes de soja infectadas (AMES e BETHLENFALVAY, 1987).

Estudos fisiológicos mais detalhados, a partir de uma abordagem experimental distinta da realizada neste trabalho, devem ser conduzidos para compreender-se, no sistema desenvolvido, a influência das associações MVA na partição da biomassa pela planta hospedeira. Observações que levem em consideração as variações no balanço hormonal da planta MVA são pertinentes. No presente estudo, nota-se haver nos níveis 0 P e 10 P (épocas II e III), maiores taxas de crescimento relativo (TCR) para as raízes micorrizadas que para a parte aérea. Da mesma forma, foram nestes tratamentos (níveis 0 P e 10 P, com fungos VA) que registrou-se os maiores valores de R-PA. É provável que algum estímulo de fundo hormonal esteja envolvido e que este, justifique a maior massa seca relativa do sistema radicular.

4.5. Nutrição: Concentração, Acúmulo e Influxo.

Estudos relativos à nutrição do quiabeiro (cultivares Santa Cruz e Piranema), não foram encontrados na literatura pesquisada. Portanto, como as referências obtidas a partir de observações com cultivares exóticas apenas indicam padrões gerais (ver 2.7), elas não devem ser diretamente correlacionados com os obtidos no presente

estudo. Apesar desta ressalva, os valores obtidos neste trabalho encontram-se próximos aos limites estabelecidos, à exceção de cálcio e principalmente N (na parte aérea) que situaram-se em níveis mais baixos (figuras 2 a 16). Deve-se lembrar ainda que, no presente estudo, não foram considerados apenas as folhas como nas referências citadas, mas a totalidade da parte aérea. Este fato deve ter contribuído ainda mais para as variações encontradas.

As observações realizadas nas raízes indicam entretanto maiores variações. Os valores encontrados para N e P foram maiores, para Ca menores e para K e Mg em geral similares aos registrados por AHMAD et al (1969).

De uma forma geral, a concentração de nutrientes nas plantas, expressas em percentagem de matéria seca, diminuiu com o tempo. A maior variação ocorreu com N e a menor com P onde os teores deste elemento indicaram diferenças significativas apenas nos níveis 0 P (época III) e 10 P (épocas II e III). Todas as demais variações foram não significativas quando comparados os valores totais (raiz e parte aérea) obtidos em uma mesma época. A análise estatística realizada com os níveis de nutrientes encontrados na raiz e parte aérea isoladamente, da mesma forma, não registrou variações significativas.

As concentrações de nutrientes obtidas na parte aérea foram sempre maiores que as das raízes para N, K, Ca e Mg, em todos os tratamentos para cada uma das épocas consideradas. O comportamento com P entretanto foi distinto.

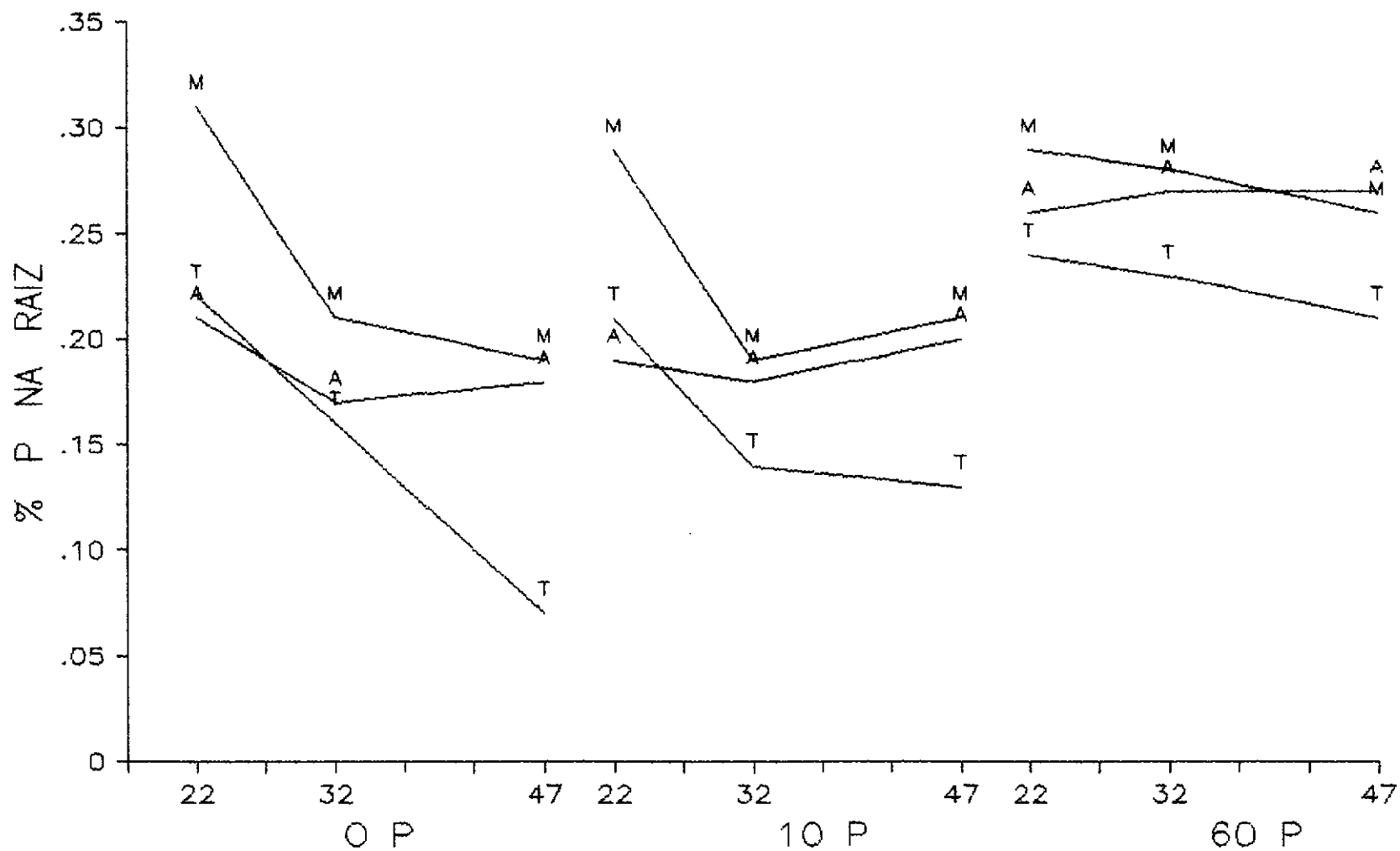


FIGURA 02: Concentração de fósforo em raízes de quiabo, em 3 níveis de P aplicado em 3 épocas de coleta, em plantas de quiabo.

M = Mistura de espécies; A = Acaulospora longula; T = Testemunha.

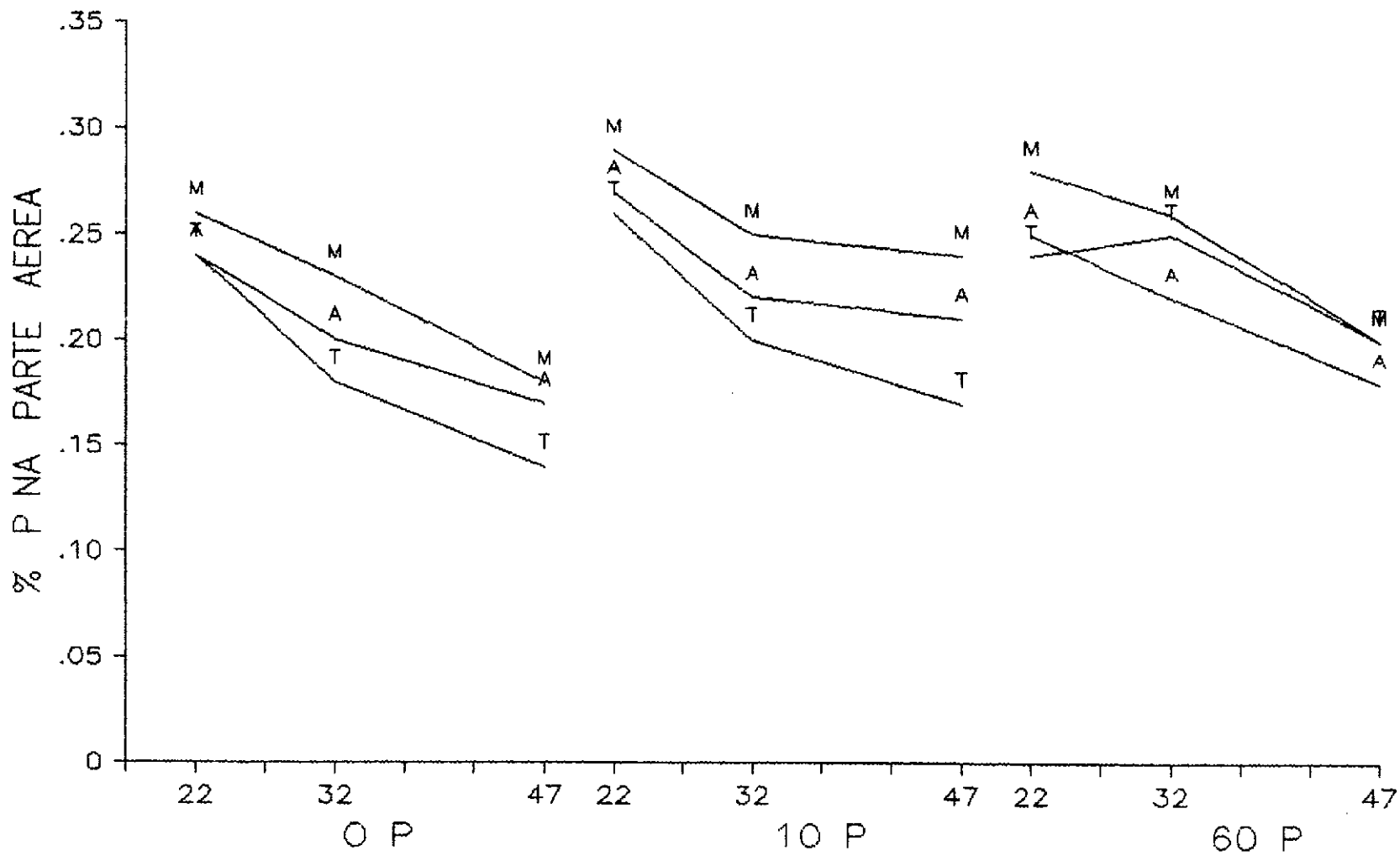


FIGURA 03: Concentração de fósforo em parte aérea de quiabo, em 3 níveis de P aplicado em 3 épocas de coleta, em plantas de quiabo.

M = Mistura de espécies; A = *Acaulospora longula*; T = Testemunha.

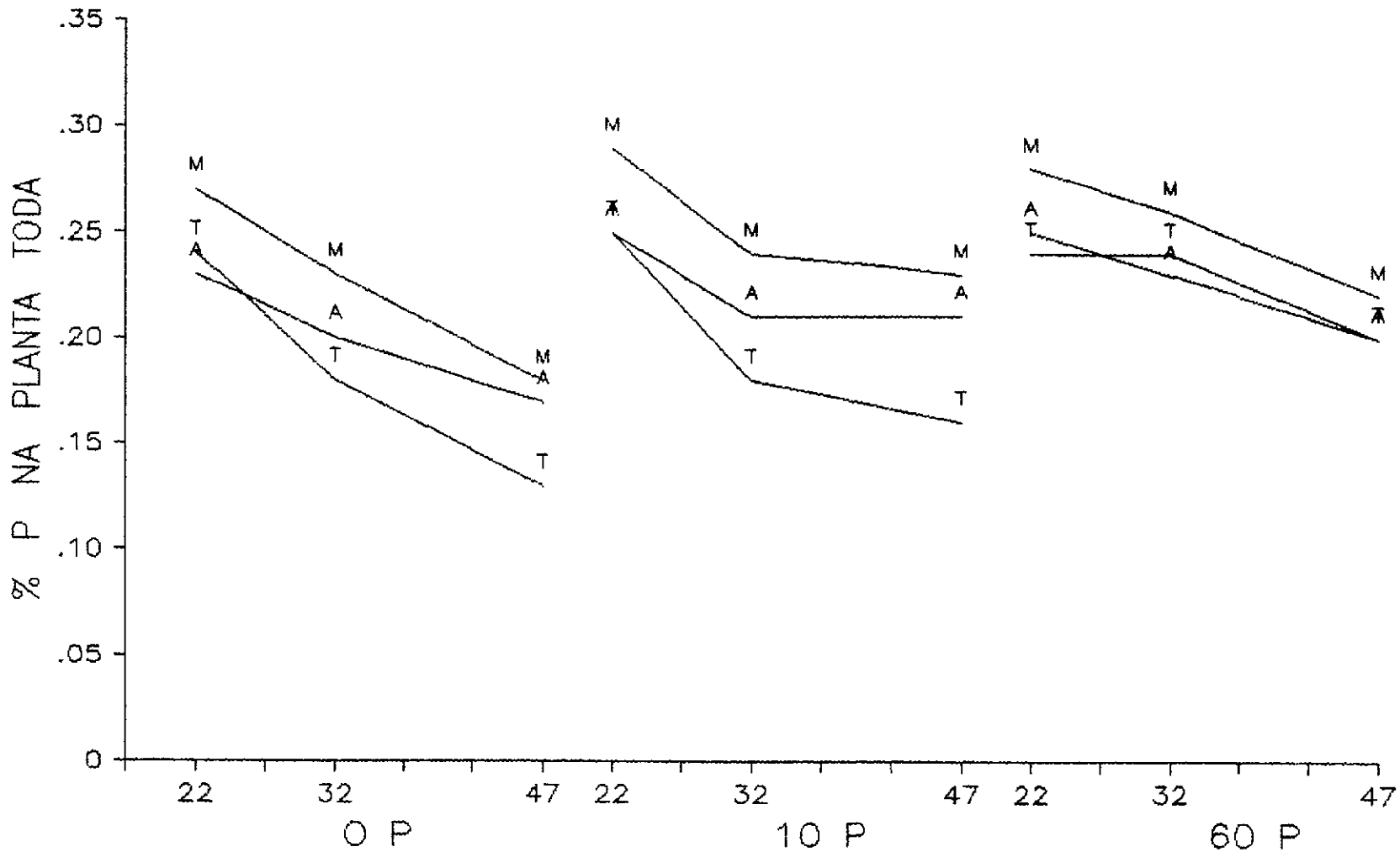


FIGURA 04: Concentração de fósforo na planta toda de quiabo, em 3 níveis de P aplicado em 3 épocas de coleta, em plantas de quiabo.

M = Mistura de espécies; A = *Acaulospora longula*; T = Testemunha.

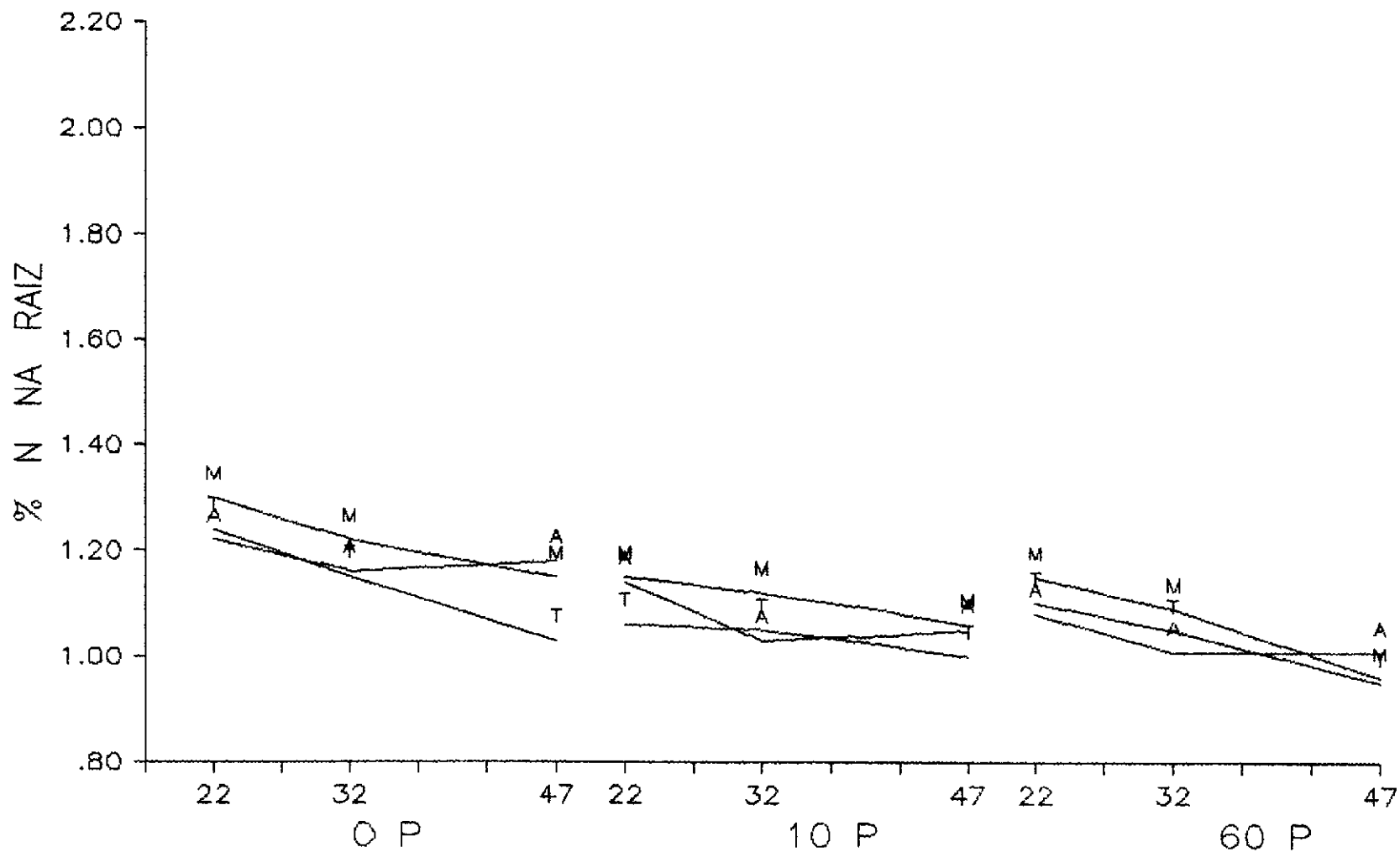


FIGURA 05: Concentração de nitrogênio em raízes de quiabo, em 3 níveis de P aplicado em 3 épocas de coleta, em plantas de quiabo.

M = Mistura de espécies; A = Acaulospora longula; T = Testemunha.

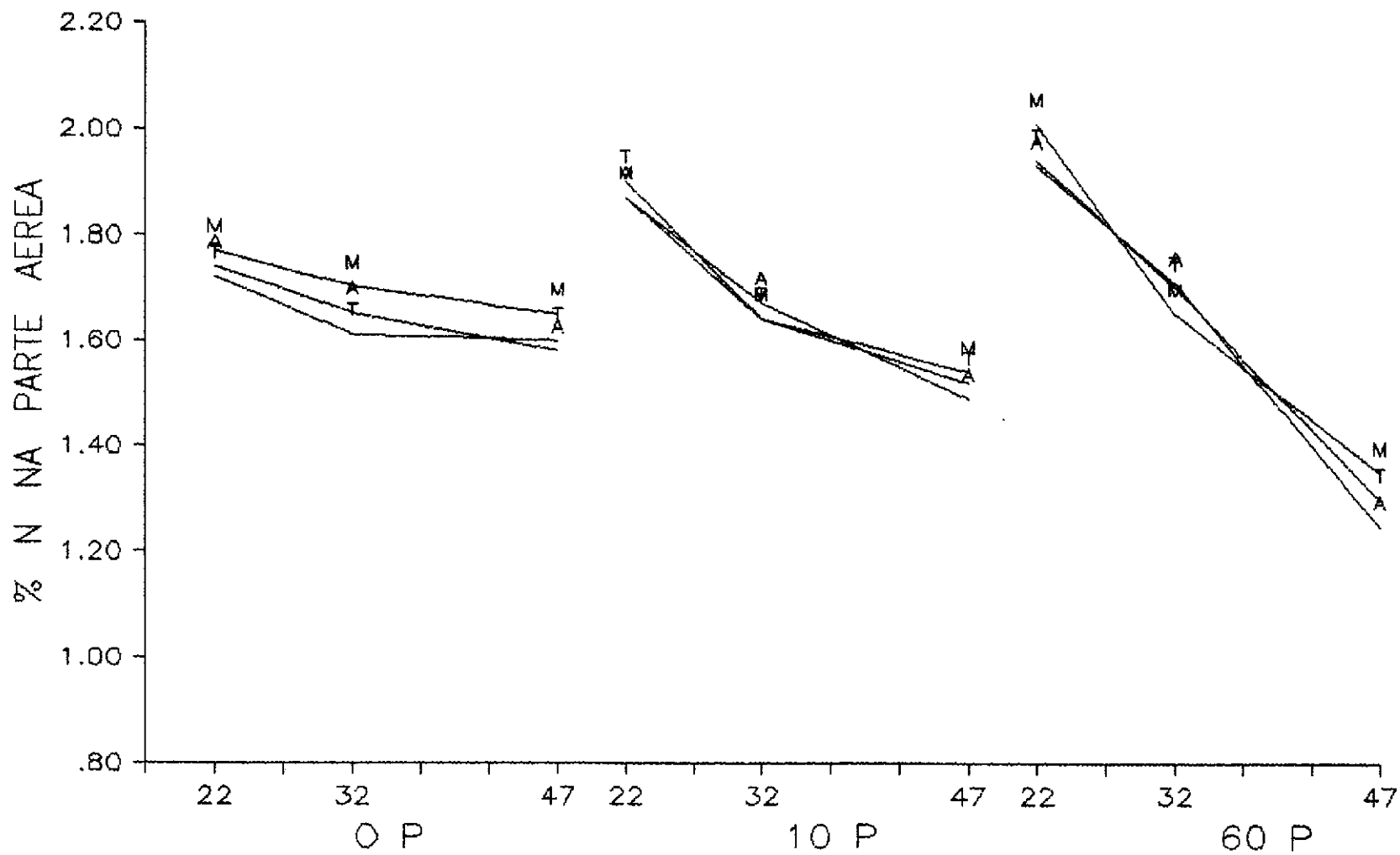


FIGURA 06: Concentração de nitrogênio na parte aérea de quiabo, em 3 níveis de P aplicado em 3 épocas de coleta, em plantas de quiabo.

M = Mistura de espécies; A = *Acaulospora longula*; T = Testemunha.

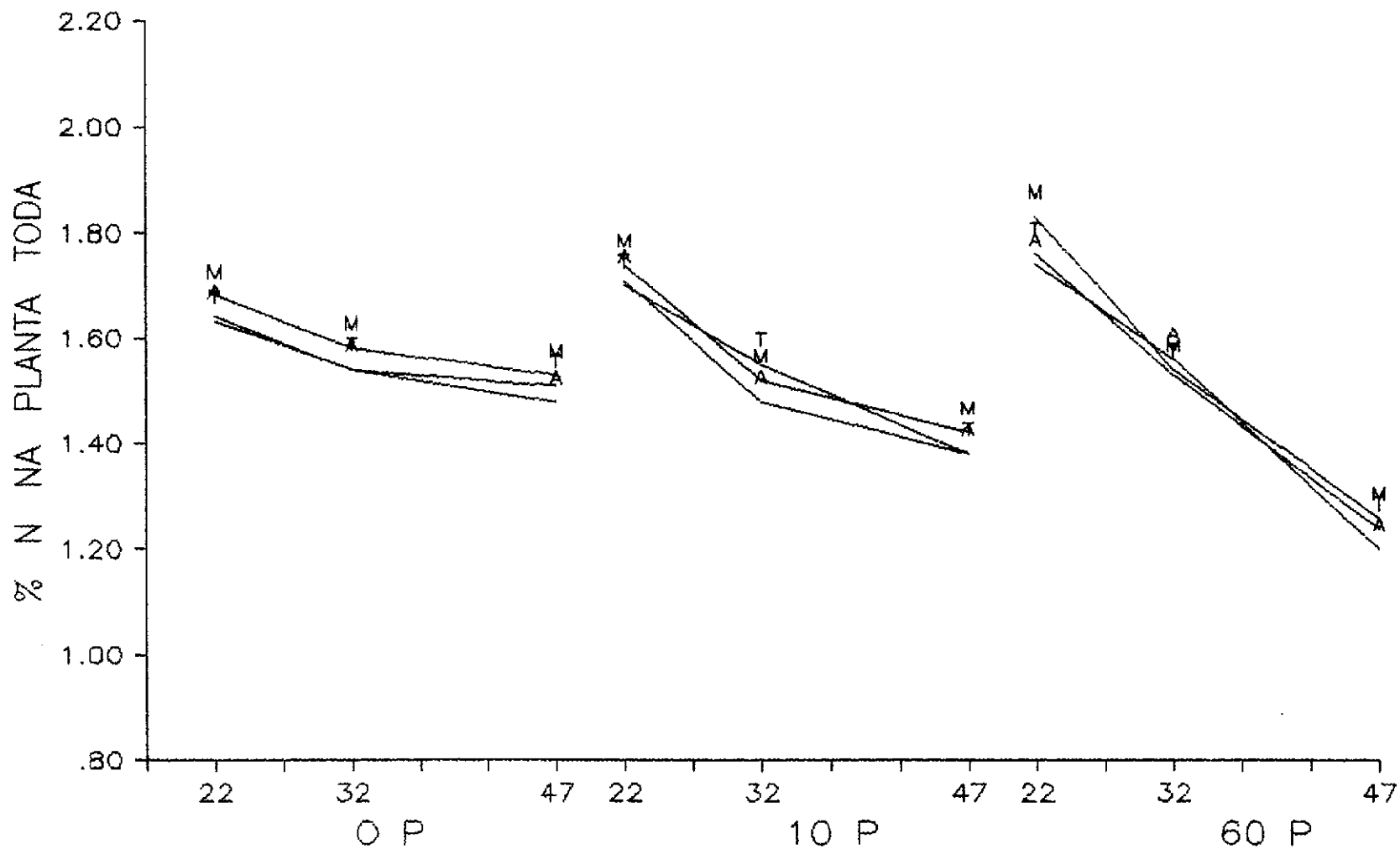


FIGURA 07: Concentração de nitrogênio na planta toda de quiabo, em 3 níveis de P aplicado em 3 épocas de coleta, em plantas de quiabo.

M = Mistura de espécies; A = *Acaulospora longula*; T = Testemunha.

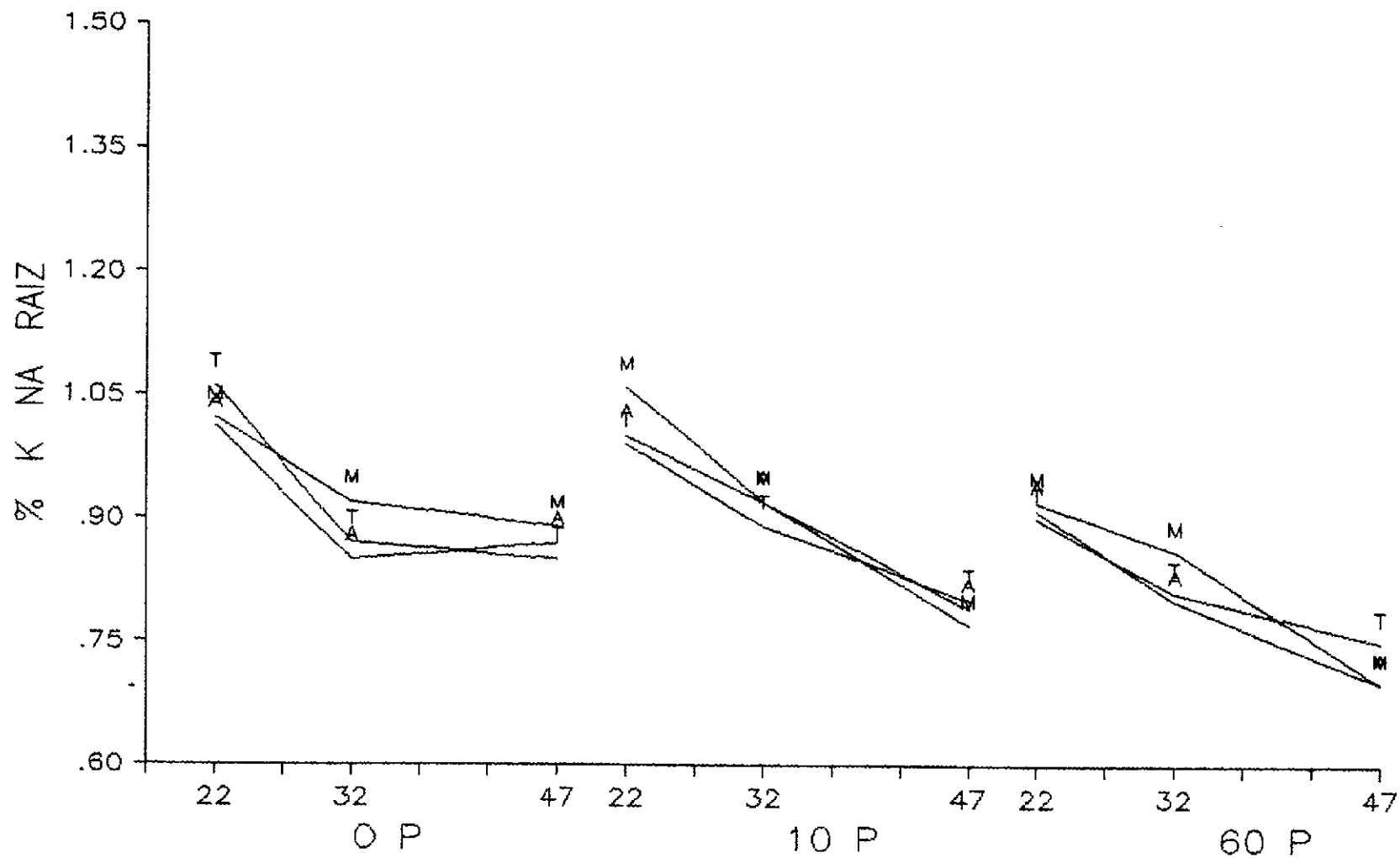


FIGURA 08: Concentração de potássio em raízes de quiabo, em 3 níveis de P aplicado em 3 épocas de coleta, em plantas de quiabo.

M = Mistura de espécies; A = *Acaulospora longula*; T = Testemunha.

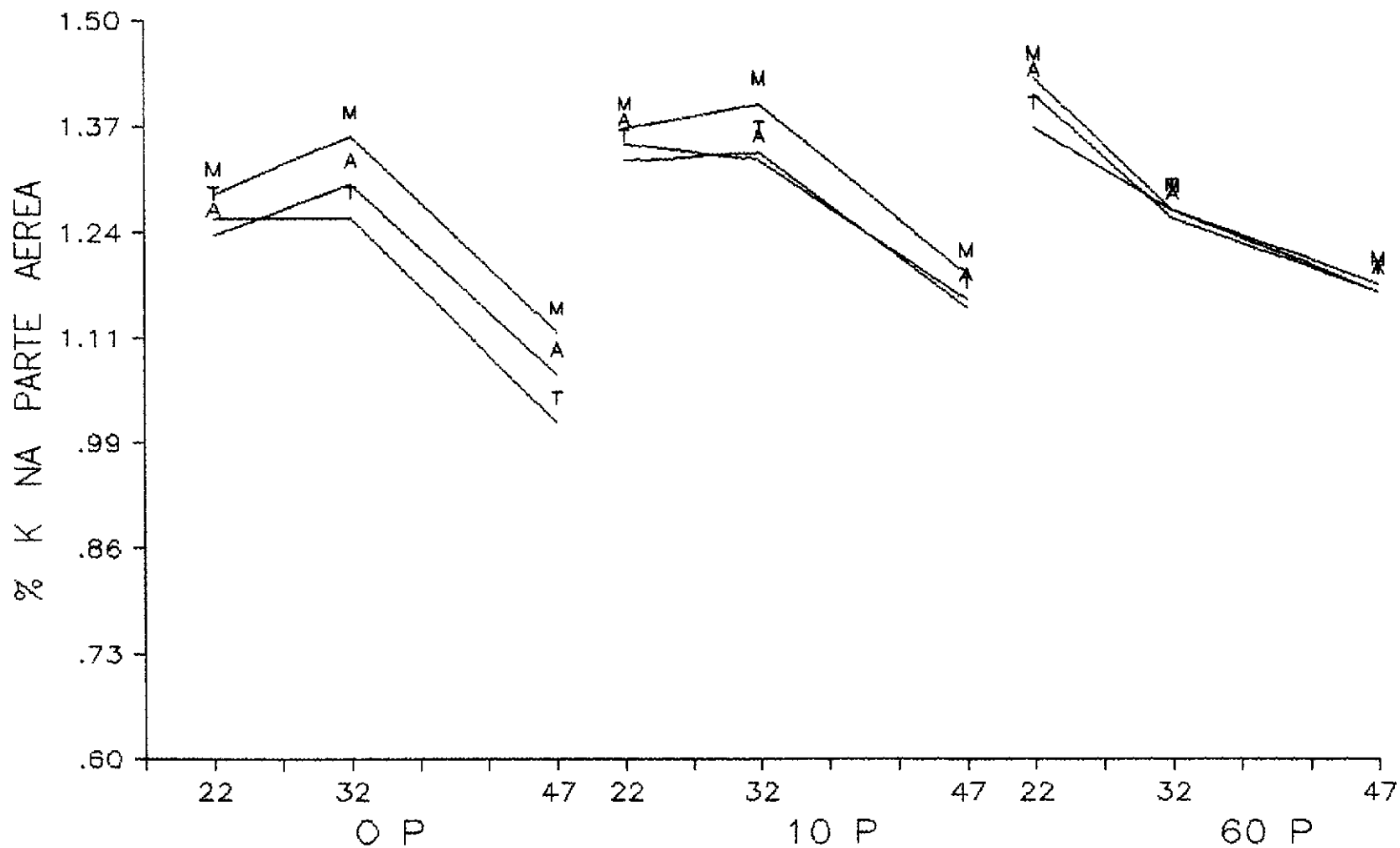


FIGURA 09: Concentração de potássio na parte aérea de quiabo, em 3 níveis de P aplicado em 3 épocas de coleta, em plantas de quiabo.

M = Mistura de espécies; A = *Acaulospora longula*; T = Testemunha.

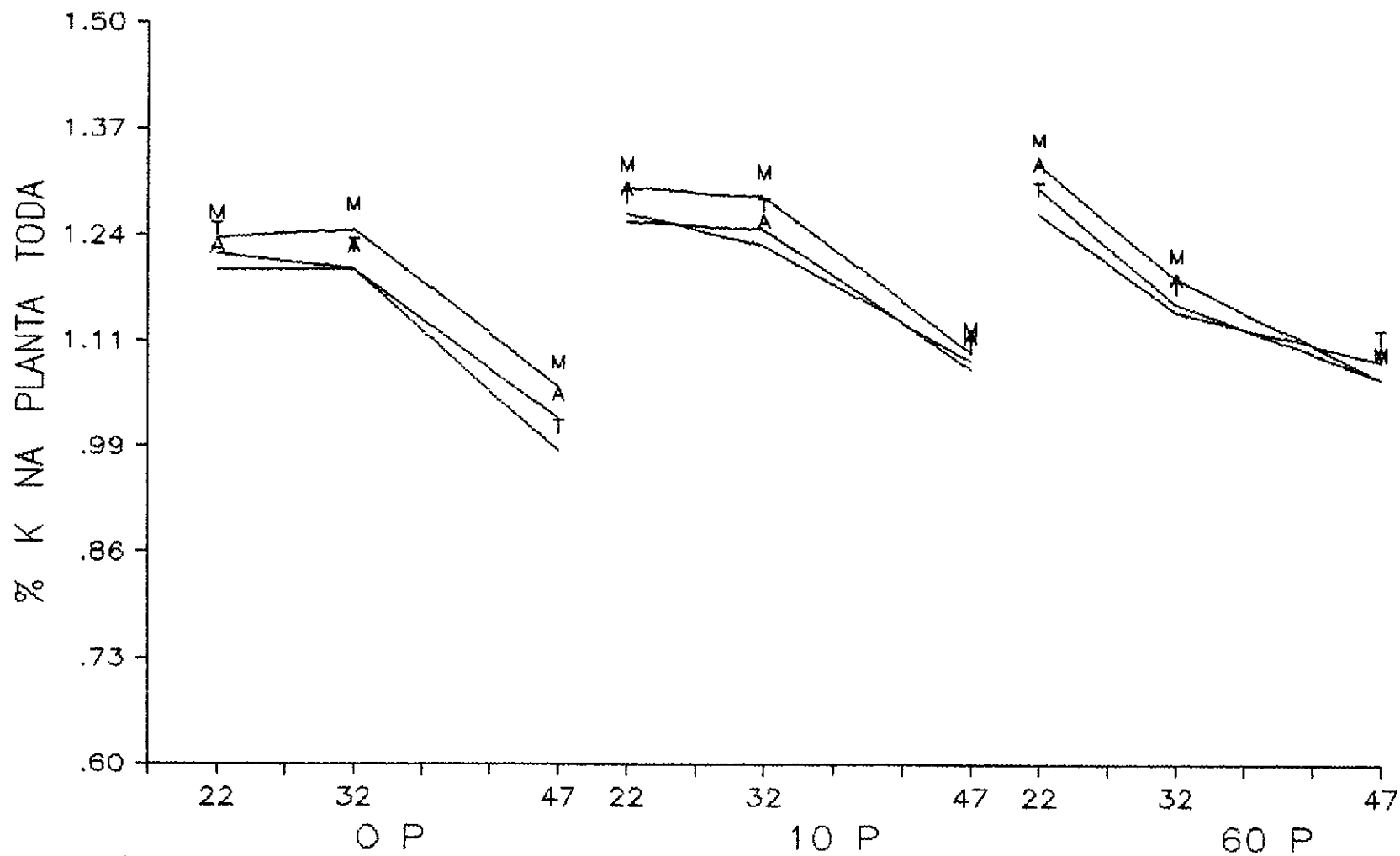


FIGURA 10: Concentração de potássio na planta toda de quiabo, em 3 níveis de P aplicado em 3 épocas de coleta, em plantas de quiabo.

M = Mistura de espécies; A = *Acaulospora longula*; T = Testemunha.

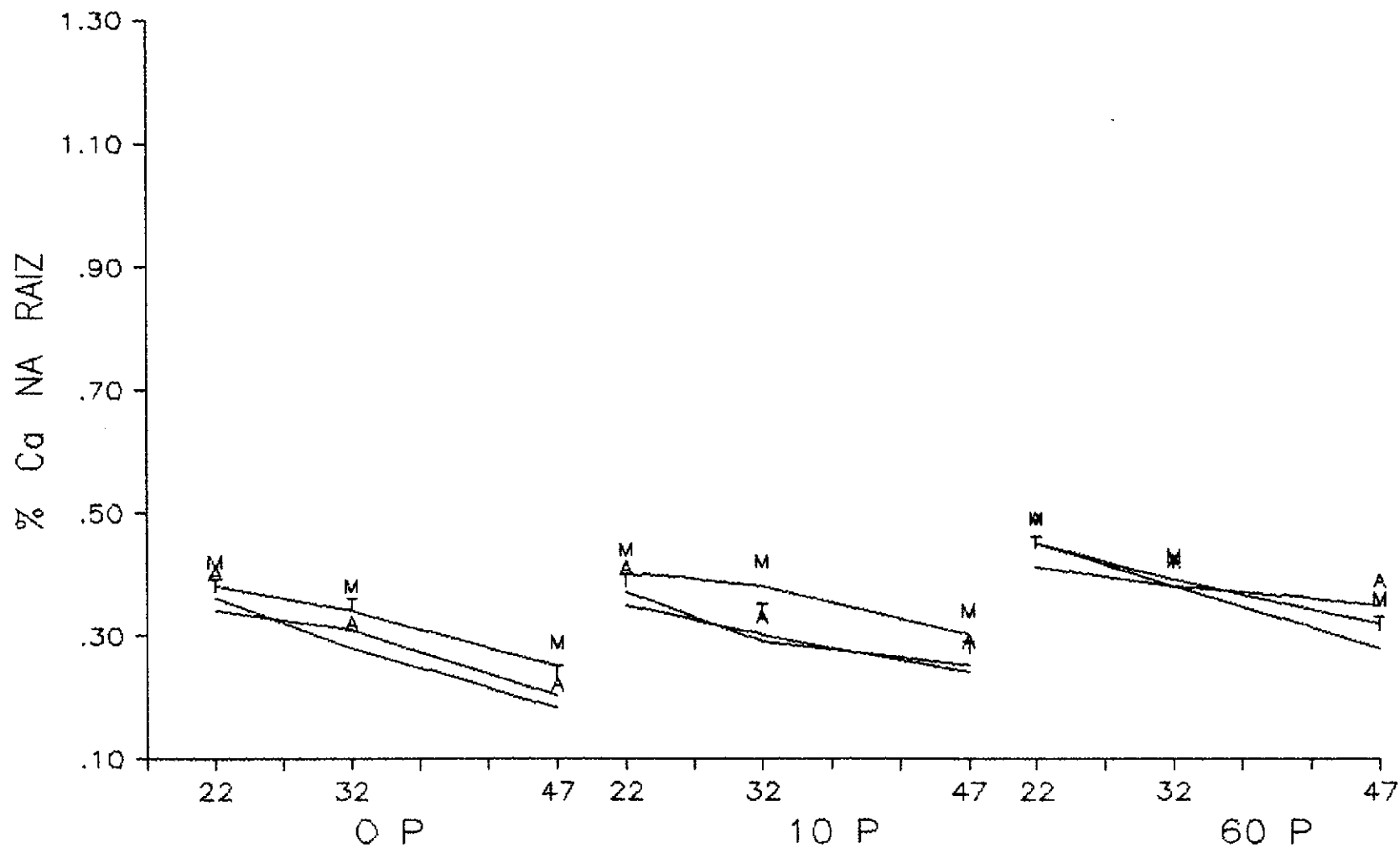


FIGURA 11: Concentração de cálcio em raízes de quiabo, em 3 níveis de P aplicado em 3 épocas de coleta, em plantas de quiabo.

M = Mistura de espécies; A = *Acaulospora longula*; T = Testemunha.

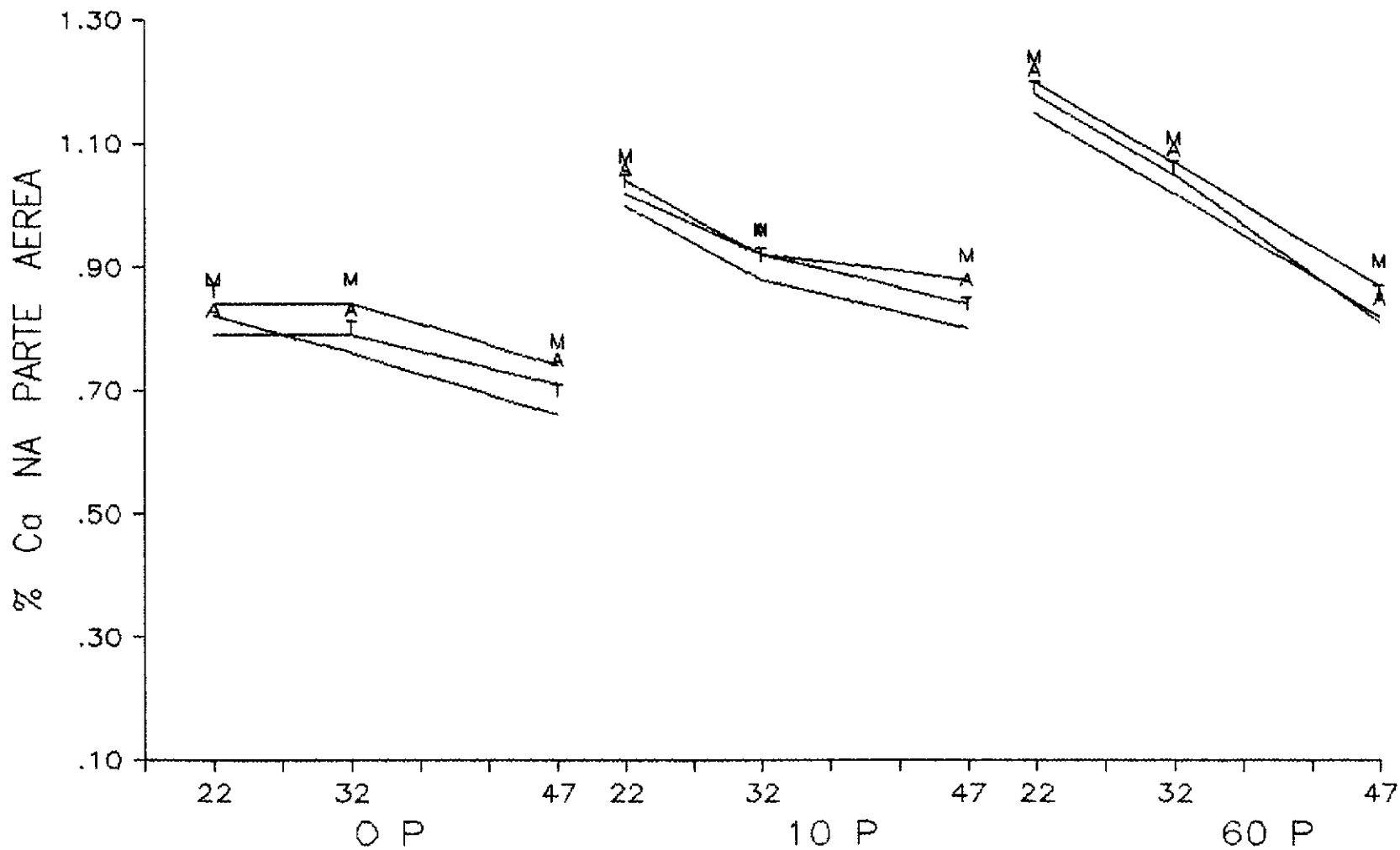


FIGURA 12: Concentração de cálcio na parte aérea de quiabo, em 3 níveis de P aplicado em 3 épocas de coleta, em plantas de quiabo.

M = Mistura de espécies; A = *Acaulospora longula*; T = Testemunha.

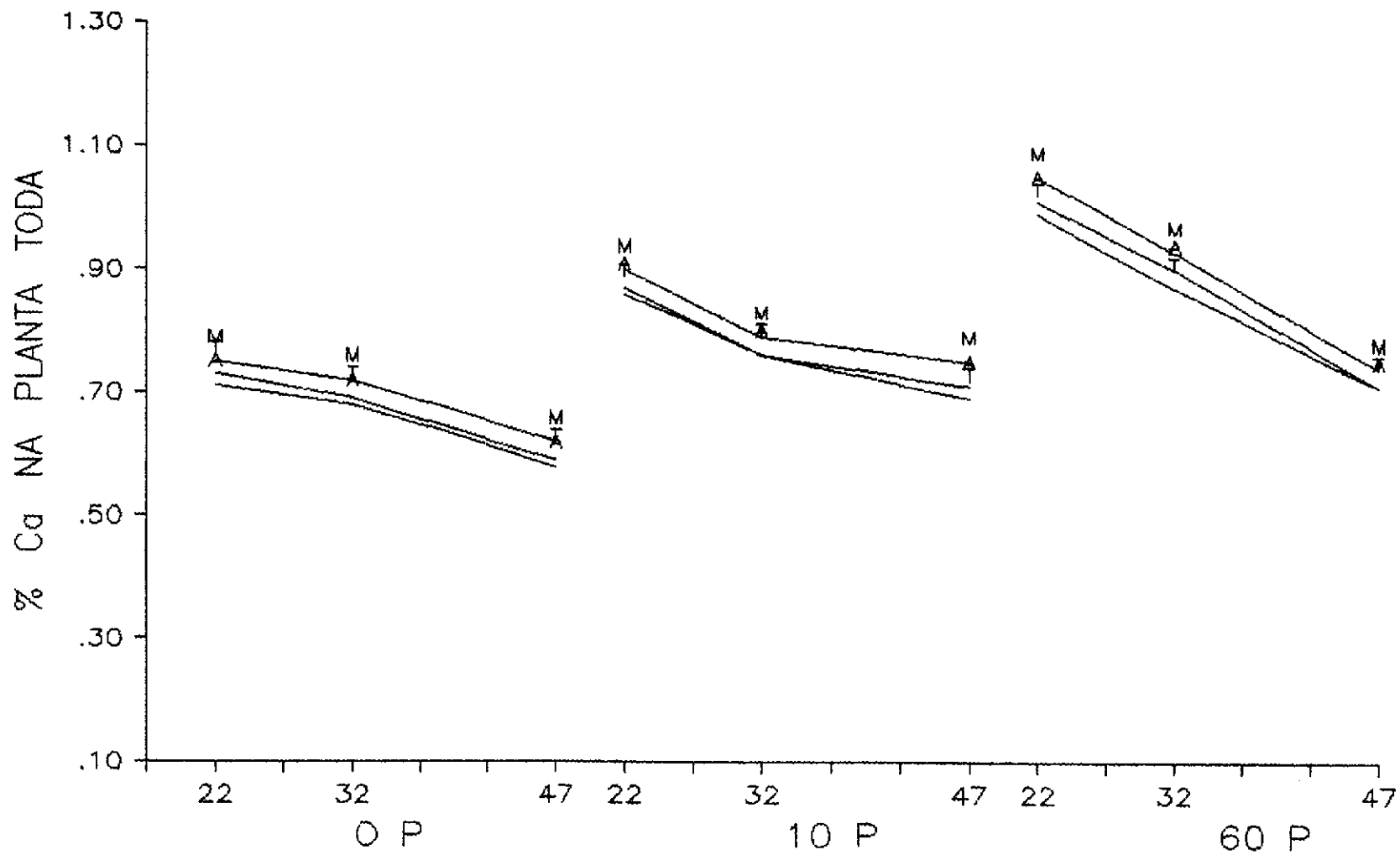


FIGURA 13: Concentração de cálcio na planta toda de quiabo, em 3 níveis de P aplicado em 3 épocas de coleta, em plantas de quiabo.

M = Mistura de espécies; A = *Acaulospora longula*; T = Testemunha.

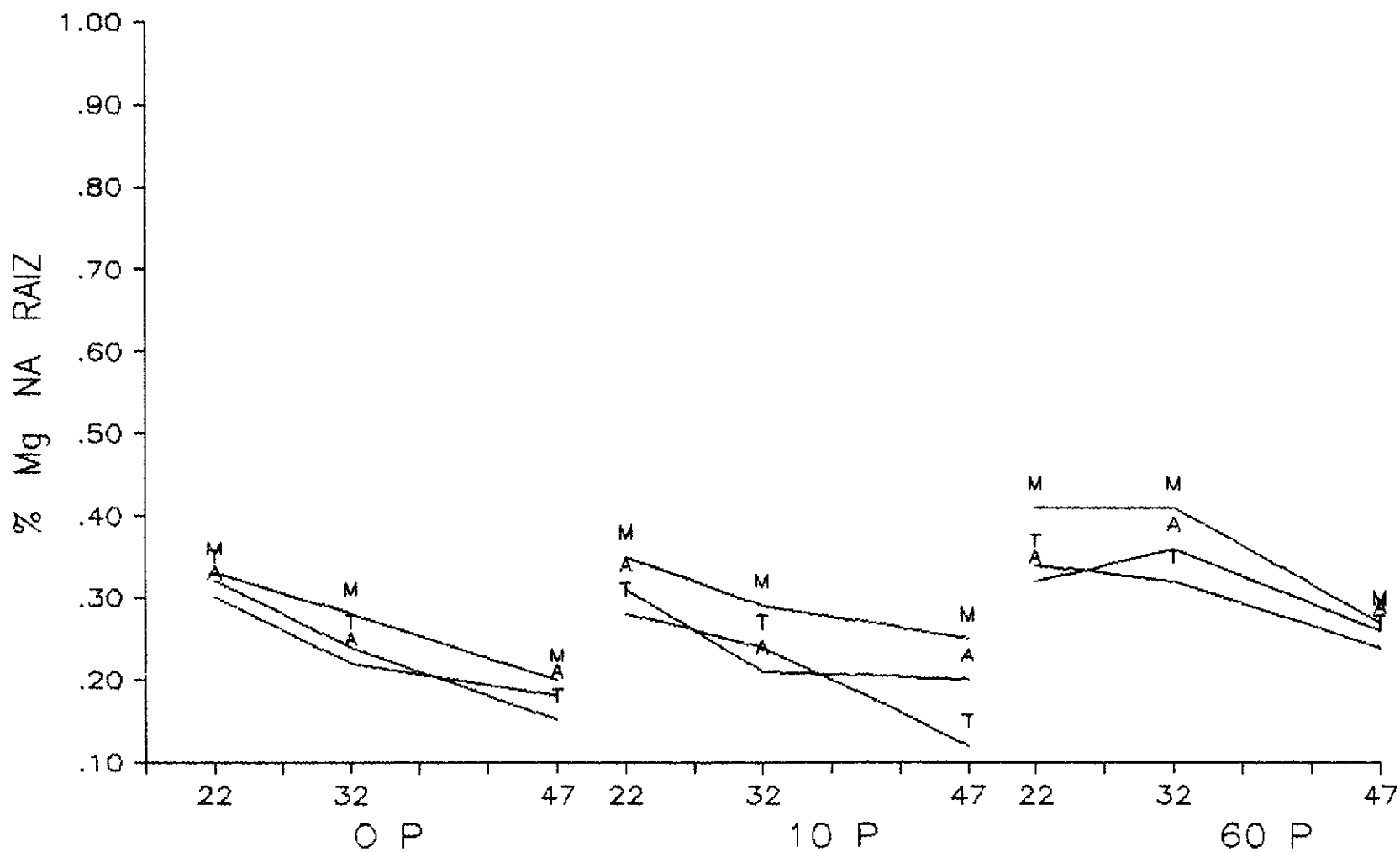


FIGURA 14: Concentração de magnésio em raízes de quiabo, em 3 níveis de P aplicado em 3 épocas de coleta, em plantas de quiabo.

M = Mistura de espécies; A = *Acaulospora longula*; T = Testemunha.

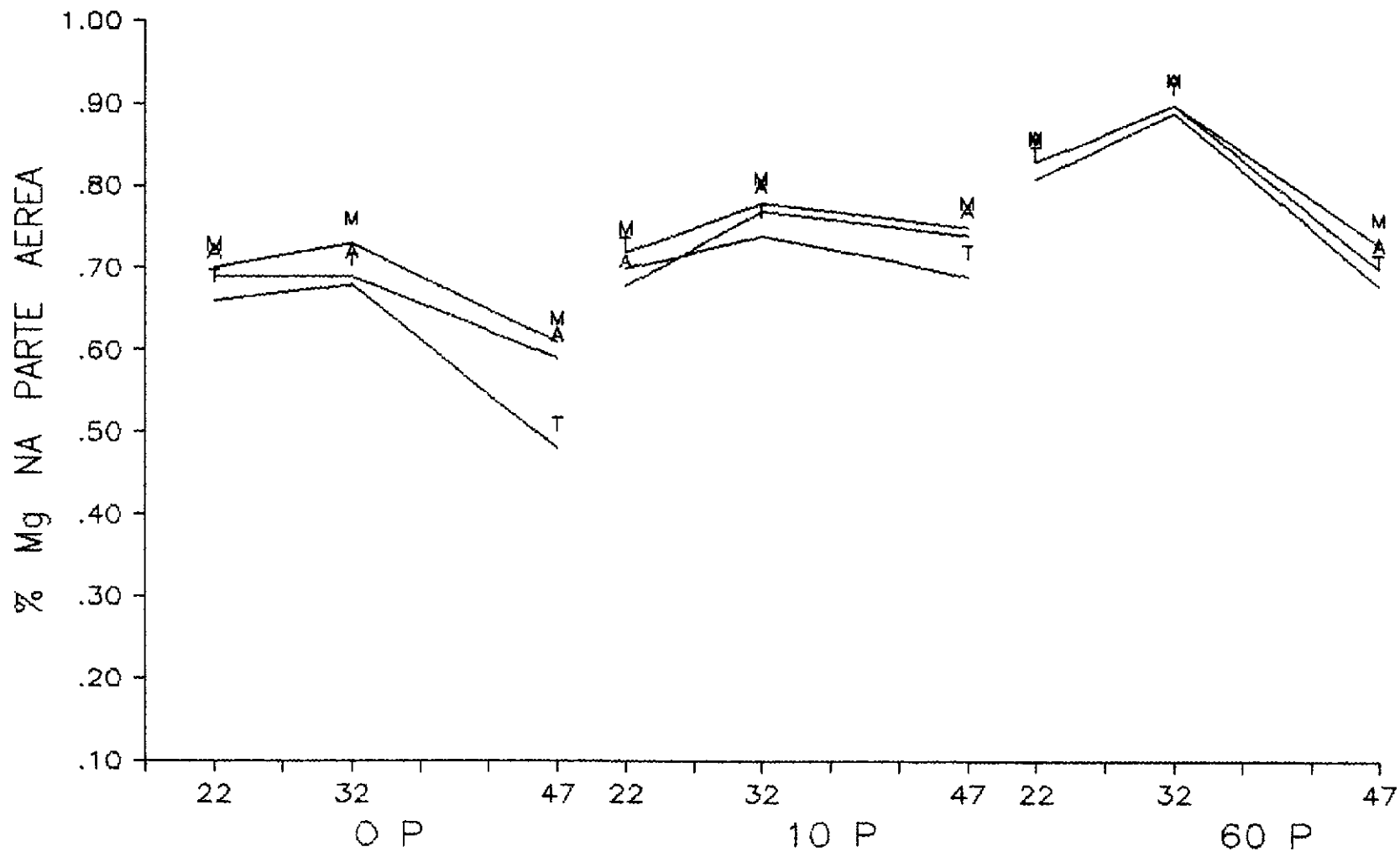


FIGURA 15: Concentração de magnésio em parte aérea de quiabo, em 3 níveis de P aplicado em 3 épocas de coleta, em plantas de quiabo.

M = Mistura de espécies; A = *Acaulospora longula*; T = Testemunha.

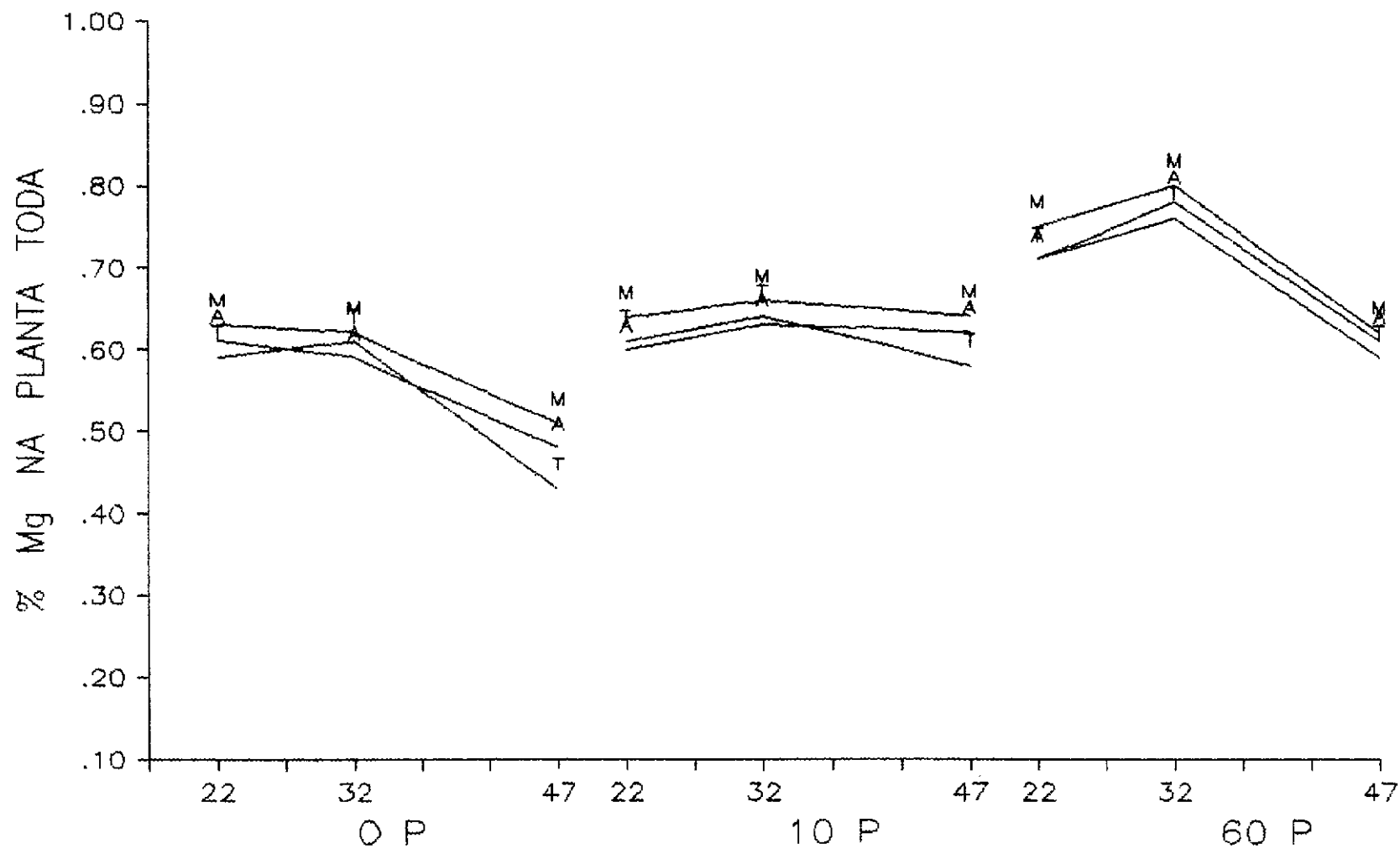


FIGURA 16: Concentração de magnésio na planta toda de quiabo, em 3 níveis de P aplicado em 3 épocas de coleta, em plantas de quiabo.

M = Mistura de espécies; A = *Acaulospora longula*; T = Testemunha.

Neste caso, os teores tenderam a ser maiores nas raízes dos tratamentos com fungo VA, principalmente no nível 60 F, onde da mesma forma, os valores de M foram superiores aos de A. Este fato talvez possa explicar os maiores valores da Taxa de Crescimento Relativo encontrados para as raízes em relação a da parte aérea. De acordo com BETHLENFALVAY et al. (1982a), situações como estas, podem ser explicadas pela maior competição por P imposta pelo fungo sobre o hospedeiro principalmente nos estádios iniciais de desenvolvimento. Resultados semelhantes foram obtidos por PACOVSKY e FULLER, (1986a).

Devido principalmente aos maiores valores de matéria seca, o tratamento M, acumulou sempre mais elementos minerais que A. Este por sua vez, apresentou em geral maiores valores de acúmulo que T. Os resultados obtidos indicam portanto, os claros efeitos positivos da presença de fungos-VA na absorção de nutrientes conforme discute CABALA-ROSAND e DIAS (1985).

Segundo SIEMONSMA (1982), o nitrogênio é o elemento mais extraído pela cultura do quiabo, seguido por cálcio, potássio, magnésio e fósforo. COSTA e colaboradores (1972), observaram um maior acúmulo de K seguido por N, Ca, Mg e P. O presente trabalho indica valores coerentes com os indicados por SIEMONSMA, com a única exceção do cálcio, que foi menos extraído que o potássio.

As determinações referentes ao acúmulo de nutrientes na raiz e parte aérea isoladamente, não indicaram variações significativas em relação ao obtido quando considerado a

planta toda (quadros 07 a 11). Um comportamento geral entretanto, destacou-se. Nota-se haver uma tendência de um maior acúmulo de nutrientes nas raízes que na parte aérea em relação à testemunha, em praticamente todos os tratamentos com fungos VA em especial com *Acaulospora longula*. Aparentemente, sob certas condições, fungos VA podem estimular o acúmulo de P nos tecidos radiculares conforme discute SMITH (1980).

O único trabalho conhecido onde são registrados os efeitos de fungos - VA na nutrição do quiabeiro é o realizado por KRISHNA e BAGYARAJ (1982), com a cultivar Pusa sawan coletada aos 50 dias e em associação com *Glomus mosseae*. Este estudo indica valores de acúmulo de P maiores que os obtidos no presente trabalho. Tal fato sugere a ocorrência de uma maior eficiência desta associação, em relação às que envolvem a cultivar Piranema tanto com *Acaulospora longula*, quanto com a mistura de espécies. Por outro lado, a concentração de P encontrada por KRISHNA e BAGYARAJ, indica valores inferiores tanto na parte aérea quanto nas raízes em relação aos registrados no presente trabalho. Esta aparente contradição pode ser explicada pelo conhecido efeito de diluição (AZCON et al. 1981) já que, no estudo de KRISHNA e BAGYARA (1982), a planta desenvolveu-se bem mais, atingindo 13,3 g de massa seca total. As determinações nos níveis dos demais nutrientes, não foram realizadas. De acordo com HAYMAN e TAVARES (1985) E SCHUBERT e HAYMAN (1986), observações como estas entretanto, não devem ser generalizadas para outras

QUADRO 07 - Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre o acúmulo de fósforo em plantas de quiabo em mg por planta.

Dias após o plantio	Nível de P (Kg.ha ⁻¹)	Inoculação											
		Raiz				Parte aérea				Planta toda			
		T	A	M	Média	T	A	M	Média	T	A	M	Média
22	0	0,11Aa	0,10Aa	0,19Aa	0,13B	0,50Aa	0,50Aa	0,61Aa	0,54B	0,61Aa	0,60Aa	0,80Aa	0,67B
	10	0,13Aa	0,11Aa	0,20Aa	0,15B	0,57Aa	0,56Aa	0,72Aa	0,62B	0,70Aa	0,67Aa	0,92Aa	0,76B
	60	0,29Aa	0,31Aa	0,41Aa	0,34A	1,05Aa	1,03Aa	1,54Aa	1,21A	1,34Aa	1,34Aa	1,95Aa	1,54A
	Média	0,18b	0,17b	0,27a	--	0,71b	0,70b	0,96a	--	0,88b	0,87b	1,22a	--
		CV = 27,12%				CV = 21,61%				CV = 15,34%			
32	0	0,08Ba	0,12Ba	0,21Ba	0,14C	0,47Ba	0,49Ba	0,72Ca	0,56C	0,55Ba	0,61Ca	0,93Ca	0,70C
	10	0,14Bb	0,25Bab	0,34Ba	0,24B	0,78Bb	0,91Bb	1,49Ba	1,06B	0,92Bb	1,16Bb	1,83Ba	1,30B
	60	0,60Ac	0,95Ab	1,29Aa	0,95A	2,62Ab	2,79Ab	4,74Aa	3,38A	3,22Ac	3,78Ab	6,03Aa	4,34A
	Média	0,27c	0,44b	0,61a	--	1,29b	1,40b	2,32a	--	1,56b	1,85b	2,93a	--
		CV = 21,99%				CV = 20,17%				CV = 14,24%			
47	0	0,03Bb	0,25Cab	0,32Ca	0,20C	0,31Ba	0,74Ca	0,96Ca	0,67C	0,34Bb	0,99Cab	1,28Ca	0,87C
	10	0,16Bb	0,63Ba	0,8Ba	0,53B	0,94Bc	2,16Bb	3,19Ba	2,10B	1,10Bc	2,79Bb	3,99Ba	2,63B
	60	1,13Ac	2,76Ab	3,21Aa	2,37A	4,53Ac	7,06Ab	7,90Aa	6,50A	5,66Ac	9,82Ab	11,11Aa	8,86A
	Média	0,44c	1,21b	1,44a	--	1,93c	3,32b	4,02a	--	2,37c	4,53b	5,46a	--
		CV = 15,52%				CV = 15,17%				CV = 11,41%			

(1) T = Testemunha; A = *Acaulospora longula*; M = Mistura de espécies.

(2) Valores seguidos da mesma letra, minúscula nas linhas e maiúsculas nas colunas, não diferem estatisticamente entre si, pelo Teste de Duncan a 5%, para um mesmo período de amostragem.

QUADRO 08 - Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre o acúmulo de nitrogênio (mg) em plantas de quiabo.

Dias após o plantio	Nível de P (Kg.ha ⁻¹)	Inoculação											
		Raiz				Parte aérea				Planta toda			
		T	A	M	Média	T	A	M	Média	T	A	M	Média
22	0	0,62Aa	0,61Aa	0,78Aa	0,67B	3,54Aa	3,67Aa	4,26Aa	3,82B	4,16Aa	4,28Aa	5,04Aa	4,49B
	10	0,63Aa	0,69Aa	0,81Aa	0,71B	4,13Aa	3,93Aa	4,76Aa	4,27B	4,76Aa	4,62Aa	5,57Aa	4,98B
	60	1,32Aa	1,30Aa	1,61Aa	1,41A	8,54Aa	7,91Aa	11,05Aa	9,17A	9,86Aa	9,21Aa	12,66Aa	10,58A
	Média	0,86b	0,87b	1,07a	--	5,40b	5,17b	6,69a	--	6,26b	6,04b	7,76a	--
		CV = 10,86%				CV = 15,81%				CV = 12,87%			
32	0	0,57Ba	0,81Ba	1,22Ca	0,87C	4,19Ca	4,12Ca	5,27Ca	4,53C	4,76Ca	4,93Ca	6,49Ca	5,39C
	10	1,08Bb	1,44Bab	2,02Ba	1,51B	6,68Bb	6,72Bb	9,68Ba	7,69B	7,71Bb	8,16Bb	11,70Ba	9,19B
	60	2,73Ac	3,53Ab	5,01Aa	3,76A	17,68Ac	21,37Ab	30,19Aa	23,08A	20,41Ac	24,96Ab	35,20Aa	26,86A
	Média	1,46c	1,93b	2,75a	--	9,52b	10,74b	15,05a	--	10,96c	12,68b	17,80a	--
		CV = 19,09%				CV = 11,01%				CV = 10,67%			
47	0	0,41Aa	1,65Aa	1,96Aa	1,34C	3,52Ba	6,95Ca	8,74Ca	6,40C	3,93Ba	8,60Ca	10,70Ca	7,74C
	10	1,45Aa	3,36Aa	4,03Aa	2,95B	8,05Bc	14,93Bb	20,37Ba	14,45B	9,50Bb	18,29Ba	24,40Ba	17,40B
	60	5,13Aa	10,20Aa	11,62Aa	8,98A	29,10Ab	49,50Aa	52,51Aa	43,37A	34,23Ab	58,70Aa	64,13Aa	52,35A
	Média	2,33b	5,07a	5,87a	--	13,56c	23,46b	27,21a	--	15,89c	28,53b	33,08a	--
		CV = 33,21%				CV = 13,77%				CV = 16,33%			

(1) T = Testemunha; A = *Acaulospora longula*; M = Mistura de espécies.

(2) Valores seguidos da mesma letra, minúscula nas linhas e maiúsculas nas colunas, não diferem estatisticamente entre si, pelo teste de Duncan a 5%, para um mesmo período de amostragem.

QUADRO 09 - Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre o acúmulo de potássio (mg) em plantas de quiabo.

Dias após o plantio	Nível de P (Kg.ha ⁻¹)	Inoculação											
		Raiz				Parte aérea				Planta toda			
		T	A	M	Média	T	A	M	Média	T	A	M	Média
22	0	0,53Aa	0,51Aa	0,61Aa	0,55B	2,58Aa	2,61Aa	3,11Aa	2,77B	3,11Aa	3,12Aa	3,72Aa	3,32B
	10	0,59Aa	0,53Aa	0,74Aa	0,62B	2,93Aa	2,83Aa	3,42Aa	3,06B	3,52Aa	3,36Aa	4,16Aa	3,68B
	60	1,08Aa	1,09Aa	1,29Aa	1,15A	6,03Aa	5,78Aa	7,89Aa	6,57A	7,11Aa	6,87Aa	9,18Aa	7,72A
	Média	0,73a	0,71a	0,88a	--	3,85b	3,74b	4,81a	--	4,58b	4,45b	5,69a	--
		CV = 20,46%				CV = 18,21%				CV = 14,96%			
32	0	0,43Ba	0,59Ca	0,92Ca	0,65C	3,28Ba	3,25Ba	4,22Ca	3,58C	3,71Ba	3,84Ca	5,14Ca	4,23C
	10	0,89Bb	1,29Bab	1,66Ba	1,28B	5,36Bb	5,47Bb	8,26Ba	6,36B	6,25Bb	6,76Bb	9,92Ba	7,64B
	60	2,11Ac	2,80Ab	3,96Aa	2,96A	13,21Ab	15,75Ab	23,24Aa	17,40A	15,32Ac	18,56Ab	27,20Aa	20,36A
	Média	1,14c	1,56b	2,18a	--	7,28b	8,16b	11,91a	--	8,43b	9,72b	14,09a	--
		CV = 22,72%				CV = 17,60%				CV = 14,40%			
47	0	0,348b	1,22Ca	1,51Ca	1,02C	2,22Ba	4,71Ba	5,94Ca	4,29C	2,56Ba	5,93Ca	7,45Ca	5,31C
	10	1,048b	2,52Ba	2,91Ba	2,16B	6,44Bb	11,98Bab	16,01Ba	11,48B	7,48Bb	14,50Bab	18,92Ba	13,63B
	60	4,05Ac	7,09Ab	8,47Aa	6,54A	26,09Ab	45,23Aa	45,90Aa	39,07A	30,14Ab	52,32Aa	54,37Aa	45,61A
	Média	1,81c	3,61b	4,30a	--	11,58b	20,64a	22,62a	--	13,39b	24,25a	26,91a	--
		CV = 13,68%				CV = 21,12%				CV = 19,20%			

(1) T = Testemunha; A = *Acaulospora longula*; M = Mistura de espécies.

(2) Valores seguidos da mesma letra, minúscula nas linhas e maiúsculas nas colunas, não diferem estatisticamente entre si, pelo teste de Duncan a 5%, para um mesmo período de amostragem.

QUADRO 10 - Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre o acúmulo de cálcio (mg) em plantas de quiabo.

Dias após o plantio	Nível de P (Kg.ha ⁻¹)	Inoculação													
		Raiz				Média	Parte aérea				Média	Planta toda			Média
		T	A	M	T		A	M	T	A		M			
22	0	0,17Aa	0,18Aa	0,23Aa	0,19B	1,68Aa	1,66Aa	2,02Aa	1,79B	1,85Aa	1,84Aa	2,25Aa	1,98C		
	10	0,22Aa	0,21Aa	0,28Aa	0,24B	2,20Aa	2,14Aa	2,60Aa	2,31B	2,42Aa	2,35Aa	2,88Aa	2,55B		
	60	0,49Aa	0,54Aa	0,62Aa	0,55A	5,06Aa	4,84Aa	6,62Aa	5,51A	5,55Aa	5,38Aa	7,24Aa	6,06A		
	Média	0,29b	0,31b	0,38a	--	2,98b	2,88b	3,75a	--	3,27b	3,19b	4,12a	--		
		CV = 18,17%					CV = 16,79%					CV = 15,51%			
32	0	0,15Ba	0,20Ba	0,34Ca	0,23C	1,98Aa	1,97Aa	2,60Aa	2,18B	2,13Aa	2,17Aa	2,94Aa	2,41B		
	10	0,30Bb	0,41Bb	0,68Ba	0,46B	3,52Aa	3,77Aa	5,43Aa	4,24B	3,82Aa	4,18Aa	6,11Aa	4,70B		
	60	0,99Ac	1,33Ab	1,79Aa	1,37A	10,61Aa	13,12Aa	19,58Aa	14,44A	11,60Aa	14,40Aa	21,37Aa	15,79A		
	Média	0,48c	0,65b	0,94a	--	5,37b	6,29ab	9,20a	--	5,85b	6,92b	10,14a	--		
		CV = 21,03%					CV = 44,09%					CV = 39,05%			
47	0	0,08Ba	0,25Ba	0,42Ca	0,25C	1,45Ba	3,12Ca	3,92Ca	2,83C	1,53Ba	3,37Ca	4,34Ca	3,08C		
	10	0,31Ba	0,88Bb	1,14Ba	0,75B	4,48Bb	8,65Bab	11,79Ba	8,31B	4,79Bb	9,45Bab	12,93Ba	9,06B		
	60	1,51Ab	3,53Aa	3,87Aa	2,97A	18,29Ab	31,43Aa	33,84Aa	27,85A	19,80Ab	34,96Aa	37,71Aa	30,82A		
	Média	0,63b	1,53a	1,81a	--	8,07b	14,40a	16,52a	--	8,71b	15,93a	18,33a	--		
		CV = 27,96%					CV = 20,85%					CV = 19,76%			

(1) T = Testemunha; A = *Acaulospora longula*; M = Mistura de espécies.

(2) Valores seguidos da mesma letra, minúscula nas linhas e maiúsculas nas colunas, não diferem estatisticamente entre si, pelo teste de Duncan a 5%, para um mesmo período de amostragem.

QUADRO 11 - Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre o acúmulo de magnésio (mg) em plantas de quiabo.

Dias após o plantio	Nível de P (Kg.ha ⁻¹)	Inoculação														
		Raiz				Média	Parte aérea				Média	Planta toda				Média
		T	A	M			T	A	M			T	A	M		
22	0	0,16Aa	0,15Aa	0,20Aa	0,17B	1,35Aa	1,45Aa	1,69Aa	1,50B	1,51Aa	1,60Aa	1,89Aa	1,67B			
	10	0,17Aa	0,19Aa	0,25Aa	0,20B	1,54Aa	1,43Aa	1,80Aa	1,59B	1,71Aa	1,62Aa	2,05Aa	1,79B			
	60	0,41Aa	0,38Aa	0,58Aa	0,46A	3,56Aa	3,40Aa	4,59Aa	3,85A	3,97Aa	3,78Aa	5,17Aa	4,30A			
	Média	0,25b	0,24b	0,34a	--	2,15b	2,09b	2,69a	--	2,40b	2,33b	3,04a	--			
		CV = 19,05%				CV = 16,94%				CV = 15,60%						
32	0	0,12Ba	0,15Ba	0,28Ca	0,18C	1,77Ba	1,72Ca	2,26Ca	1,92C	1,89Ba	1,87Ca	2,54Ca	2,10C			
	10	0,24Bb	0,29Bb	0,52Ba	0,35B	2,96Bb	3,16Bb	4,60Ba	3,57B	3,20Bb	3,45Bb	5,12Ba	3,92B			
	60	0,83Ac	1,26Ab	1,89Aa	1,33A	9,26Ac	11,25Ab	16,47Aa	12,33A	10,09Ac	12,48Ab	18,36Aa	13,64A			
	Média	0,40c	0,57b	0,90a	--	4,66b	5,38b	7,78a	--	5,06c	5,93b	8,67a	--			
		CV = 20,22%				CV = 13,67%				CV = 13,28%						
47	0	0,06Ba	0,25Ca	0,34Ca	0,22C	1,06Ba	2,55Ca	3,23Ca	2,28C	1,12Ba	2,80Ca	3,57Ca	2,50C			
	10	0,16Bc	0,64Bb	0,96Ba	0,59B	3,86Bb	7,68Bb	10,05Ba	7,17B	3,99Bb	8,24Ba	11,01Ba	7,75B			
	60	1,30Ac	2,63Ab	3,27Aa	2,40A	15,16Ab	27,2Aa	28,40Aa	23,59A	16,46Ab	29,83Aa	31,67Aa	25,99A			
	Média	0,51c	1,17b	1,52a	--	6,69b	12,45a	13,89a	--	7,19b	13,62a	15,42a	--			
		CV = 15,78%				CV = 20,59%				CV = 19,04%						

(1) T = Testemunha; A = *Acaulospora longula*; M = Mistura de espécies.

(2) Valores seguidos da mesma letra, minúscula nas linhas e maiúsculas nas colunas, não diferem estatisticamente entre si, pelo teste de Duncan a 5%, para um mesmo período de amostragem.

condições ambientais especialmente para distintos solos e simbiontes.

Observa-se uma tendência do quiabeiro com M, responder a adubação fosfatada já aos 22 dias. Nesta época, este tratamento registrou valores médios de acúmulo de nutrientes significativamente superiores a T e A, para todos os elementos minerais estudados. De uma forma geral, os tratamentos com fungos-VA já indicam respostas à aplicação de $10 \text{ kg P}_2\text{O}_5 \cdot \text{ha}^{-1}$ na época III e nas raízes, na época II. Os tratamentos sem inoculação somente responderam significativamente à aplicação de P em níveis mais elevados deste elemento. Estas observações confirmam que as plantas estudadas dependem em algum nível das associações MVA por terem dificuldade de extrair P eficientemente, sem presença da infecção.

Os valores referentes ao influxo de nutrientes, parâmetro que indica a eficiência da raiz em absorver elementos minerais, sugerem a ocorrência de um mesmo padrão de comportamento para todos os ions estudados. Este parâmetro é definido como o quanto de nutriente é absorvido por unidade de área radicular em função do tempo. Portanto, pelo que já foi discutido, era de se esperar que os tratamentos com inoculação (M e A) apresentassem os maiores valores. De uma forma geral tal fato é observado em todos estes tratamentos à exceção dos com A na época I, onde os valores são menores que T (quadro 12 a 16).

QUADRO 12 - Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre o influxo de fósforo ($\text{mg.cm}^{-2}.\text{dia}^{-1}$) em plantas de quiabo ($\times 10^{-3}$).

Dias após o plantio	Nível de P (kg.ha^{-1})	Inoculação			Média
		T	A	M	
22	0	3,11	2,92	3,47	3,17
	10	2,99	2,75	3,38	3,04
	60	3,95	3,73	5,28	4,32
	Média	3,35	3,13	4,04	--
32	0	-0,15	0,01	0,22	0,03
	10	0,44	0,76	1,24	0,81
	60	1,87	1,93	2,89	2,23
	Média	0,72	0,90	1,45	--
47	0	-0,27	0,29	0,22	0,08
	10	0,14	0,73	0,85	0,57
	60	0,87	1,43	1,02	1,11
	Média	0,25	0,82	0,70	--

(1) T = Testemunha; A = *Acaulospora longula*; M = Mistura de espécies.

QUADRO 13 - Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre o influxo de nitrogénio ($\text{mg.cm}^{-2}.\text{dia}^{-1}$) em plantas de quiabo ($\times 10^{-3}$).

Dias após o plantio	Nível de P (kg.ha^{-1})	Inoculação			Média
		T	A	M	
22	0	21,28	20,55	21,84	21,22
	10	20,33	18,69	20,47	19,83
	60	29,01	25,64	34,27	29,64
	Média	23,54	21,63	25,53	--
32	0	1,65	1,45	2,57	1,89
	10	5,85	5,58	8,30	6,58
	60	10,50	12,60	15,97	13,03
	Média	6,00	6,54	8,95	--
47	0	-1,03	2,81	2,55	1,44
	10	1,38	4,82	2,06	2,75
	60	4,93	7,98	5,79	6,23
	Média	1,76	5,20	3,47	--

(1) T = Testemunha; A = *Acaulospora longula*; M = Mistura de espécies.

QUADRO 14 - Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre o influxo de potássio ($\text{mg.cm}^{-2}.\text{dia}^{-1}$) em plantas de quiabo ($\times 10^{-3}$).

Dias após o plantio	Nível de P (kg.ha^{-1})	Inoculação			Média
		T	A	M	
22	0	15,93	15,03	16,12	15,69
	10	15,07	13,88	15,29	14,75
	60	20,92	19,16	24,83	21,64
	Média	17,31	16,02	18,75	--
32	0	1,64	1,56	2,51	1,90
	10	5,36	5,24	7,80	6,13
	60	8,16	9,34	12,80	10,10
	Média	5,05	5,38	7,70	--
47	0	-1,42	1,59	1,40	0,52
	10	0,93	3,70	3,60	2,74
	60	5,29	7,99	5,43	6,24
	Média	1,60	4,43	3,48	--

(1) T = Testemunha; A = *Acaulospora longula*; M = Mistura de espécies.

QUADRO 15 - Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre o influxo de cálcio ($\text{mg.cm}^{-2}.\text{dia}^{-1}$) em plantas de quiabo ($\times 10^{-3}$).

Dias após o plantio	Nível de P (kg.ha^{-1})	Inóculos			Média
		T	A	M	
22	0	9,48	8,86	9,75	9,36
	10	10,34	9,52	10,59	10,15
	60	16,34	14,99	19,60	16,98
	Média	12,05	11,12	13,31	--
32	0	0,77	0,72	1,23	0,91
	10	2,75	2,87	4,38	3,33
	60	6,01	7,21	10,00	7,74
	Média	3,18	3,60	5,20	--
47	0	-0,74	0,92	0,85	0,34
	10	0,74	1,94	2,71	1,80
	60	2,93	4,86	3,27	3,69
	Média	0,98	2,57	2,28	--

(1) T = Testemunha; A = *Acaulospora longula*; M = Mistura de espécies.

QUADRO 16 - Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre o influxo de magnésio ($\text{mg.cm}^{-2}.\text{dia}^{-1}$) em plantas de quiabo ($\times 10^{-3}$).

Dias após o plantio	Nível de P (kg.ha^{-1})	Inóculos			Média
		T	A	M	
22	0	7,75	7,70	8,19	7,88
	10	7,30	6,53	7,53	7,21
	60	11,69	10,56	14,00	12,08
	Média	8,91	8,26	9,91	--
32	0	1,03	0,60	1,16	0,93
	10	2,94	2,89	4,17	3,33
	60	6,08	6,95	9,34	7,46
	Média	3,35	3,48	4,98	--
47	0	-0,96	0,71	0,62	0,12
	10	0,62	1,77	2,34	1,58
	60	2,27	4,10	2,66	3,01
	Média	0,64	2,19	1,87	--

(1) T = Testemunha; A = *Acaulospora longula*; M = Mistura de espécies.

Os resultados obtidos são coerentes com as observações já feitas. Nota-se uma baixa eficiência de *Acaulospora longula* na absorção de nutrientes até os 32 dias. Na coleta realizada aos 47 dias entretanto, observa-se aumentos dos valores de influxo para este tratamento em relação à M e T. Os maiores valores obtidos aos 22 dias eram esperados pois, em geral, é nesta fase que o influxo é máximo (PACOVSKY et al. 1986).

Da mesma forma, o influxo aumenta com os maiores níveis de P aplicado. Nota-se finalmente que, as maiores variações entre os tratamentos com e sem fungo VA ocorrem no influxo de fósforo à exceção da época III onde Mg se destaca ligeiramente de P (ver quadro 17). Esta observação é coerente com o fato de que as maiores respostas à presença da infecção MVA ocorrem para os elementos pouco móveis no solo (como P) e as menores para os que se movimentam por fluxo de massa (como N que indicou, em geral, as menores variações em relação à T) conforme discutem SMITH e GIANINAZZI-PEARSON (1988). Os maiores valores absoluto de influxo foram para N, seguido de K, Ca, Mg e P. Esta distribuição concorda com a obtida para o acúmulo de nutrientes.

Os valores negativos de influxo do tratamento T, obtidos para todos os elementos minerais no nível O P (época III), e apenas para P na época II, sugerem que a planta nessas fases está perdendo elementos minerais para o ambiente mais do que está absorvendo, conforme também observou JAKOBSEN (1986).

QUADRO 17 - Relação entre o influxo médio de P, N, K, Ca e Mg em plantas com e sem infecção micorrízica.

Dias após o plantio	Elemento Mineral	Influxo Relativo	
		A/T	M/T
22	P	0,93	1,21
	N	0,92	1,08
	K	0,92	1,08
	Ca	0,91	1,10
	Mg	0,92	1,10
32	P	1,25	2,00
	N	1,09	1,49
	K	1,06	1,52
	Ca	1,13	1,60
	Mg	1,03	1,48
47	P	3,28	2,80
	N	2,95	1,97
	K	2,76	2,10
	Ca	2,60	2,32
	Mg	3,42	2,92

A/T = Relação entre os valores médios de influxo de *Acaulospora longula* dividido pelos da Testemunha (sem inoculação).

M/T = Relação entre os valores médios de influxo de mistura de espécies dividido pelos da Testemunha (sem inoculação).

4.6. Taxa de Dependência Micorrizica (TDM)

A taxa de dependência de plantas aos fungos VA é definida por GERDEMANN (1975) como o quanto uma planta depende da simbiose para atingir um crescimento máximo, a uma dada condição de fertilidade.

Os resultados obtidos por KRISHNA e BAGYARAJ (1982) com quiabeiro, indicam uma TDM (aos 50 dias) de 55,3% e 4,5% para os tratamentos com 0 kg P. ha⁻¹ e 66 kg P. ha⁻¹ respectivamente. Estes valores evidenciam algumas discrepâncias em relação aos obtidos no presente estudo. Neste, a TDM situa-se, aos 47 dias, aos 55,2% e 43,3% para A, e 62,86% e 45,7% para M, nos níveis 0 e 60 P respectivamente. Nota-se por outro lado que para todos os níveis de fósforo, houve um aumento da TDM com o tempo. Agrupando-se os valores por épocas entretanto, observa-se haver uma nítida tendência de queda dos valores de A e M com o aumento do nível de P aplicado na época III (ver figura 17). A coleta realizada aos 32 dias indica para M, um aumento da TDM com o nível de P enquanto para A, este parâmetro não variou sensivelmente. O mesmo ocorreu aos 22 dias, quando não se observou grandes variações da TDM com fósforo aplicado.

As taxas de dependência micorrizica obtidas nos tratamentos M e A, tenderam a apresentar valores mais próximos entre si com o tempo. A coleta aos 32 dias entretanto, indica as maiores variações entre os valores de TDM entre M e A, especialmente no nível 60 P, onde A obteve

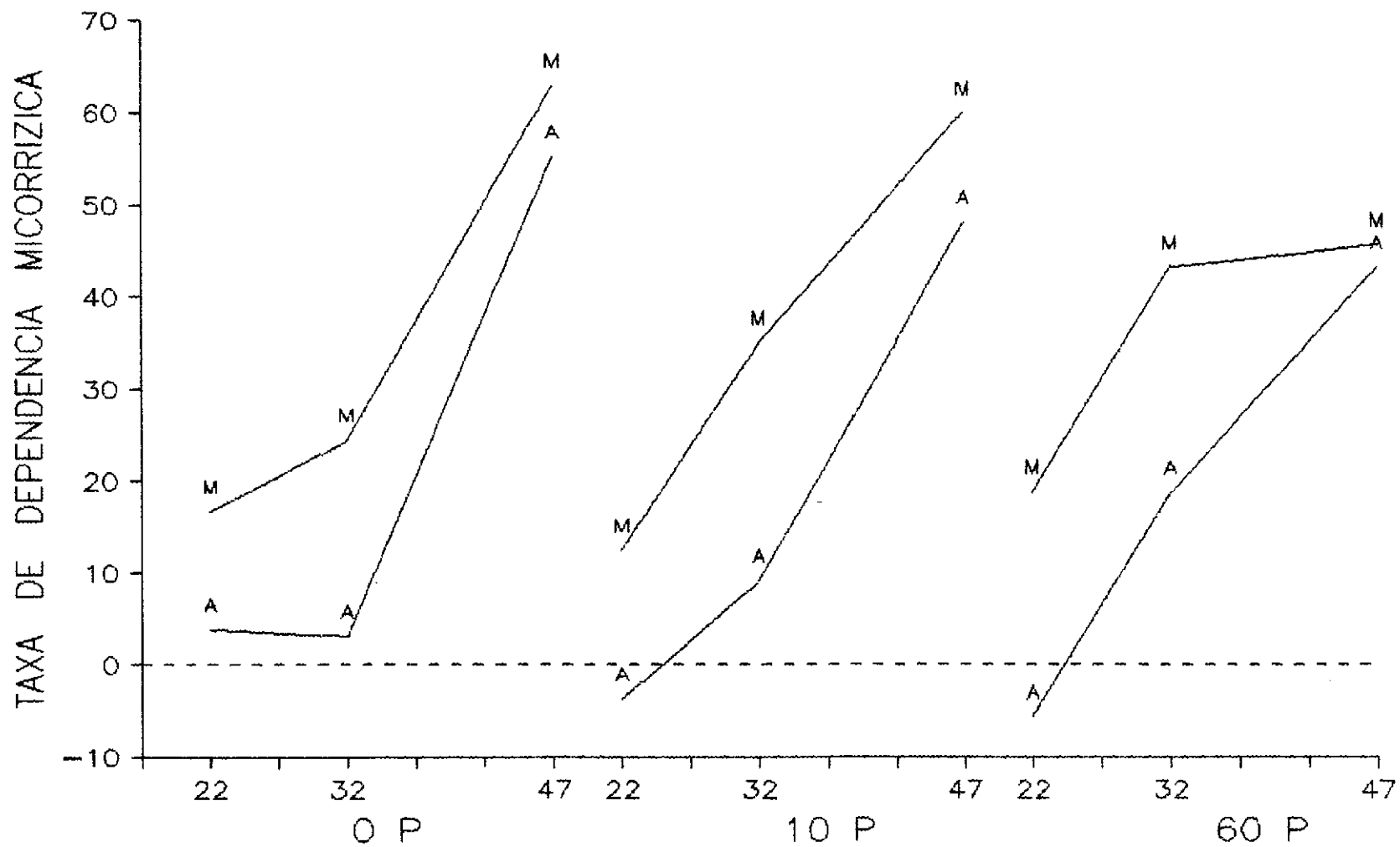


FIGURA 17: Taxa de Dependência Micorrízica em função do nível de P e época de coleta, em plantas de quiabo.

M = Mistura de espécies; A = *Acaulospora longula*; T = Testemunha.

18,75% e M, 43,23%. Nitidamente, a TDM do tratamento A aumenta a partir da coleta II enquanto a de M cresce desde a realizada aos 22 dias. Nesta época, A, apresenta valores negativos tanto no nível 10 P quanto de 60 P, enquanto no nível 0 P, seu valor aproxima-se de zero.

Valores negativos de TDM, indicam uma situação onde a presença do fungo-VA é prejudicial à planta hospedeira. Efeitos negativos temporários como estes, ocorrem em associações MVA desenvolvidas em solos de baixa fertilidade, e na presença de fungos VA ineficientes que impedem à planta um excessivo dreno de carboidratos e/ou competem com o hospedeiro por fósforo. Nesta fase, o fungo VA pode ser considerado um parasito.

Ainda na coleta I, o tratamento M, ao indicar valores de TDM próximos a 15%, evidencia que já aos 22 dias a mistura de espécies encontra-se estabelecida e efetiva. De acordo com COOPER (1984), plantas MVA devem ter uma taxa de infecção mínima entre 20 a 30% para que ocorra respostas fisiológicas do hospedeiro. Como visto, este valor obtido com quiabeiro situa-se nesta época em torno de 35%.

Conforme foi discutido os valores de TDM da coleta II, sugerem haver já nesta época, atividade simbiótica no tratamento A. A TDM é entretanto, ainda baixa. É somente a partir dos 32 dias que A confere respostas positivas significativas ao quiabeiro. Talvez esta espécie de fungo VA (A), seja nas condições experimentais, ineficiente nas primeiras fases do desenvolvimento do quiabeiro por emitir

tardiamente hifas extramatriciais, privando a planta de nutrientes em um de seus momentos mais críticas, como é a do seu estabelecimento.

Os valores obtidos aos 47 dias indicam uma diminuição da TDM com o nível de P aplicado. Esta tendência de queda, que não foi evidente nas coletas anteriores, concorda com a obtida por KRISHNA e BAGYARAJ (1982) com quiabo coletados aos 50 dias e por BALA e SINGH (1985) com lentilha coletada aos 42 dias. Os autores associaram tal redução com o aumento nos teores de P no tecido vegetal. No presente estudo, este não parece ser o caso pois além dos níveis de fósforo não terem variado significativamente entre os tratamentos, os seus valores decresceram com o tempo, indicando uma tendência inversa à TDM.

Como tal comportamento não foi observado nas coletas realizadas aos 22 e 32 dias, é pertinente supor que aos 47 dias, a diminuição da TDM com o aumento do nível de P, tenha sido causado pelo efeito de vaso. Neste estágio de desenvolvimento (47 dias), as raízes nos níveis mais altos de P já ocupam uma boa parte do seu volume. Tal fato pode ter contribuído portanto, para a redução do efeito da infecção micorrízica no quiabeiro neste nível de P. Esta hipótese concorda com os resultados obtidos por BAATH e HAYMAN (1984), onde a resposta no crescimento de plantas devido à infecção micorrízica, diminuía com a redução do volume de solo disponível às raízes do hospedeiro. Aparentemente, nestas condições, o sistema radicular do quiabeiro consegue explorar

melhor o volume de solo que a contém passando portanto, a absorver nutrientes com menor dependência do fungo simbiote. É também possível que a diminuição da TDM com o aumento do nível de P na coleta III, tenha sido devido ao estágio de desenvolvimento diferenciado das plantas nestas condições. Novos estudos devem ser realizados visando determinar-se, em coletas posteriores aos 47 dias, o comportamento do quiabeiro em relação as associações MVA.

Os resultados obtidos tanto para M quanto para A nas coletas I e II sugerem um modelo de desenvolvimento distinto em relação aos discutidos no parágrafo anterior. *Acaulospora longula* apresentou tanto aos 22 quanto aos 32 dias, valores de TDM extremamente baixos independente do nível de P aplicado. Como já visto (ver 4.3.), esta espécie pode não ser efetiva nas primeiras fases do desenvolvimento da planta. O tratamento com mistura de espécies indica por outro lado, uma tendência de aumento da TDM com a elevação dos teores de P ao contrário do observado na coleta III. Neste caso, como a densidade de raízes provavelmente não era ainda um fator limitante à eficiência da associação MVA, e como as amostras de solo continham nos níveis 0 e 10 P teores baixos deste elemento, a infecção com fungos VA poderia implicar em benefícios para o quiabeiro. Os resultados sugerem que a associação MVA necessita neste período, de um nível mínimo de fósforo no solo para que sua presença seja significativamente perceptível. Esta observação confirma os resultados obtidos por outros estudos.

HOWELER (1980), estudando a TDM em várias espécies vegetais e em 3 níveis de P, encontrou variações significativas entre os tratamentos. Neste trabalho, o autor observou que enquanto algumas espécies diminuíram, outras aumentaram esta taxa com o aumento do nível de P no solo. Resultados similares, foram obtidos por MIRANDA (1982). Da mesma forma, HAYMAN e TAVARES (1985) encontraram variações da TDM em mudas de morango, com a variação do pH do solo. AZCON e OCAMPO (1981), estudando a TDM de treze cultivares de trigo, observaram que a mesma guardava uma relação inversa com o peso seco de raízes e com a relação raiz - parte aérea.

A dependência de plantas às associações MVA portanto, parece variar tanto com o fungo VA envolvido, quanto com a cultivar utilizada, com a fertilidade do solo e finalmente, com o estágio de desenvolvimento da planta. Por conseguinte, devido ao grande número de variáveis envolvidas em sua determinação, torna-se arriscado qualquer generalização sobre a efetividade de uma dada espécie de fungo VA (SAIF, 1986; YOUNG et al. 1986) apesar de BAYLIS (1975) e GRAHAM et al (1985) sugerirem como regra geral que quanto menos raízes finas tiver o sistema radicular maior será a dependência desta planta às associações micorrízicas. HALL (1975) por outro lado indica haver uma relação direta entre a TCR da espécie vegetal e a sua dependência à infecção MVA. Como era de se esperar entretanto, varias excessões já foram registradas (SAIF, 1987).

Talvez um melhor critério seja o de se relacionar a TDM com a dependência da planta por P conforme sugerem HALL et al (1984) e GRAHAM (1986). Espécies vegetais sem diferenças quanto à morfologia em seus sistemas radiculares, podem apresentar distintos valores de dependência à este elemento. A TDM portanto pode estar inversamente correlacionada com a capacidade da planta em absorver P, a qual por sua vez é influenciada apenas em parte, pela disposição das raízes no solo. Sabe-se por outro lado que assim como a TDM, a dependência das plantas por P varia com o tempo.

Nota-se finalmente, ao se acompanhar a evolução do desenvolvimento do sistema radicular do tratamento T, nível O P que, ao longo do tempo, houve um aumento nos valores de volume radicular. Este aumento entretanto, não foi acompanhado por aumentos correspondentes no peso seco principalmente na época III, onde ao contrário, foi observado um ligeiro decréscimo. Isto é, neste tratamento, observou-se um aumento no valor de volume radicular e uma diminuição nos de peso seco. Tal fato foi ocasionado por um resultado extremamente baixo registrado em uma das repetições. Decidiu-se não desconsiderá-lo por entender-se que tal variação, além de poder expressar uma tendência real, não implicou em alterações significativas nos parâmetros que envolvem tal valor, como no acúmulo e níveis de nutrientes entre outros.

4.7. Parâmetros de Crescimento

Os estudos referentes ao desenvolvimento das plantas em função do tempo, são cada vez mais utilizados (MANZZATTO, 1987). Seus objetivos são os de relacionar as variações fenológicas das plantas com variáveis como, composição química, área, tamanho e matéria seca entre outros.

A Taxa de Crescimento Relativo (TCR), que indica a razão de acúmulo de matéria seca em função do tempo, apresentou de uma forma geral, maiores valores para o tratamento com fungos-VA (M e A), em relação ao não inoculado (T) (quadro 18). A TCR total (raiz e parte aérea), aponta para um comportamento similar ao obtido na parte aérea isoladamente. Em ambos os casos, M foi superior ao tratamento A nas épocas I e II, em qualquer nível de P aplicado.

Uma mudança de padrão foi percebida na coleta III, também em todos os níveis de P, onde A apresentou valores maiores que M. Estes resultados são coerentes com as tendências observadas em variáveis como a matéria seca, área foliar e acúmulo de nutrientes, já discutidos nos itens precedentes. A hipótese sugerida, na qual, nas condições experimentais, a infecção com *Acaulospora longula* implica em respostas positivas significativas somente após os 32 dias, é portanto reforçada com as observações de TCR-total e TCR-parte aérea.

A TCR na parte aérea indica, para o tratamento A, valores menores que T nas épocas I (níveis 10 e 60 P) e

QUADRO 18 - Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre a Taxa de Crescimento Relativo em plantas de quiabo (mg/mg.dia).

Dias após o plantio	Nível de P (Kg.ha ⁻¹)	Inoculação											
		Raiz				Parte aérea				Planta toda			
		T	A	M	Média	T	A	M	Média	T	A	M	Média
22	0	0,178	0,178	0,186	0,181	0,242	0,243	0,249	0,245	0,252	0,253	0,259	0,255
	10	0,186	0,186	0,193	0,188	0,245	0,243	0,251	0,246	0,256	0,254	0,262	0,257
	60	0,217	0,218	0,225	0,220	0,277	0,273	0,287	0,279	0,288	0,285	0,297	0,290
	Média	0,194	0,194	0,201	--	0,255	0,253	0,262	--	0,265	0,264	0,273	--
32	0	0,000	0,034	0,051	0,028	0,024	0,017	0,026	0,023	0,020	0,021	0,032	0,024
	10	0,051	0,085	0,089	0,075	0,060	0,067	0,088	0,072	0,058	0,071	0,088	0,072
	60	0,077	0,110	0,119	0,097	0,086	0,110	0,120	0,102	0,084	0,110	0,120	0,101
	Média	0,043	0,071	0,086	--	0,057	0,061	0,078	--	0,054	0,063	0,080	--
47	0	-0,015	0,055	0,043	0,028	-0,011	0,035	0,032	0,187	-0,012	0,037	0,036	0,002
	10	-0,027	0,055	0,054	0,027	0,020	0,061	0,053	0,447	0,021	0,059	0,054	0,045
	60	0,053	0,079	0,064	0,065	0,050	0,083	0,050	0,061	0,050	0,082	0,053	0,062
	Média	0,003	0,063	0,054	--	0,020	0,060	0,045	--	0,020	0,059	0,047	--

(1) T = Testemunha; A = *Acaulospora longula*; M = Mistura de espécies.

principalmente na época II (nível 0 P). Este comportamento obedece a um mesmo padrão observado com os resultados obtidos com matéria seca e confirmam da mesma forma, a condição parasítica de *Acaulospora longula* nestas fases, detectadas com as observações referentes a taxa de dependência micorrízica, onde valores negativos foram registrados (ver 4.6).

Quando observado entretanto a TCR-raiz, não se registram as mesmas variações encontradas na parte aérea principalmente nos níveis 0 P e 10 P (época II). Nestes, os valores de TCR de A distinguem-se claramente dos de T. Esta observação sugere que, nas condições deste experimento, a resposta do quiabeiro à infecção principalmente nos níveis mais baixos de P manifesta-se inicialmente através de uma maior taxa de desenvolvimento das raízes, e somente em um momento posterior, da parte aérea. Como já discutido, este efeito pode ter sido resultado de efeitos hormonais e/ou de respostas do hospedeiro ao maior dreno de carbono imposto pelo fungo-VA (ver 2.3).

A Taxa de Assimilação Líquida (TAL) expressa o balanço entre a matéria seca produzida pela fotossíntese e a perda pela respiração (MANZZATTO, 1987). Os resultados obtidos indicam na época I, valores ligeiramente menores para o tratamento com fungos-VA (ver quadro 19). Tal fato sugere que nesta fase, independente do nível de P, o quiabeiro inoculado tende a perder mais carboidratos do que produz via fotossíntese, em relação à planta não inoculada. Nas épocas

QUADRO 19 - Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre a Taxa de Assimilação Líquida ($\text{mg.cm}^{-2}.\text{dia}^{-1}$) em plantas de quiabo ($\times 10^{-3}$).

Dias após o plantio	Nível de P (kg.ha^{-1})	Inóculos			Média
		T	A	M	
22	0	1,00	1,00	1,00	1,00
	10	1,00	0,95	0,96	0,97
	60	1,17	1,13	1,14	1,15
	Média	1,06	1,03	1,03	--
32	0	0,16	0,14	0,19	0,16
	10	0,43	0,47	0,53	0,48
	60	0,56	0,67	0,73	0,65
	Média	0,38	0,43	0,48	--
47	0	-0,14	0,33	0,26	0,15
	10	0,21	0,52	0,37	0,36
	60	0,48	0,71	0,51	0,57
	Média	0,18	0,52	0,38	--

(1) T = Testemunha; A = *Acaulospora longula*; M = Mistura de espécies.

posteriores, a TAL passa a ser maior para os tratamentos com fungo VA (M e A). Aos 32 dias, estes valores são maiores para M e aos 47 dias, os resultados são maiores para A.

Os maiores valores de TAL obtidos nessas épocas indicam que as plantas com fungos VA são mais eficientes que as plantas sem inóculo quanto à utilização do carbono fixado. Certamente a maior área foliar encontrada nestes tratamentos, contribuiu para uma maior produção de fotossintetatos, o que compensou o maior dreno e respiração das raízes quiabeiro com MVA. E também possível que a taxa fotossintética tenha também sido maior conforme discute DEHNE (1987).

Os estudos dos parâmetros de crescimento em plantas micorrizadas, em relação as não infectadas são ainda limitados. Eles indicam entretanto maiores valores de TCR, TAL, RAF e influxo para plantas MVA (DAUGHTRIDGE et al 1986; JAKOBSEN, 1986; SMITH e GIANINAZZI-PEARSON, 1988). Aumentos da área foliar e volume radicular são também frequentes (JOHNSON et al. 1982; SIEVERDING et al. 1986b). Ver neste sentido, respostas similares nos quadros 20, 21 e 22. Nota-se uma ausência de respostas significativas aos tratamentos com fungos VA no volume radicular. Tal fato sugere que este parâmetro alométrico não é um bom indicador da presença da infecção MVA.

O Coeficiente de Utilização do Fósforo (CUP) que indica a produção de matéria seca em função do P acumulado pela planta ($\text{g de matéria seca} \cdot \text{mg}^{-1} \text{ P acumulado}$), é um parâmetro indicativo da eficiência da utilização deste

QUADRO 20 - Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre a área foliar (cm²) em plantas de quiabo.

Dias após o plantio	Nível de P (kg.ha ⁻¹)	Inóculos			Média
		T	A	M	
22	0	42,70Aa	45,20Aa	54,40Aa	47,43B
	10	49,79Aa	50,99Aa	62,32Aa	54,37B
	60	100,60Aa	97,60Aa	134,40Aa	110,97A
	Média	64,36b	64,60b	83,81a	--
CV = 19,8%					
32	0	28,65Bb	40,65Cab	62,15Ca	43,82C
	10	54,95Bb	75,50Bb	113,60Ba	81,35B
	60	181,10Ac	240,00Ab	331,00Aa	250,70A
	Média	88,23c	118,72b	168,92a	--
CV = 15,2%					
47	0	18,21Cb	65,90Ca	90,80Ca	58,30C
	10	69,90Bc	146,92Bb	219,32Ba	145,00B
	60	223,20Ab	389,20Aa	409,60Aa	340,70A
	Média	103,42c	200,67b	239,91a	--
CV = 10,14%					

(1) T = Testemunha; A = *Acaulospora longula*; M = Mistura de espécies.

(2) Valores seguidos da mesma letra, minúscula nas linhas e maiúsculas nas colunas, não diferem estatisticamente entre si, pelo Teste de Duncan a 5%, para um mesmo período de amostragem.

QUADRO 21 - Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre o volume de raízes (cm³) em plantas de quiabo.

Dias após o plantio	Nível de P (kg.ha ⁻¹)	Indúculos			Média
		T	A	M	
22	0	1,00Aa	1,25Aa	1,12Aa	1,12C
	10	1,93Aa	1,86Aa	1,70Aa	1,83B
	60	3,15Aa	3,08Aa	2,60Aa	2,94A
	Média	2,03a	2,06a	1,81a	--
CV = 23,13%					
32	0	1,72Aa	2,43Aa	2,84Aa	2,33C
	10	2,88Aa	3,86Aa	3,58Aa	3,44B
	60	5,02Aa	5,52Aa	6,01Aa	5,52A
	Média	3,21a	3,94a	4,14a	--
CV = 22,52%					
47	0	2,11Aa	3,11Aa	3,33Aa	2,85C
	10	4,33Aa	5,46Aa	6,81Aa	5,53B
	60	10,08Aa	12,66Aa	14,2Aa	12,31A
	Média	5,51b	7,08a	8,11a	--
CV = 15,75%					

(1) T = Testemunha; A = *Acaulospora longula*; M = Mistura de espécies.

(2) Valores seguidos da mesma letra, minúscula nas linhas e maiúsculas nas colunas, não diferem estatisticamente entre si, pelo Teste de Duncan a 5%, para um mesmo período de amostragem.

QUADRO 22 - Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado e da época de coleta sobre a área radicular (cm²) em plantas de quiabo.

Dias após o plantio	Nível de P (kg.ha ⁻¹)	Indúculos			Média
		T	A	M	
22	0	30,27	32,95	38,21	33,81
	10	38,98	41,96	47,83	42,92
	60	64,30	69,05	71,79	68,38
	Média	44,52	47,99	52,61	--
32	0	43,69	63,10	79,70	62,16
	10	64,62	91,57	107,49	87,89
	60	148,12	205,37	244,88	199,46
	Média	85,48	120,01	144,02	--
47	0	65,27	116,31	147,26	109,61
	10	114,48	203,27	244,04	187,26
	60	231,63	374,77	437,93	348,11
	Média	137,13	231,45	276,41	--

(1) T = Testemunha; A = *Acaulospora longula*; M = Mistura de espécies.

elemento no acúmulo de matéria seca. Os resultados encontrados indicam que, em geral, o CUP foi menor para plantas infectadas sendo que, destas, M apresentou valores inferiores à A (ver quadro 23).

Quando plantas com e sem infecção MVA mas com o mesmo tamanho são comparadas, as micorrizadas terão em geral, concentrações de P sempre maiores (COOPER, 1984). Isto porque, de acordo com STRIBLEY et al (1980), o aumento da demanda por carboidratos em plantas com fungos VA, ocasiona aumentos em sua relação fósforo/carbono. Os resultados encontrados para o quiabeiro são portanto coerentes.

Os maiores valores de CUP encontrados para A em relação a M, podem ter sido ocasionados por um menor dreno de carboidratos por *Acaulospora longula*. Tal hipótese entretanto não é confirmada pelos valores de TAL encontrados. O fósforo poderia estar sendo absorvido a taxas menores, o que é apenas parcialmente confirmado pelas observações feitas a partir do influxo de nutrientes onde o tratamento A indica valores menores que M apenas em alguns casos. É possível finalmente que o quiabeiro no tratamento M, esteja acumulando P em seus tecidos. Novos estudos que averiguem a dinâmica da utilização de P em plantas de quiabo com e sem infecção MVA são necessárias para testar-se as hipóteses sugeridas.

Observa-se uma tendência do CUP diminuir com o nível de P aplicado e por outro lado, aumentar com o tempo. Ambos os fenômenos também são indicados por FAQUIN (1988). O autor sugere que a planta graças ao fungo-VA, pode absorver fósforo

QUADRO 23 - Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre o Coeficiente de Utilização de P - CUP (g de matéria seca . mg⁻¹ de P acumulado).

Dias após o plantio	Nível de P (kg.ha ⁻¹)	Inóculos			Média
		T	A	M	
22	0	0,41	0,43	0,37	0,40
	10	0,40	0,40	0,35	0,38
	60	0,42	0,39	0,35	0,39
	Média	0,41	0,41	0,36	---
32	0	0,56	0,52	0,44	0,51
	10	0,54	0,47	0,42	0,48
	60	0,41	0,38	0,38	0,39
	Média	0,50	0,46	0,41	--
47	0	0,76	0,59	0,54	0,63
	10	0,63	0,48	0,43	0,51
	60	0,49	0,50	0,46	0,48
	Média	0,63	0,52	0,48	--

(1) T = Testemunha; A = *Acaulospora longula*; M = Mistura de espécies.

a taxas proporcionalmente maiores que o seu crescimento promovendo desta forma, um aumento da concentração de P nos tecidos. O aumento do CUP com o tempo também era esperado pois, sabe-se que os maiores influxos de nutrientes ocorrem nas primeiras fases do crescimento da planta.

A dificuldade destes estudos encontra-se na diferenciação dos efeitos diretos ocasionados pelo fungo-VA, dos indiretos, oriundos de uma melhor nutrição fosfatada. No presente trabalho, esta descrição não é possível pois as plantas com e sem infecção não foram equilibradas em seus níveis nutricionais e de desenvolvimento. De qualquer forma, este parâmetro não parece indicar adequadamente aquilo ao qual ele se propõe ou seja, caracterizar a eficiência da utilização de P no acúmulo de matéria seca para plantas com infecção micorrízica.

A razão de área foliar (RAF) expressa a relação que existe entre a área foliar e a matéria seca acumulada. Esta, que não é um parâmetro fisiológico mas morfológico, guarda uma estreita ligação com a TCR. A taxa de crescimento relativo pode ser obtida através da multiplicação dos valores de RAF com os de TAL (MANZZATTO, 1987).

Os resultados de RAF obtidos, apontam para valores sempre maiores para os tratamentos com fungo-VA (quadro 24). Nota-se entretanto, uma nítida tendência de diminuição entre a variação destes valores (M e A) com T, com o aumento do nível de P aplicado. Este fato sugere que existe uma distribuição de carboidratos diferenciada no quibeiro ao

QUADRO 24 - Efeito da inoculação de fungos - VA, do nível de fósforo aplicado, e da época de coleta sobre a razão de área foliar ($\text{cm}^2.\text{g}^{-1}$) em plantas de quiabo.

Dias após o plantio	Nível de P ($\text{kg}.\text{ha}^{-1}$)	Inoculação			Média
		T	A	M	
22	0	170,80	173,85	181,33	175,33
	10	177,80	188,80	194,75	187,12
	60	179,64	184,15	195,22	186,34
	Média	176,08	182,27	190,43	--
32	0	92,42	127,03	151,58	123,68
	10	109,90	137,27	147,50	131,56
	60	136,16	150,00	144,54	143,57
	Média	112,83	138,10	147,87	--
47	0	70,0	113,62	129,71	104,44
	10	99,85	108,81	127,50	112,05
	60	80,59	79,59	80,31	80,16
	Média	83,48	100,67	112,51	--

(1) T = Testemunha; A = *Acaulospora longula*; M = Mistura de espécies.

longo do tempo, conforme a fertilidade do solo. A diminuição de RAF com o tempo indica uma tendência da planta em depositar carboidratos em outras partes que não as folhas, conforme aumenta o seu desenvolvimento. Este fenómeno é geral e já foi observado por outros autores (MACHADO et al. 1982). De acordo com DAUGHTRIDGE et al (1986), fungos micorrízicos podem alterar a relação entre a área foliar e a massa seca da planta infectada, aumentando o investimento relativo do carbono fixado na área foliar.

Nos níveis mais baixos de F (0 e 10), onde o stress fisiológico e nutricional do quiabeiro é maior, observa-se os valores mais elevados de RAF para os tratamentos com inoculação onde o dreno relativo de carboidratos é ainda mais elevado. Pode-se supor que esta maior quantidade de área foliar em relação à matéria seca nestes tratamentos, seja resultado de estímulos diretos ou indiretos recebido pela planta, por parte do fungo-VA. Conforme discutido em 2.3, o hospedeiro pode aumentar a área foliar e/ou taxa fotossintética, como consequência de um maior dreno de carboidratos (efeito feed-back) ou alterar seu balanço hormonal em tal sentido que a área assimilatória seja aumentada em relação às demais partes da planta. É importante destacar as respostas à presença dos fungos - VA já aos 22 dias o que não ocorreu de maneira significativa nas observações referentes às variações morfológicas ou nutricionais. A RAF pode portanto, tornar-se um bom

parametro indicativo das alteraçoes fisiologicas induzidas por fungos-VA.

5. CONCLUSÕES

Do estudo da efetividade de algumas espécies de fungos micorrízicos vesículo-arbusculares nativos em plantas de quiabo nas condições experimentais, pode-se concluir que:

- 1) O levantamento parcial das espécies de fungos VA presentes nos solos estudados, indicou uma predominância de *Acaulospora longula* (A). Esta espécie esteve presente em 85% das amostras coletadas, enquanto que as demais distribuíram-se com a seguinte frequência: *Acaulospora morrowae*, 50%; *Glomus occultum* 40%; *Sclerocytis sinuosa*, 40%; *Glomus microcarpum*, 30% *Sclerocytis coremioides*, 15%; *Glomus aggregatum*, 10% e *Scutellospora pellucida*, 10%.
- 2) Foi registrado micotrofismo da cultivar estudada. A Taxa de Dependência Micorrízica entretanto, variou com o tempo, com o nível de P aplicado e com o fungo VA utilizado. Os resultados foram sempre maiores para com o tratamento com mistura de espécies (M).

- 3) Os acúmulo de nutrientes e de matéria seca foi, em geral, maior para o tratamento M, que foi significativamente superior à testemunha (T) aos 32 dias, apesar desta tendência já ser perceptível aos 22 dias. O tratamento A foi sistemática e significativamente superior à T apenas nas observações realizadas aos 47 dias.
- 4) Os tratamentos com M indicaram, sempre, maiores valores de influxo de nutrientes, enquanto A destacou-se de T apenas na coleta aos 47 dias. O coeficiente de utilização de P por outro lado, registrou menores valores para os tratamentos com fungo VA.
- 5) De uma forma geral, os teores de N, P, K, Ca e Mg foram maiores nas plantas infectadas em relação às não inoculadas.
- 6) A Taxa de Crescimento Relativo, a Razão de Área Foliar e a Taxa de Assimilação Líquida foram, em geral, maiores para o tratamento M enquanto A destacou-se de T apenas na última coleta. O estudo dos parâmetros de crescimento indicam a potencialidade de seu uso nas observações referentes às respostas de plantas à infecção MVA.

6. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ABBOTT, L.K. e ROBSON, A.D. The role of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in agriculture and the selection of fungi for inoculation. Aust. J. Agric. Res. 33:389-408, 1982a.
- ABBOTT, L.K. e ROBSON, A.D. Infectivity of VAM fungi in agriculture soils. Aust. J. Agric. Res. 33:1049-1059, 1982,b.
- ABBOTT, L.K. e ROBSON, A.D. Formation of external hyphae in soil by four species of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. New Phytol 99:245-255, 1985.
- ABUZINADAH, R.A. e READ, D.J. The role of proteins in the nitrogen nutrition of ectomycorrhizal plants. I. Utilization of peptides and proteins by ectomycorrhizal fungi. New Phytol 103(3):481-493, 1986.
- AHMAD, N. e TULLOCH, L.I. Effect of fertilized nitrogen, phosphorus, potassium and magnesium on yield and nutrient

content of okra (*Hibiscus esculentus* L.) Agronomy Journal 60:353-356, 1969.

ALLEN, M.F.; MOORE, T.S.; CHRISTIENSEN, M. Phytohormone changes in *Bouteloua gracilis* infected by vesicular-arbuscular mycorrhizae. I. Cytokinin increases in the host plant. Can. J. Bot. 58:371-374, 1982a.

ALLEN, M.F.; MOORE, T.S.; CHRISTIENSEN, M. Phytohormone changes in *Bouteloua gracilis* infected by vesicular-arbuscular mycorrhizae. II. Altered levels of gibberellin-like substances and abscisic acid in the host plant. Can. J. Bot. 60:468-471, 1982b.

ALLEN, M.F.; SMITH, W.K.; MOORE, T.S.; CHRISTIENSEN, M. Comparative water relations and photosynthesis of mycorrhizal and nonmycorrhizal, *Bouteloua gracilis* (H.B.K.) LAG EX STEUD. New Phytol 88:683-693, 1981.

AMBLER, J.R. & YOUNG, J. L. Techniques for determining root length infected by vesicular-arbuscular mycorrhizae. Soil Sci. Soc. Am. J. 41:551-556, 1987.

AMES, R.N. & BETHLENFALVAY, G.J. Localized increase in nodule activity but no competitive interaction of cowpea Rhizobia due to pre-establishment of vesicular-arbuscular mycorrhiza. New Phytol 106(2):207-215, 1987.

AMES, R.N.; REID, C.P.P.; PORTER, L.K.; CAMBARDELLA, C. Hyphal uptake and transport of nitrogen from two ¹⁵N -

- labelled sources by *Glomus mosseae*, a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus. New Phytol. 95:381-396, 1983.
- ANGLE, J.S. & HECKMAN, J.R. Effect of soil pH and sewage sludge on vesicular-arbuscular mycorrhizal infection of soybeans. Plant and Soil 93(2):437-442, 1986.
- ARONSON, J.M. The cell wall. In: AINSWORTH, G.C.; SUSSMAN, A.S. ed. The Fungi, vol. I. Academic Press, New York, 1966. p.49-76.
- ASHFORD, A.E.; PETERSON, R.L.; DUARTE, D.; CHILVERS, G.A. Polyphosphate granules in eucalypt mycorrhizas: determination by energy dispersive X - ray microanalysis. Can. J. Bot. 64:677-687, 1986.
- ASIF, M.I.; GREIG, J.K. Effects of N, P and K fertilization on fruit yield, macro and micronutrient levels and nitrate accumulation in okra (*Abelmoschus esculentus* (L.) Moench). J. Am. Soc. Hort. Sci. 97(4):440-442. 1972.
- ASIMI, S.; GIANINAZZI-PEARSON, V.; GIANINAZZI, S. Influence of increasing soil phosphorus levels on interactions between vesicular-arbuscular mycorrhizae and Rhizobium in soybeans. Can. J. Bot. 58:2200-2205, 1980.
- ATKINSON, D. Some general effects of phosphorus deficiency on growth and development. New Phytol 72:101-111. 1973.

AZCON, R.; BAREA, J.M.; HAYMAN, D.S. Utilization of rock phosphate in alkaline soils by plants inoculated with mycorrhizal fungi and phosphate solubilizing bacteria. Soil Biol. Biochem. 8:135-138, 1976.

AZCON-AGUILLAR, C.; GIANINAZZI-PEARSON, V.; FARDEAU, J.C.; GIANINAZZI, S. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and phosphate-solubilizing bacteria on growth and nutrition of soybean in a neutral-calcareous soil amended with ^{32}P -Ca-tricalcium phosphate. Plant and Soil 96:3-15, 1986.

AZCON, R. e OCAMPO, J.A. Factors affecting the vesicular-arbuscular infection and mycorrhizal dependency of thirteen wheat cultivars. New Phytol 87:677-685, 1981.

AZCON, R. e OCAMPO, J.A. Effect of root exudation on vesicular-arbuscular mycorrhizal infection at early stages of plant growth. Plant and Soil 82:133-138, 1984.

BAATH, E. e HAYMAN, D.S. Effect of soil volume and plant density on mycorrhizal infection and growth response. Plant and Soil 77:373-376, 1984.

BAGYARAJ, D.J. Biological interactions with VA mycorrhiza fungi. In: POWELL, C.L. e BAGYARAJ, D.J. ed. VA Mycorrhiza. CRC Press. 1984. p. 131-153.

BAJWA, R.; ABUARGHUB, S; READ, D.J. The biology of mycorrhizae in the Ericaceae. X. The utilization of

proteins and the production of proteolytic enzymes by the mycorrhizal endophyte and by mycorrhizal plants. New Phytol 101:469-485, 1985.

BAJWA, R.; READ, D.J. Utilization of mineral and amino N sources by the Ericoid mycorrhizal endophyte *Hymenoscyphus ericae* and by mycorrhizal and non-mycorrhizal seedlings of *Vaccinium*. Trans. Br. Mycol. Soc. 87(2):269-277, 1986.

BALA, S.; SINGH, D.S. Response of lentil to VA mycorrhizal inoculation and plant available P levels of unsterile soils. Plant and Soil 87:445-447, 1985.

BALTRUSCHAT, H. Field inoculation of maize with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi by using expanded clay as a carrier material for mycorrhiza. ZEITSCHRIFT FÜR PFLANZEN KRANHEITEN AND PFLANZENSCHUTZ 94(4):419- 430, 1987.

BALTRUSCHAT, H. & DEHNE, H.W. The occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhiza in agro-ecosystems. I. Influence of nitrogen fertilization and green manure in continuous monoculture and in crop rotation on the inoculum potential of winter wheat. Plant and Soil 107:279- 284, 1988.

BAREA, J.M. Importance of hormones and root exudates in mycorrhizal phenomena. In: GIANINAZZI-PEARSON, V.; GIANINAZZI, S. eds. Physiological and genetical aspects of mycorrhizae. INRA. 1986. p. 177-187.

- BAREA, J.M. e AZCON-AGUIILLAR, C. Mycorrhizas and their significance in nodulating nitrogen-fixing plants. In: Advances in Agronomy, vol. 36, Academic Press, New York, 1983. p. 1-54.
- BAREA, J.M.; AZCON, R.; HAYMAN, D.S. Possible synergistic interactions between endogone and phosphate-solubilizing bacteria in low-phosphate soils. In: SANDERS, F.E.; MOSSE, B.; TINKER, P.B. eds. Endomycorrhizas. Academic Press, 1975. p. 409-417.
- BAYLIS, G.T.S. The magnolioid mycorrhiza and mycotrophy in the root systems derived from it. In: SANDERS, F.E.; MOSSE, B.; TINKER, P.B., eds. Endomycorrhizas. Academic Press, 1975. p. 373-389.
- BERBARA, R.L.L.; FREIRE, L.R.; LIMA, L.O.A.; AMARAL SOBRINHO, N.M.B. Infecção micorrizica em 8 espécies de leguminosas usadas como abono verde. In. International Foundation for Science. Stockholm, Informes Provisionales número 18. 1985. p.55-64.
- BERCH, S.M.; WARNER, B.G. Fossil vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi: Two glomus species (Endogonaceae, Zygomycetes) from late quaternary deposits in Ontario, Canada. REV. PALAEOBOT. PALYNOL 45(3/4):229-238, 1985.
- BERTHELIN, J. e LEYVAL, C. Ability simbiotic and non-symbiotic rhizospheric microflora of maize (*Zea mays*)

to weather micas and to promote plant growth and plant nutrition. Plant and Soil 68:369-377. 1982.

BETHLENFALVAY, G.J.; BROWN, M.S.; PACOVSKY, R.S. Parasitic and mutualistic associations between a mycorrhizal fungus and soybean: Development of the host plant. Phytopathology. 72:889-893, 1982a.

BETHLENFALVAY, G.J.; PACOVSKY, R.S.; BROWN, M.S.; FULLER, G. Mycotrophic growth and mutualistic development of host plant and fungal endophyte in an endomycorrhizal symbiosis. Plant and Soil 68:43-54, 1982b.

BIELESKI, R.L. Phosphate pools, phosphate transport, and phosphate availability. Ann. Rev. Plant, Physiol. 24:225-252, 1973.

BIERMANN, B. e LINDERMAN, R.G. Use of vesicular-arbuscular mycorrhizal roots, intraradical vesicles and extraradical vesicles as inoculum. New Phytol 95:97-105, 1983.

BONFANTE-FASOLO, P. Anatomy and morphology of VA mycorrhizae. In: POWELL, C.L.; BAGYARAJ, D.J. ed. VA Mycorrhiza. CRC Press. 1984. p.5-33.

BONFANTE-FASOLO, P.; BERTA, G.; FUSCONI, A. Distribution of nuclei in a VAM fungus during its aymbiotic phase. Trans. Br. Mycol. Soc. 82(2):23-266, 1987.

- BONFANTE-FASOLO, P.; DEXHEIMER, J.; GIANINAZZI, S;
GIANINAZZI-PEARSON, V.; SCANERINI, S. Cytochemical
modification in the host-fungus interface during
intracelular interactions in vesicular-arbuscular
mycorrhizae. Plant Science Letters 22:13-21, 1981.
- BONONI, V.L.R. e TRUFEM, S.F.B. Endomicorrizas vesiculo-
arbusculares do cerrado da reserva biologica de Mogi-
Guaçu SP., Brasil. RICKIA 10:55-64, 1983.
- BOWEN, G.D. The Biology and Phisiology of Infection and its
Development. In: SAFIR, G.R. ed. p.27-57. Ecophysiology of
VA mycorrhizal plants. CRC Press, 1987.
- BRADLEY, R.; BURT, A.J.; READ, D.J. The biology of mycorrhiza
in the ericales. VIII. The role of mycorrhizal infection
in heavy metal resistance. New Phytol 91:197-209, 1982.
- BRISKIN, D.P. Plasma membrane H⁺ - transporting ATPase: Role
of potassium ion transport ? Physiol. Plant. 68: 159-163,
1986.
- BRUNDRETT, M.C.; PICHE, J.; PETERSON, R.L. A developmental
study of the early stages in vesicular-arbuscular
mycorrhiza formation. Can. J. Bot. 63:184-194, 1985.
- BUWALDA, J.G.; STRIBLEY, D.P.; TINKER, P.B.; Increased uptake
of anios by plant with vesicular-arbuscular mycorrhizas.
Plant and Soil 71:463-467, 1983.

- CABALA-ROSAND, P.; DIAS, R. Associações micorrizicas e a nutrição mineral das plantas. In: I Reunião Brasileira sobre micorrizas. Lavras. Anais. 1985. p.33-59.
- CABALA-ROSAND, P. e WILD, A. Direct use of low grade phosphate rock from Brazil as fertilizer. II. Effects of mycorrhizal inoculation and nitrogen source. Plant and Soil 65:363-373, 1982.
- CALLOW, J.A.; CAPACCIO, L.C.M.; FARISH, G.; TINKER, P.B. Detection and estimation of polyphosphate in vesicular-arbuscular mycorrhizas. New Phytol 80:125-134, 1978.
- CARDONONA, L.F. e OCAMPO, J.A. Estudio de la possible utilizacion de micorrizas V.A. como fertilizantes biológicos em los suelos. Ann. Edef. Agrobiol. XLIV (3-4):453-462, 1985.
- CARLING, D.E. e BROWN, M.F. Anatomy and physiology of Vesicular-Arbuscular and non-mycorrhizal roots. Phytopathology 72(8):1108-1114, 1982.
- CARLING, D.E.; BROWN, M.F.; BROWN, R.A. Colonization rates and growth responses of soybean plants infected by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. Can. J. Bot. 57:1769-1772, 1979.
- CARLING, D.E.; RIEHLE, M.F.B.; JOHNSON, D.R. Effects of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus on nitrate reductase and nitrogenase activities in nodulating and

non-nodulating soybeans. Phytopathology 68(11):1590- 1596, 1978.

CERUTI, A.; SCURTI, I.C.; TOZZI, M. Mycorrhizal syntesis between "*Boletus aereus*" and "*Quercus pubescens*". Allionia 26(0):5-17, 1983.

CHILVERS, G.A. e HARLEY, J.L. Visualization of phosphate accumulation in beech (*Fagus sylvatica*) mycorrhizas. New Phytol 84(2):319-326, 1980.

CLARKSON, D.T. Factors affecting mineral nutrient acquisition by plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 36:77-115, 1985a.

CLARKSON, D.T. Adaptações morfológicas e fisiológicas das plantas a ambientes de baixa fertilidade. In: Reciclagem de nutrientes e agricultura de baixos insumos nos tropicos, XVI Reunião Brasileira de Fertilidade do Solo. 1985b. p. 45-75. Anais. Ilheus, BA.

COLE, K. e LIN, S.C. Plasmalemmasones in sporelings of the brown alga *Petalonia debilis*. Can. J. Bot. 48:265- 268, 1970.

COOPER, K.M. Physiology of VA mycorrhizal associations. In: POWELL, C.L.; BAGYARAY, D.J., eds. VA mycorrhiza. CRI Press, 1984. p. 155-186.

COOPER, K.M. e LOSEL, D.M. Lipid physiology of vesicular-arbuscular mycorrhiza. I. Composition of lipids in roots of onion clover and ryegrass infected with *Glomus mossae*. New Phytol 80:143-151, 1978.

COOPER, K.M. e TINKER, P.B. Translocation and transfer of nutrients in vesicular-arbuscular mycorrhizas. II. Uptake and translocation of phosphorus, zinc and sulfur. New Phytol 81:43-52, 1978.

COOPER, K.M. e TINKER, P.B. Translocation and transfer of nutrients in vesicular-arbuscular mycorrhizas. IV. Effect of environmental variables on movement of phosphorus. New Phytol. 88:327-339, 1981.

COSTA, M.C.B.; HAAG, H.P.; SARRUGE, J.R. Nutrição mineral de Hortaliças. XIX. Absorção de macro e micronutrientes pela cultura do quiabeiro. (*Hibiscus esculentum* L.). Anais ESALQ, XXIX p. 109-125, 1972.

COX, G.; MORAN, K.J.; SANDERS, F.; NOCKOLDS, C.; TINKER, P.B. Translocation and Transfer. of nutrients in vesicular-arbuscular mycorrhizas. III. Polyphosphate granules and phosphorus translocation. New Phytol 84(4):649-659, 1980.

COX, G.; SANDERS, F.E.; TINKER, P.B.; WILD, J.A. Ultrastructure evidence relating to host-endophyte transfer in a vesicular-arbuscular micorrhiza. In:

SANDERS, F.E.; MOSSE, B.; TINKER, P.B. (eds.)
Endomycorrhizas. Academic Press, London, New York, 1975.
p. 297- 212.

COX, G.; TINKER, P.B. Translocation and transfer of nutrients. in: Vesicular-Arbuscular Mycorrhizas. I. The arbuscule and phosphorus transfer: A quantitative ultrastructural study. New Phytol 77:371-378, 1976.

COXWELL, M.A. e JOHNSON, C.R. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizae and nitrogen source on growth and transport amino-acid composition of Pittosporum tobira. J. Am. Soc. Hort. Sci. 110(6):800-803, 1985.

CRESS, W.A.; THRONEBERRY, G.O.; LINDSEY, D.L. Kinetics of phosphorus absorption by mycorrhizal and nonmycorrhizal tomato roots. Plant Physiol. 64: 484-487, 1979.

DAFT, M.J. e OKUSANYA, B.O. Effect of endogone mycorrhiza on plant growth. V. Influence on the multiplication of viruses in tomato, petunia and strawberry. New Phytol 72:975-983. 1973.

DAFT, M.J.; SPENCER, D.; THOMAS, G.E. Infectivity of vesicular-arbuscular mycorrhizal inocula after storage under various environmental conditions. Trans. Br. Mycol. Soc. 88(1):21-27, 1987.

DAHM, H; STRZELCZYK, E.; MAJEWSKA, L. Cellulolytic and pectolytic activity of mycorrhizal fungi, bacteria and

actinomycetes associated with the roots of *Pinus sylvestris*. Pedobiologia 30:73-80, 1987.

DANIELS, B.A. e SKIPPER, H.D. Methods for the recovery and quantitative estimation of propagules from soil. In: SCHENCK, N.C. ed. Methods and Principles of Mycorrhizal Research. Am. Phytopath. Soc. 1982. p. 29-35.

DANIELS, B.A. e TRAPPE, J.M. Factors affecting spore germination of the VAN fungus, *Glomus epigaeus*. Mycologia 72(3):457-471, 1980.

DANIELS, B.A.; McCOLL, P.M.; MENGE, J.A. Comparative inoculum potencial of spores of six vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. New Phytol 89:385-391, 1981.

DAUGHTRIDGE, A.T.; PALLARDY, S.G.; GARRETT, H.G.; SANDER, I.L. Growth analysis of mycorrhizal and nommycorrhizal black oak (*Quercus velutina* LAM.) seedlings. New Phytol 103(3):473-480. 1986.

DEHNE, H.W. Interaction between vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and plant pathogens. Phytopathology 72(8):1115-1119, 1982.

DEHNE, H.W. Influence of VA mycorrhizae on host plant physiology. In: GIANINAZZI-PEARSON, V. e GIANINAZZE, S., eds. Physiological and Genetical Aspects of Mycorrhizae. INRA. 1986. p. 431-436.

- DEHNE, H.W. & BACKHAUS, G.F. The use vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in plant production. I. Inoculum production. Z. PFLKRANKH. PFLSCHUTZ. 93:415-424, 1986.
- DEHNE, H.W.; SCHOENBECK, F.; BALTRUSCHAT, H. The influence of endotrophic mycorrhiza on plant diseases: 3. Chitinase activity and ornithine cycle. Z. PFLANZENKR. PFLANZENSCHUTZ. 85(11):666-678, 1978.
- DEHNE, H.W. & SCHOENBECK, F. The influence of endotrophic mycorrhizae on plant diseases: 2. Phenolmetabolism and lignification. Phytopathol.Z. 95(3):210-216, 1979.
- DEL MORAL, R.; WILLIS, R.J.; ASHTON, D.H. Suppression of coastal heat vegetation by *Eucalyptus baxteri*. Aust. J. Bot. 26(2):203-220, 1978.
- DEXHEIMER, J.; GIANINAZZI, S.; GIANINAZZI-PEARSON, V. Ultrastructural cytochemistry of the host-fungus interfaces in the endomycorrhizal associations of *Glomus mosseae* and *Allium cepa*. Z. PFLANZENPHYSIOL. 92(3):191-206, 1979.
- DEXHEIMER, J.; MARX, C.; GIANINAZZI-PEARSON, V.; GIANINAZZI, S. Ultracytological studies of plasmalemma formations produced by host and fungus in vesicular-arbuscular mycorrhizae. Cytologia 50(3):461-471, 1985.
- DICK, R.P.; TABATABAI, M.A. Hydrolysis of polyphosphates by corn roots. Plant and Soil 94:247-256, 1986.

DOUDS, D.D.; JOHNSON, C.R.; KOCK, K.E. Carbon cost of the fungal symbiont relative to net leaf P accumulation in a split-root VA mycorrhizal symbiosis. Plant Physiol 86:491-496, 1988.

EBBERS, B.C.; ANDERSON, R.C.; LIBERTA, A.E. Aspects of the mycorrhizal ecology of prairie dropseed, *SPOROBOUS, HETEROLEPIS* (POACEAE) Am. J. Bot. 74(4):564-576, 1987.

ELMES, R.P.; MOSSE, B. Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal inoculum production. II. Experiments with maize (*Zea mays*) and other hosts in nutrient flow culture. Can. J. Bot. 62:1531-1536, 1984.

FAQUIN, V. Cinética da absorção de fosfato, nutrição mineral, crescimento e produção da soja sob influência de micorriza vesículo-arbuscular (MVA). Piracicaba, 136p. Tese de Doutorado - ESALQ 1988.

FERNANDES, M.S. Interação entre N-amoniacoal e energia ambiental, na nutrição nitrogenada do arroz. In: XV Congresso Brasileiro de Ciência do Solo. Anais. p. 229-233. 1974.

FERNANDES, M.S. Absorção e metabolismo de nitrogênio em plantas. Boletim Técnico. UFRRJ, Instituto de Agronomia, Departamento de Solos, 1:1-50, 1978.

FINDENEGG, G.R.; VAN BEUSICHEM, M.L.; KELTJENS, W.G. Proton balance of plants: physiological, agronomical and

ecological implications. Netherlands Journal of Agricultural Science 34:371-379, 1986.

FURLAN, V. & FORTIN, J.A. Effects of light intensity on the formation of vesicular-arbuscular endomycorrhizas on *Allium cepa* by *Gigaspora calospora*. New Phytol 79:335-340, 1977.

GANRY, F.; DIEM, H.G.; WEY, J.; DOMMERGUES, Y.R. Inoculation with *Glomus mosseae* improves N₂ fixation by field-grown soybeans. Biol. Fert. Soils. 1:15-23, 1985.

GEIGER, D.R. Effects of translocation and assimilate demand on photosynthesis. Can. J. Bot. 54:2337-2345, 1976.

GENETET, I.; MARTIN, F.; STEWART, G.R. Nitrogen assimilation in mycorrhizas. Plant Physiol. 76:395-399, 1984.

GERDEMANN, J.W. Vesicular-Arbuscular Mycorrhiza and plant growth. Ann. Rev. of Phytopathol. 6:397-418, 1968.

GERDEMANN, J.W. Vesicular-arbuscular Mycorrhizae. In: TORREY, J.G. & CLARKSON, D.T. (eds.) The Development and function of roots. Academic Press, 1975. p.575-591.

GERDEMANN, J.W.; NICOLSON, T.H. Spore of mycorrhizal *Endogone* species extracted from soil by wet sieving and decanting. Trans. Br. Mycol. Soc. 46:235-244, 1963.

- GIANINAZZI-PEARSON, V. Host-Fungus Specificity, Recognition and Compatibility in Mycorrhizae. In: Verma, D.P.S.; HOHN. Plant gene Research. 1984. p.225-253.
- GIANINAZZI-PEARSON, V. e GIANINAZZI, S. The physiology of vesicular-arbuscular mycorrhizal roots. Plant and Soil 71:197-209, 1983.
- GIANINAZZI-PEARSON, V. e GIANINAZZI, S. The physiology of improved phosphate nutrition in mycorrhizal plants. In: GIANINAZZI-PEARSON, V. e GIANINAZZI, S. eds. Physiological and genetical aspects of mycorrhizae. INRA. 1986. p. 101-109.
- GIANINAZZI-PEARSON, V.; MORANDI.; DEXHEIMER, J.; GIANINAZZI, S. Ultrastructural and ultracytochemical features of a *Glomus tenuis* mycorrhiza. New Phytol 88:633-639, 1981.
- GIANINAZZI, S.; PEARSON, V.G. DEXHEIMER, J. Ultrastructural localization of acid alkaline phosphatase in roots infected by *Glomus mosseae*. New Phytol 82(1):127-132, 1979.
- GIOVANNETTI, M. Seasonal variation of vesicular-arbuscular mycorrhiza and endogonaceous spores in a maritime sand dune. Trans. Br. Mycol. Soc. 84(4):679-684, 1985.
- GIOVANNETTI, M. e MOSSE, B. An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in roots. New Phytol 84:489-500, 1980.

GRAHAM, J.H. Effects of citrus root exudates on germination of chlamydospores of the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus epigaeum*. Mycologia 74:831-835, 1982.

GRAHAM, J.H. Citrus mycorrhizae: Potential benefits and interactions with pathogens. HortScience 21(6):1302-1306. 1986.

GRAHAM, J.H.; HINDERMAN, R.G.; MENGE, J.A. Development of external hyphae by different isolates of mycorrhizal *Glomus* spp. in relation to colonization and growth of troyer citrange. New Phytol. 91:183-189, 1982.

GRAHAM, J.H.; LEONARD, R.T.; MENGE, J.A. Membrane-mediated decrease in root exudation responsible for phosphorus inhibition of vesicular-arbuscular mycorrhiza formation. Plant Physiol 68:548-552, 1981.

GRAHAM, J.H. e SYVERTSEN, J.P. Host determinants of mycorrhizal dependency of citrus rootstock seedlings. New Phytol 101:667-676, 1985.

GRAHAM, J.H.; SYVERTSEN, J.P.; SMITH, M.L. Water relations of mycorrhizal and phosphorus-fertilized non-mycorrhizal citrus under drought stress. New Phytol 105(3):411-419. 1987.

GRAHAM, J.H.; TIMMER, L.W.; FARDELMANN, M. Toxicity of fungicidal cooper in soils to citrus seedling and

vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. Phytopathology 76(1):66-70, 1986.

GUNASEKARAN, P.; SUNDARESAN, P.; UBALTHOOSE RAJA, N.; LAKSH, M.M. Effect of pH, temperature and nutrients on the germination of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus fasciculatum* "in vitro". Proc. Indian Acad. Sci. 97(3):231-234, 1987.

HALL, I.R. Endomycorrhizas of *Metrosideros umbellata* and *Weinmannia racemosa*. New Zealand Journal of Botany 13:463-472, 1975.

HALL, I.R. Taxonomy of Mycorrhizal Fungi. In: POWELL, C.L.; BAGYARAJ, D.J. VA Mycorrhiza CRC Press, 1984. 234p.

HALL, I.R. Taxonomy and Identification of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungi. Angew. Botanik 61:145-152, 1987.

HALL, I.R.; JOHNSTONE, P.D.; DOLBY, R. Interactions between endomycorrhizas and soil nitrogen and phosphorus on the growth of ryegrass. New Phytol 97:447-453. 1984.

HARDIE, K. The effect of removal of extraradical hyphae on water uptake by vesicular-arbuscular mycorrhizal plants. New Phytol 101(4):677-684, 1985.

- HARLEY, J.L. Problems of mycotrophy. In: SANDERS, F.E.; MOSSE, B.; TINKER, P.B. eds. Endomycorrhizas. Academic Press, 1975. p. 1-24.
- HARLEY, J.L. Salt uptake and respiration of exised beech mycorrhizas. New Phytol 87(2):325-332, 1981.
- HARLEY, J.L. e SMITH, S.E. Mycorrhizal Symbiosis. Academic Press, London, New York. 1983. 483p.
- HARRIS, D.; PACOVSKY, R.S.; PAUL, E.A. Carbon economy of soybean Rhizobium-Glomus associations - New Phytol 101:427-440, 1985.
- HARRIS, D. e PAUL, E.A. Carbon requirements of vesicular-arbuscular mycorrhizae. In: G. R. SAFIR ed. Ecophysiology of VA Mycorrhizal Plants. CRI. Press, 1987. p. 93-105.
- HAYMAN, D.S. Endogone spore numbers in soil and vesicular-arbuscular mycorrhiza in wheat as influenced by season and soil treatment. Trans. Brit. Mycol. Soc. 54:53-63, 1970.
- HAYMAN, D.S. Influence of soil and fertility on activity and survival of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungi. Phytopathology 72(8):1119-1125, 1982.
- HAYMAN, D.S. The physiology of vesicular-arbuscular endomycorrhizal symbiosis. Can. J. Bot. 61:944-963, 1983.
- HAYMAN, D.S. Methods for evaluating and manipulating vesicular-arbuscular mycorrhiza. In: Microbiological

methods for environmental biotechnology, Society for applied Bacteriology, 1984. p. 85-117.

HAYMAN, D.S.; DAY, J.M.; DYE, M. Preliminary observation on dual inoculation of white clover. In: GIANINAZZI-PEARSON, V.; GIANINAZZI, S. eds. Physiological and genetical Aspects of Mycorrhizae. INRA, 1986. p.467-473.

HAYMAN, D.S.; MORRIS, E.I.; PAGE, R.J. Methods for inoculating field crops with mycorrhizal fungi. Ann. Appl. Biol. 99:247-253, 1981.

HAYMAN, D.S. e MOSSE, B. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. I. Growth of Endogone inoculated plants in phosphate deficient soils. New Phytol 70:19-27. 1971.

HAYMAN, D.S. e MOSSE, B. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. III. Increased uptake of labile P from soil. New Phytol 71:41-47, 1972.

HAYMAN, D.S. e TAVARES, M. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. XV. Influence of soil pH on the symbiotic efficiency of different endophytes. New Phytol 100:367-377, 1985.

HECKMAN, J.R. e ANGLE, J.S. Variation between soybean cultivars in vesicular-arbuscular mycorrhiza fungi colonization. Agron. J. 79:428-430, 1987.

HEPPER, C.M. Techniques for studying the infection of plant by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi under axenic conditions. New Phytol 88:641-647, 1981.

HEPPER, C.M. Influence of age of roots on the pattern of vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in leek and clover. New Phytol 101(4):685-693, 1985.

HEPPER, C.M. e O'SHEA. J. Vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in lettuce (*Lactuca sativa*) in relation to calcium supply. Plant and Soil 82:61-68, 1984.

HEPPER, C.M. e WARNER, A. Role of organic matter in growth of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus in soil. Trans. Br. Mycol. Soc. 81(1):155-156, 1983.

HEROLD, A. Regulation of photosynthesis by sink activity. The missing point. New Phytol 86:131-144, 1980.

HERRERA, R.; MERIDA, T.; STARK, N.; JORDAN, C.F. Direct phosphorus transfer from leaf litter to roots. Naturwissenschaften 65:108-109, 1978.

HETRICK, B.A.D. Ecology of VA mycorrhizal fungi. In: POWELL, C.; BAGYARAJ, J.D. VA Mycorrhiza. CRC Press. 1984. p.35-55.

HETRICK, B.A.D.; BLOOM, J. The influence of host plant on production and colonization ability of

- vesicular-arbuscular mycorrhizal spores. Mycologia 78(1):32-36. 1986.
- HICKMAN, C.J. Fungal structure and organization. In: AINSWORTH, G.C.; SUSSMAN, A.S. ed. The Fungi. vol. I. Academic Press, New York, 1966. p.21-45.
- HILL, E.P. Uptake and translocation. 2. Translocation. In: AINSWORTH, G.C.; SUSSMAN, A.S. ed. The Fungi vol. I. Academic Press, New York, 1966. p.457-463.
- HIRREL, M.C.; GERDEMAN, J.M. Improved growth of onion (Allium cepa) and bell pepper (Capsicum annum) in saline soils by two vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. Soil Sci. Soc. Am. J. 44(3):654-655, 1980.
- HO, I. & TRAPPE, J.M. Translocation of ^{14}C from festuca plants to endomycorrhizal fungi. Nature 244:30-31, 1973.
- HO, I. & TRAPPE, J.M. Nitrate reducing capacity of two vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. Mycologia 67:886-888, 1975.
- HOGBERG, P. & PIEARCE, G.D. Mycorrhizas in Zambian trees in relation to host taxonomy, vegetation type and successional patterns. Journal of Ecology 74(3):775-785, 1986.
- HOPKINS, N.A. Mycorrhizae in a California serpentine grassland community. Can. J. Bot. 65(3):484-487, 1987.

- HOWELER, R.H. In: CIAT, Annual report. Cassava program. Colombia. 1980.
- HOWELER, R.H. e SIEVERDING, E. Potentials and limitations of mycorrhizal inoculation illustrated by experiments with field-grown cassava. Plant and Soil 75:245-261, 1983.
- IYER, J.G. Sorghum - Sudan green manure: Its effect on nursery stock. Plant and Soil 54:159-162, 1980.
- JAKOBSEN, I. Vesicular-arbuscular mycorrhiza in field-grown crops. III. Mycorrhizal infection and rates of phosphorus inflow in pea plants. New Phytol 104(4):573-581, 1986.
- JAKOBSEN, I. e NIELSEN, N.E. Vesicular-Arbuscular mycorrhiza in field-grown crops. I. Mycorrhizal infection in cereals and peas at various times and soil depths. New Phytol 93:401-413, 1983.
- JANOS, D.P. Mycorrhizae influence tropical succession. Biotropica 12:56-64, 1980.
- JANOS, D.P. VA Mycorrhizas in humid tropical ecosystems. In: SAIF, G. R. ed. Ecophysiology of VA mycorrhizal plants. CRC Press. 1987. p. 107-134.
- JAYMAN, T.C.Z. e SIVASUBRAMANIAM, S. Release of bound iron and aluminium from soils by the root exudates of tea

(*Camellia sinensis*) plants. J. Sci. Fd. Agric.
26:1895-1898, 1975.

JEANMARIE, C.; DEXHEIMER, J.; MARX, C.; GIANINAZZI, S.;
GIANINAZZI-PEARSON, V. Effect of vesicular-arbuscular
mycorrhizal infection on the distribution of neutral
phosphatase activities in root of cortical cells. J.
Plant. Phisiol. 119(4):285-293, 1985.

JOHNSON, C.R. e HUMMEL, R.L. Influence of mycorrhizae and
drought stress on growth of Poncirus - citrus seedlings.
Hortscience 20(4):754-755, 1985.

JOHNSON, C.R.; MENGE, J.A.; SCHUAB, S.S.; TING, I.P.
Interaction of photoperiod and vesicular-arbuscular
mycorrhizae on growth and metabolism of sweet orange. New
Phytol 90:665-669, 1982.

JONES, M.D. e HUTCHINSON, T.C. The effect of mycorrhizal
infection on the response of *Betula papyrifera* to nickel
and copper. New Phytol 102:429-442, 1986.

JURINAK, J.J.; DUDLEY, L.M.; ALLEN, M.F.; KHIGHT, W.G. The
role of calcium oxalate in the availability of phosphorus
in soils of semiarid regions: A thermodynamical study.
Soil Science 142(5):255-261, 1986.

KARUNARATNE, R.S.; BAKER, J.H.; BAKER, A.V. Benefits of
mycorrhizae to soybean grown on various regimes of

nitrogen nutrition. Journal of Plant Nutrition
10(8):871-886, 1987.

KARUNARATNE, R.S.; BAKER, J.H.; BARKER, A.V. Phosphorus uptake by mycorrhizal and nonmycorrhizal roots of soybean. Journal of Plant Nutrition 9(10):1303-1313, 1986.

KASPARI, H. Fine structure of the host-parasite interface in endotrophic mycorrhiza of tobacco. In: SANDERS, F.E.; MOSSE, B.; TINDER, P.B. (eds). Endomycorrhizas. Academic Press, London, New York, 1975. p. 325-334.

KIM, C & WEBER, D.J. Distribution of VA mycorrhiza on halophytes on inland salt playas. Plant and Soil 83:207-214, 1985.

KNYPL, J.S. Hormonal control of nitrate assimilation: Do phytohormones and phytochrome control the activity of nitrate reductase? In: HEWITT, E.J. & CUTTINGS, C.V. eds. Nitrogen assimilation in plants. Academic Press, New York, 1979. p. 541-556.

KOCK, K.E. & JOHNSON, C.R. Photosynthate partitioning in split-root citrus seedlings with mycorrhizal and nonmycorrhizal root systems. Plant Physiol 75:26-30, 1984.

KORMANIK, P.F. & MCGRAW. Quantification of vesicular-arbuscular mycorrhizae in plant roots. In: Methods and Principles of mycorrhizal research. Ed. N.C. SHENCK. American Phytopathol. Soc. p. 37-45, 1982.

- KOSKE, R.E. Distribution of VA mycorrhizal fungi along a latitudinal temperature gradient. Mycologia 79(1):55- 68, 1987.
- KOUGH, J.L. e GIANINAZZI-PEARSON, V. Physiological aspects of VA mycorrhizal hyphae in root tissue and soil. In: GIANINAZZI-PEARSON, V. e GIANINAZZI, S. eds. Physiological and genetical aspects of mycorrhizae. INRA. 1986. p.223-226.
- KRISHNA, K.R. e BAGYARAJ, D.J. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhiza and soluble phosphate on Abelmoscus esculentus (L.) Moench. Plant and Soil 64:209-213, 1982.
- KRISHNA, K.R.; SHETTY, K.G.; DART, P.S.; ANDREWS, D.J. Genotype dependent variation in mycorrhizal colonization and response to inoculation of pearl millet. Plant and Soil 86:113-125, 1985.
- KRUCKELHANN, H.W. Effects of fertilizers, soils, soil tillage, and plant species on the frequency of Endogone chlamydospores and mycorrhizal infection in arable soils. In. SANDERS, F.E.; MOSSE, B.; TINKER, P.B., eds. ENDOMYCORRHIZAS. Academic Press, 1975. p. 511-525.
- KUCEY, R.M.N. e PAUL, E.A. Carbon flow, photosynthesis, and N₂ fixation and nodulated faba beans (Vicia faba L.) Soil Biol. Biochem. 14:407-412, 1982.

- KWAPATA, M.B. & HALL, A.E. Effects of moisture regime and phosphorus on mycorrhizal infection, nutrient uptake and growth of cowpea (*Vigna unguiculata*). Fields Crops Res. 12(3):241-250, 1985.
- LAMBERT, D.H.; BAKER, D.E.; COLE, H. The role of mycorrhizae in the interactions of phosphorus with zinc, copper and other elements. Soil Sci. Soc. Am. J. 43:976-980, 1979.
- LAPEYRIE, F.; CHILVERS, G.A.; BHEM, C.A. Oxalic acid synthesis by the mycorrhizal fungus *Paxillus involutus* (BATSCH. EX. FR.) FR. New Phytol 106(1):139-146, 1987.
- LAUCHLI, A. Mechanisms of nutrient fluxes at membranes of the root surface and their regulation in the whole plant. In: Roots, nutrient and water influx, and plant growth, ASA n° 49, 1984. p. 1-25.
- LEWIS, D.H. Comparative aspects of the carbon nutrition of mycorrhizas. In: SANDERS, F.E.; MOSSE, B.; TINKER, P.B. (eds). Endomycorrhizas. Academic Press, London, New York, 1975. p.119-148.
- LI, C.; HONG, L.L. Nitrogen fixing (acetylene-reducing) bacteria associated with ectomycorrhizae of Douglas-fir. Plant and Soil 98(3):425-428, 1987.
- LONERAGAN, J.F.; GRUNES, D.L.; WELCH, R.M.; ADUAYI, E.A.; TENGAH, A.; LAZAR, V.A.; CARY, E.E. Phosphorus

Accumulation and toxicity in leaves in relation to zinc supply. Soil Sci. Soc. Am. J. 46:345-352, 1982.

LOPES, E.S. e FERNANDES, F.A. Endomicorrizas: Produção de inoculo e inoculação. In: Anais da I Reunião Brasileira sobre Micorrizas, Lavras, M.G. 1986 p.125-137.

LOPES, E.S.; OLIVEIRA, E.; DIAS, R.; SCHENCK, N.C. Occurrence and distribution of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in coffee (*Coffea arabica* L.) plantation in a central São Paulo State, Brasil. Turrialba 33:417-422, 1983.

LOPES, E.S.; OLIVEIRA, E.; NEPTUNE, A.H.L. Efeito de espécies de micorrizas vesicular-arbusculares em siratro (*Macroptilium antropurpureum*). Bragantia 39(17): 241-245, 1980.

LOUIS, I.; LIM, G. Spore density and root colonization of vesicular-arbuscular mycorrhizas in tropical soil. Trans. Br. Mycol. Soc. 88(2):207-212, 1987.

MAEDA, M The meaning of mycorrhiza in regard to systematic botany. Kumamoto Journal of Science, serie B, vol.3, pp.57-87, 1954.

MACHADO, E.C.; PEREIRA, A.R.; FAHL, J.I.; ARRUDA, H.V.; SILVA, W.J.; TEXEIRA, J.P.F. Análise quantitativa de crescimento de quatro variedades de milho em três densidades. Pesq. Agropec. Bras. 17:825-833, 1982.

- MALAJCZUK, N. The microflora of unuberized roots of *Eucalyptus calophylla* and *Eucalyptus marginata* seedlings grown in soil supressive and conductive to *Phytophthora cinnamomi*; 2. Mycorrhizal roots and associated microflora. Aust. J. Bot. 27(3):252-272, 1979.
- MALLOCH, D.W.; PIROZYNSKI, K.A.; RAVEN, P.H. Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbiosis in vascular plants. Proc. Natl. Acad. Sci. 77(4):2113- 2118, 1980.
- MANZZATTO, C.V. Acumulação de matéria seca e nutrientes em quatro híbrido de milho (*Zea mays* L.). Itaguaí. Tese de Mestrado - UFRRJ, 1987.
- MARCHANT, R. e MOORE, R.T. Lomasomes and plasmalemmasomes in fungi. Protoplasma 76:235-247, 1973.
- MARX, C.; DEXHEIMER, J.; GIANINAZZI-PEARSON, V.; GIANINAZZI, S. Enzimatic studies on the metabolism of vesicular-arbuscular mycorrhizas. IV. Ultracytoenzymological evidence (ATPase) for active transfer processes in the host-arbuscule interface. New Phytol 90:37-43, 1982.
- MAYO, K; DAVIS, R.E.; MOTTA, J. Stimulation of germination of spores of *Glomus versiforme* by spore-associated bacteria. Mycologia 78(3):426-431, 1986.
- McGEE, P. Mycorrhizal associations of plant species in a semiarid community. Aust. J. Bot. 34:585-593, 1986.

- MENGE, J.A. Effect of soil fumigants and fungicides on vesicular-arbuscular fungi. Phytopathology 72(8): 1125-1132, 1982.
- MENGE, J.A. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in agriculture. Can. J. Bot. 61:1015-1024, 1983.
- MENGE, J.A.; STEIRLE, D.; BAGYARAY, D.J.; JOHNSON, E.L.V.; LEONARD, R.T. Phosphorus concentrations in plants responsible for inhibition of mycorrhiza infection. New Phytol 80:575-578, 1978.
- MIKOLA, P. Tropical Mycorrhiza Research. Charendon Press, 1980. 270p.
- MIKOLA, P. Mycorrhizae under tropical stresses Angew. Botanik 61:15-23, 1987.
- MIRANDA, J.C.C. Influência de fungos endomicorrízicos inoculados a campo na cultura de sorgo e soja em solo sob cerrado. Rev. Bras. C. Solo. 6:19-23, 1982.
- MOJALLALI, H.; WEED, S.B. Weathering of micas by mycorrhizal soybean plants. Soil Sci. Soc. Am. J. 42:367-372, 1978.
- MOLDAU, H. e KAROLIN, A. Effect of the reserve pool on the relationship between respiration and photosynthesis. Photosynthetica 11:38-47, 1977.
- MOORE, P.D. Distribution of mycorrhiza throughout the British flora. Nature 327(5):100, 1987.

- MORANDI, D.; GIANINAZZI-PEARSON, V. Influence of mycorrhizal infection and phosphate nutrition on secondary metabolite contents of soybean roots. In: GIANINAZZI-PEARSON, V. GIANINAZZI, S. ed. Physiological and Genetical Aspects of Mycorrhizae. INRA, 1986, p. 787-791.
- MORSELT, A.F.W.; SMITS, W.T.M.; LIMONARD, T. Histochemical demonstration of heavy metal tolerance in ectomycorrhizal fungi. Plant and Soil 96:417-420, 1986.
- MOSSE, B. Growth and chemical composition of mycorrhizal and non-mycorrhizal apples. Nature, London, 179:922-924, 1957.
- MOSSE, B. Advances in the study vesicular-arbuscular mycorrhiza. Annu. Rev. Phytopathol. 11:171-196, 1973.
- MOSSE, B; HEPPEL, C.M. Vesicular-arbuscular mycorrhizal infections in root organ cultures. Physiol. Plant Pathol 5:215-223, 1975.
- MOSSE, B. e MUGNIER, J. Spore germination and viability of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus mosseae*. Trans. Br. Mycol. Soc. 88(3):411-417, 1987.
- MOSSE, B. e THOMPSON, J.P. Vesicular-arbuscular endomycorrhizal inoculum production. I. Exploratory experiments with bean (*Phaseolus vulgaris*) in nutrient flow culture. Can. J. Bot. 62:1523-1530, 1984.

- MUGNIER, J. e MOSSE, B. Spore germination and viability of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus mosseae*. Trans. Br. Mycol. Soc. 88(3):411-417, 1987.
- NELSEN, C.E. The water relations of vesicular-arbuscular mycorrhizal systems. In. SAFIR, G.R. ed. Ecophysiology of VA mycorrhizal plants. CRC Press. 1987. p. 71-91.
- NELSEN, C.E. e SAFIR, G.R. Increased drought tolerance of mycorrhizal onion plants caused by improved phosphorus nutrition. Planta 154:407-413, 1982.
- NEWMAN, E.I.; CHILD, R.D.; PATRICK, C.M. Mycorrhizal infection in grasses of Kenyan savanna. Journal of Ecology 74:1179-1183, 1986.
- NEWMAN, E.I.; REDDELL, P. The distribution of mycorrhizas among families of vascular plants. New Phytol 106(4):745-751, 1987.
- NICOLSON, T.H. Evolution of vesicular-arbuscular mycorrhizas. In: SANDERS F.E.; MOSSE, B.; TINKER, P.B. eds. Endomycorrhizas. Academic Press, 1975. p.25-34.
- NYE, P.H. Changes of pH across the rhizosphere of induced roots. Plant and Soil 61:7-26, 1981.
- OCAMPO, J.A.; MARTIN, J.; HAYMAN, D.S. Influence of plant interactions on vesicular-arbuscular mycorrhizal

infections. I. Host and non host plants grown together. New Phytol 84:27-35, 1980.

OJALA, J.C.; JARRELL, W.M.; MENGE, J.A.; JOHNSON, E.L.V.
Influence of mycorrhizal fungi on the mineral nutrition and yield of onions in saline soil. Agronomy J. 75:225-259, 1983.

OLIVER, A.J.; SMITH, S.E.; NICHOLAS, D.J.D.; WALLACE, W.
Activity of nitrate reductase in *Trifolium subterraneum*: Effects of mycorrhizal infection and phosphate nutrition. New Phytol 94:63-79, 1983.

OWUSU-BENNOAH, E. & MOSSE, B. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. XI. Field inoculation responses in barley, lucerne and onion. New Phytol 83:671-679, 1979.

PACOVSKY, R.S. & FULLER, G. Development of two endomycorrhizal symbiosis on soybean and comparison with phosphorus fertilization. Plant and Soil 95:361-377, 1986.

PACOVSKY, R.S.; PAUL, E.A.; BETHLENFALVAY, G.J. Response of mycorrhizal and P - fertilized soybeans to nodulation by *Bradyrhizobium* or ammonium - nitrate. Crop. Sci. 26(1):145-150, 1986.

PANG, P.C. & PAUL, E.A. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizae on carbon - 14 and nitrogen - 15 distribution

- in nodulated faba beans (*Vicia faba*). Can. J. Soil Sci. 60(2):241-250, 1980.
- PAULA, M.A., SIQUEIRA, J.O.; OLIVEIRA, L.H.; OLIVEIRA, E. Efetividade simbiótica relativa em soja de populações de fungos endomicorrizicos nativos e de isolados de *Glomus macrocarpum* e *Gigaspora margarita*. R. Bras. Ci. Solo 12:25-31. 1988.
- PELLET, D. e SIEVERDING, E. Host preferencial multiplication of fungal species of the endogonaceae in the field, demonstrated with weeds. In: GIANINAZZI-PEARSON, V. e GIANINAZZI, S. eds. Physiological and Genetical Aspects Mycorrhizae. INRA. 1986. p. 555-557.
- PEYRONEL, B.; FASSI, B.; FONTANA, A.; TRAPPE, J.M. Terminology of mycorrhizae. Mycologia 61:410-411, 1969.
- PHILLIPS, J.M. e HAYMAN, D.S. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. Trans. Br. Mycol. Soc. 55(1):158-161, 1970.
- PIROZYNSKI, K.A. e MALLOCH, D.W. The origin of land plants: A matter of mycotrophism. Biosystems 6:153-164, 1975.
- PLASSARD, C.; MARTIN, F.; MOUSAIN, D.; SALSAC, L. Physiology of nitrogen assimilation by mycorrhiza. In: GIANINAZZI-PEARSON, V.; GIANINAZZI, S. eds. Physiological and genetical aspects of mycorrhizae. INRA. 1986, p. 111- 120.

- PLENCHETTE, C.; FORTIN, J.A.; FURLAN, V. Growth responses of several plant species to mycorrhizae in a soil of moderate P-fertility. I. Mycorrhizal dependency under field conditions. Plant and Soil 70:199-209, 1983.
- POOLE, R.J. Energy coupling for membrane transport. Ann. Rev. Plant Physiol. 29:437-460, 1978.
- PORTER, W.M. The most probable number method for enumerating infective propagules of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soil. Aust. J. Soil Res. 17:515-519. 1979.
- PORTER, W.M.; ROBSON, A.D.; ABBOTT, L.K. Field survey of the distribution of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in relation to pH. J. Appl. Ecology 24(2):659-662, 1987.
- POSS, J.A.; POND, E.; MENGE, J.A.; JARRELL, W.M. Effect of salinity on mycorrhizal onion (*Allium cepa*) and tomato (*Lycopersicon esculentum*) in soil with out and with phosphate. Plant and Soil 88(3):307-320, 1985.
- POWELL, C.L. Development of mycorrhizal infections from Endogone spores and infected root segments. Trans. Br. Mycol. Soc. 60:439-445, 1976.
- POWELL, C.L. Effect of inoculum rate on mycorrhizal responses in pot. grown onion and clover. Plant and Soil 62:231-239, 1981.

POWELL, C.L.; BAGYARAJ, D.J. VA Mycorrhiza. CRC Press, 1984.
234p.

RABATIN, S.C. e STINNER, B.R. Arthropods as consumers of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. Mycologia 77(2):320-322, 1985.

RAJ, J.; BAGYARAJ, D.J.; MONJUNATH, A. Influence of soil inoculation with vesicular-arbuscular mycorrhiza and a phosphate dissolving bacterium on plant growth and ^{32}P - uptake. Soil Biol. Biochem. 13:105-108, 1981.

RAMOS, D.D.; CASTRO, A.F.; CAMARGO, M.N. Levantamento detalhado de solos da área da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Pesq. agropec. bras. 8:1-27, 1973.

RATNAYAKE, M.; LEONARD, R.T.; MENGE, J.A. Root exudation in relation to supply of P and its possible relevance to mycorrhizal formation. New Phytol 81(3):543-552, 1978.

READ, D.J. The biology of mycorrhiza in the Ericales. Can. J. Bot. 61:985-1004, 1983.

READ, D.J.; KOUCHEKI, H.K.; HODGSON, J. Vesicular-Arbuscular Mycorrhiza in natural vegetation systems. New Phytol 77:641-653, 1976.

READ, D.J. e STRIBLEY, D.P. Some mycological aspects of the biology of mycorrhiza in the Ericaceae. In: SANDERS, F.E.;

- MOSSE, B.; TINKER, P.B. (eds.) Endomycorrhizas. Academic Press, London, New York, 1975. p.105-118.
- REDENTE, E.F. e REEVES, F.B. Interactions between vesicular-arbuscular mycorrhiza and *Rhizobium* and their effect on sweetvetch growth. Soil Scienc 132(6):410-415. 1981
- REICH, P.B.; SCHOETTLE, A.W.; STROO, H.F.; TROIANO, J.; AMUNDSON, P.G. Effects of ozone, sulfur dioxide and acid rain on mycorrhizal infection in northern red oak (*Quercus rubra*) seedling. Can. J. Bot. 63(11):2049- 2055, 1985.
- RHODES, L.H. e GERDEMANN, J.W. Hyphal translocation and uptake of sulfur by vesicular-arbuscular mycorrhizae of anion. Soil Biol., Biochem. 10(5):355-360, 1978.
- RIVES, C.S.; BAJWA, M.I.; LIBERTA, A.E. Effects of topsoil storage during surface mining on the viability of VA-mycorrhiza. Soil Science 129(4):253-257, 1980.
- ROSE, S.L.; PERRY, D.A.; PILZ, D.; SCHOENBERGER, M.M. Allelopathic effects of litter on the growth and colonization of mycorrhizal fungi. Journal of Chemical Ecology 9(8):1153-1162, 1983.
- ROSS, J.P. e DANIELS, B.A. Hyperparasitism of In: SCHENCK, N.C. ed. endomycorrhizal fungi. In: N.C. SCHENCK. Methods and principles of mycorrhizal research. American Phytopathological Society. p. 55-59, 1982.

ROZEMA, J.; ARP, W.; VAN DIGGELEN, J.; VAN ESBROEK, M.; BROEKMAN, R., PUNT, H. Occurance and ecological significance of vesicular-arbuscular mycorrhiza in the salt marsh environment. Acta. Bot. Neerl. 35(4):457-467, 1986.

SACCO, J.C. Observações sobre *Sesbania punicea* (CAV.) Benth. Boletim Técnico do Instituto Agronômico do Sul 17:13-21, 1957.

SACCO, J.C. Ocorrência de micorriza em algumas invasoras. Boletim do Instituto de Ecologia e Experimentação Agrícolas 23:41-45, 1962.

SAIF, S.R. The influence of stage of host development on vesicular-arbuscular mycorrhizae and endogonaceous spores in field-grown vegetable crops. PAK. J. Bot. 9(2):119-128, 1977.

SAIF, S.R. Vesicular-Arbuscular Mycorrhizae in tropical forage species as influenced by season, soil texture, fertilizers, host species and ecotypes. Angew Botanik 60:125-139, 1986.

SAIF, S.R. Growth responses of tropical forage plant species to vesicular-arbuscular mycorrhizae. I. Growth, mineral uptake and mycorrhizal dependency. Plant and Soil 97:25-35, 1987.

- SAINZ, M.J.; FABREGAS, R.; ARINES, J. Vesicular-arbuscular mycorrhizas in Galicia(Spain) grasslands. AN. EDAFOL. AGROBIOL 43(3/4):651-658, 1984
- SALINAS, J.G.; SANZ, J.I.; SIEVERDING, E. Importance of vesicular-arbuscular mycorrhizae for phosphorus supply to pasture plants in tropical oxisols. Plant and Soil 84:347-360, 1985.
- SAME, B.J.; ROBSON, A.D.; ABBOTT, L.K. Phosphorus, soluble carbohydrates and endomycorrhizal infection. Soil Biol. Biochem. 15(5):593-597, 1983.
- SANDERS, F.E. e SHEIKH, N.A. The development of vesicular-arbuscular mycorrhizae infection in plant root systems. Plant and Soil 71:223-246, 1983.
- SANDERS, F.E. e TINKER, P.B. Mechanism of absorption of phosphate from soil by endogone mycorrhizas. Nature 233:278-279, 1971.
- SANDERS, F.E. e TINKER, P.B. Phosphate inflow into mycorrhizal roots. Pestic. Sci. 4:385-395, 1973.
- SANDERS, F.E.; TINKER, P.B.; BLACK, R.L.B.; PALMERLEY, S.M. The development of endomycorrhizal root systems I. Spread of infection and growth promoting effects with four species of vesicular-arbuscular endophyte. New Phytol 18:257-268, 1977.

- SCANNERINI, S. e BONFONTE-FASOLO, P. Ultrastructural cytochemical demonstrations of polysaccharides and proteins within the host-arbuscule interfacial matrix in an endomycorrhiza. New Phytol 83(1):87-94, 1979.
- SCANNERINI, S.; BONFONTE-FASOLO, P. Comparative ultrastructural analysis of mycorrhizal associations. Can. J. Bot. 61:917-943, 1983.
- SCHENCK, N.C. (ed.) Methods and Principles of Mycorrhizal Research. American Phytopathological Society. 244p., 1982.
- SCHENCK, N.C. e PEREZ, Y. Manual for the identification of VA-mycorrhizal fungi. INVAM. 1987. 244 pp.
- SCHENCK, N.C.; SPAIN, J.L.; SIEVERDING, E.; HOWELER, R.H. Several new and unreported vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi (ENDOGONACEAE) from Colombia. Mycologia 76(4):685-699, 1984.
- SCHLECHTE, G. Mycorrhizal flora of damaged forest stands. Z. Mykol. 52(1):225-232, 1986.
- SCHOENBECK, F. e DEHNE, H.W. The influence of endotrophic mycorrhiza on plant disease: 4. Fungal parasiter on aerial plants parts, Olpidium brassicae, T.M.V. Z. PFLANZENKR. PFLANZENSCHUTZ. 86(2):103-112, 1979.
- SCHOENBECK, F. e SHINZER, V. Investigations on the infection of endotrophic mycorrhiza of TMV lesion formation in

- Nicotiana tabacum* L. var Xanti-nc. Phytopathol. Z. 73:78-80. 1972.
- SCHUBERT, A. e HAYMAN, D.S. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. XVI. Effectiveness of different endophytes at different levels of soil phosphate. New Phytol. 103(1):79-90, 1986.
- SIEMONSMA, J.S. La culture du gombo (*Abelmoschus* spp.), legume-fruit tropica. Wageningen, Landbouwhogeschool, 1982. 277p.
- SIEVERDING, E. Possibilidades de aumentar la producción de yuca en suelos acidos de regiones montanosas con el uso de hongos micorrizicos. Suelos Ecuatoriales 14(1):190- 198, 1984.
- SIEVERDING, E. Aspectos basicos de la investigacion de la Micorriza Vesiculo-Arbuscular. In: SIEVERDING, E.; PRAPER, M.S.; OTERO, N.B. Investigaciones sobre Micorrizas en Colombia. 1985a.P.1-19.
- SIEVERDING, E. Influence of method of VA-Mycorrhizal inoculum placement on the spread root infection in field-grown cassava. Z.ACKER-UND PFLANZENBAU 154:161-170, 1985b.
- SIEVERDING, E. Influence of soil water regimes on VA mycorrhiza. IV. Effect on root growth and water relations of *Sorghum bicolor*. Journal of Agronomy and Crop Science. 157:36-42, 1986a.

SIEVERDING, E. VA Mycorrhizae in soils under cultivation in tropical America. In: Transaction, XIII. Congress of International Society of Soil Science, ISSS, 1986b. p. 840-852.

SIEVERDING, E. e LEIHNER, D.E. Influence of crop rotation and intercropping of cassava with legumes on VA mycorrhizal symbiosis of cassava. Plant and Soil 80:143-146, 1984.

SIEVERDING, E. e SAIF, S.R. VA Mycorrhiza management - A new low cost, biological technology for crop and pasture production on infertile soils ? In: CIAT Annual Review, 1984.

SIKORA, R.A. Interaction between plant nematodes, plant roots, and vesicular-arbuscular mycorrhizae. In: Biological and Chemical Interactions in the Rhizosphere. Proceedings, Stockholm, 1981, p. 20-23.

SIQUEIRA, J.O.; COLOZZI-FILHO, A.; OLIVEIRA, E.; FERNANDES, A.B.; FLORENCE, M.L. Micorrizas vesicular-arbuscular em mudas de cafeeiro produzidas no sul do Estado de Minas Gerais. Pesq. Agropec. Bras. 22(1):31-38, 1987.

SIQUEIRA, J.O. e FRANCO, A.A. Biotecnologia do solo. Fundamentos e Perspectivas. MEC-ESAL-FAEPE-ABEAS, 1988. 235pp.

SIQUEIRA, J.O.; HUBBELL, D.H.; SCHENCK, N.C. Spore germination and germ tube growth of a vesicular-

- arbuscular mycorrhizal fungus "in-vitro". Mycologia 74(6):952-959, 1982.
- SIQUEIRA, J.O.; HUBBELL, D.H.; VALLE, R.R. Effects of phosphorus on formation of the vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. Pesq. Agropec. Bras. 19(12):1465-1474, 1984a.
- SIQUEIRA, J.O.; HUBBELL, D.H.; KIMBROUGH, J.W.; SCHENCK, N.C. *Stachybotrys chartarum* antagonistic to azygospores of *Gigaspora margarita* "in vitro". Soil Biol Biochem. 16(6):679-681, 1984b.
- SINGH, C.P.; MISHRA, M.M.; KAPOOR, K.K. Solubilization of insoluble phosphates by mesophylic fungi. Rev. Ecol. Biol. Soc. 19(1):17-25, 1982.
- SMITH, S.E. Mycorrhizas of autotrophic higher plants. Biological Reviews 55:475-510, 1980.
- SMITH, S.E. e GIANINAZZI-PEARSON, V. Physiological interactions between symbionts in vesicular-arbuscular mycorrhizal plants. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology 39:221-224, 1988.
- SMITH, S.E.; St. JOHN, B.J.; SMITH, F.A.; NICHOLAS, D.J.D. Activity of glutamine syntetase and glutamate dehydrogenase in *Trifolium subterrauneum* L. and *Allium cepa* L. : Effects of mycorrhizal infection and phosphate nutrition. New Phytol. 99:211-227, 1985.

- SMITH, S.E.; TESTER, M. WALKER, N.A. The development of mycorrhizal root systems in *Trifolium subterraneum* L.: Growth of roots and the uniformity of spatial distribution of mycorrhizal infections units in young plants. New Phytol 103:117-131, 1986.
- SNELGROUE, R.C.; SPLITTSTOESSER, W.E.; STRIBLEY, D.F.; TINKER, P.B. The distribution of carbon and the demand of the fungal symbiont in leek plants with vesicular-arbuscular mycorrhizas. New Phytol 92:75-87, 1982.
- St. JOHN, B.J.; SMITH, S.E.; NICOLAS, D.J.D.; SMITH, F.A. Enzymes of ammonium assimilation in the mycorrhizal fungus *Pezizella ericae* Read. New Phitol. 100(4):579- 584, 1985.
- St. JOHN, T.V. A survey of mycorrhizal infection in an Amazonian rain forest. ACTA Amazonica 10(3):527-533, 1980.
- St. JOHN, T.V. e COLEMAN, D.C. The role of mycorrhizae in plant ecology. Can J. Bot. 61:1005-1014, 1983.
- STRAKER, C.I. e MITCHELL, D.T. Kinetic characterization of a dual phosphate uptake system in the endomycorrhizal fungus of *Erica hispidula* L. New Phytol. 106(1):129-137, 1987.
- STRIBLEY, D.P. Mineral nutrition. In: G. R. SAFIR ed. Ecophysiology of VA mycorrhizal plants. CRC Press. 1987. p.59-70.

- STRIBLEY, D.P.; TINKER, P.B.; RAYMER, J.H. The relation of internal phosphorus concentration and plant weight in plant infected by vesicular-arbuscular mycorrhizas. New Phytol 86:261-266, 1980.
- STROO, H.F. e ALEXANDER, M. Effect of simulated acid rain on mycorrhizal infection of *Pinus strobus*. Water Air Soil Pollut. 25(1):107-114, 1985.
- STRULLU, D.G.; HARLEY, S.L.; GOURRET, J.P.; GARREC, J.P. Ultra-structure and microanalysis of the endomycorrhizas of *Fagus sylvaticus*. New Phytol 92:333-343, 1982.
- STUBBLEFIELD, S.P.; TAYLOR, T.N.; MILLER, C.E. Studies of Paleozoic fungi: 4. Wall ultrastructure of fossil endogonaceous chlamydospores. Mycologia 77(1):83-96, 1985.
- SUBBA-RAD, N.S.; TILAK, K.U.B.R.; SINGH, C.H. Dual inoculation with *Rhizobium* sp. and *Glomus fasciculatum* enhances nodulation yield and nitrogen fixation in chickpea (*Cicer arietinum* Linn.) Plant and Soil 95:351-359, 1986.
- SYLVIA, D.M. Activity of external hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. Soil Biol. Biochem. 20(1):39-43, 1988.
- TEDESCO, J.M. Extração simultânea de N, P, K, Ca, Mg, em tecido de plantas por digestão por H₂O₂ - H₂SO₄. Porto Alegre, Departamento de Solos, Faculdade de Agronomia, UFRGS, 23p. 1982 (Informativo Interno, 1).

- TESTER, M.; SMITH, S.E.; SMITH, F.A. The phenomenon of "Non-mycorrhizal" plants. Can. J. Bot. 65(3):419-437, 1987.
- TEWS, L.L. e KOSKE, R.E. Toward sampling strategy for vesicular-arbuscular mycorrhizas. Trans. Br. Mycol. Soc. 87(3):353-358, 1986.
- THOMAS, G.V. e GHAI, S.K. Genotype dependent variation in vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization of coconut seedlings. Proc. Indian Acad. Sci. 97(4):289-294, 1987.
- THOMAZINI, L.I. Mycorrhiza in plants of the cerrado. Plant and soil 41(3):707-711, 1974.
- TIMMER, L.W. e LEYDEN, R.F. The relationship of mycorrhizal infection to phosphorus-induced copper deficiency in sour orange (*Citrus aurantium*) seedlings. New Phytol 85(1):15-24, 1980.
- TINKER, P.B. The soil chemistry of phosphorus and mycorrhizal effects on plant growth. In: SANDERS, F.E.; MOSSE, B.; TINKER, P.B. eds. Endomycorrhizas. Academic Press 1975. p. 353-371.
- TOMMERUP, I.C. Persistence of infectivity by germinated spores of VAM fungi in soil. Trans. Br. Mycol. Soc. 82(2):275-282, 1984.

- TOTH, R.; MILLER, R.M. Dynamics of arbuscule development and degeneration in a *Zea mays* mycorrhiza. Am. J. Bot. 71:449-460, 1984.
- TRAPPE, J.M. Selection of fungi for ectomycorrhizal inoculation in nurseries. Ann. Rev. Phytopathol. 15:203-222, 1977.
- TRAPPE, J.M. Phylogenetic and ecologic aspects of mycotrophy in the angiospermes from an evolutionary standpoint. In. SAFIR, G.R. ed. Ecophysiology of VA Mycorrhizal Plants. CRC Press, 1987. p.5-25.
- TRAPPE, J.M.; SCHENCK, N.C. Taxonomy of the fungi forming Endomycorrhizae. A. Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungi (Endogonales). In: N.C. SCHENCK ed. Methods and Principles of Mycorrhizal Research. American Phitopathological Society. 1982. p.1-10.
- TRAPPE, J.M.; MOLINA, R.; CASTELLANO, M. Reactions of mycorrhizal fungi and mycorrhiza formation to pesticides. Ann. Rev. Phytopathol. 22:331-359, 1984.
- TRUFEM, S.F.B.; BONONI, V.L. Vesicular-arbuscular mycorrhizae in crop plants from "cerrado" areas. RICKIA 12(10):165-187, 1985.
- TRUJILLO, S.T. e SIEVERDING, E. Evaluacion cuantitativa y cualitativa de hongos formadores de micorriza vesiculo-

- arbuscular en la region de Mondomo, Colombia. Suelos Ecuatoriales. 16(1):122-129, 1986.
- VAN NUFFELEN, M. e SCHENCK, N.C. Spore germination, penetration, and root colonization of six species of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on soybean. Can. J. Bot. 62:624-628, 1984.
- WALKER, N.A. e SMITH, S.E. The quantitative study of mycorrhizal infection. II. The relation of rate of infection and spread of fungal growth to propagule density, the mean length of the infection unit and the limiting value of the fraction of the root infected. New Phytol 96:55-69, 1984.
- WARNER, A. Colonization of organic matter by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. Trans. Br. Mycol. Soc. 82(2):352-354, 1984.
- WHITE, J.A. e BROWN, M.F. Ultrastructure and X-ray analysis of phosphorus granules in a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus. Can. J. Bot. 57(24):2812-2818, 1979.
- WILSON, J.M. Competition for infection between vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. New Phytol 97:427-435, 1984a.
- WILSON, J.M. Comparative development of infection by three vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. New Phytol. 97:413-426, 1984b.

WILSON, J.M. e TRINICK, M.J. Infection development and interactions between vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. New Phytol 93:543-553, 1983.

WOOLHOUSE, H.W. Membrane structure and transport problems considered in relation to phosphorus and carbohydrate movements and the regulation of endotrophic mycorrhizal associations. In: SANDERS, F.E.; MOSSE, B.; TINKER, P.B. eds. Endomycorrhizas. Academic Press. 1975. p. 209-239.

YOUNG, C.C.; JUANG, T.C.; GUO, H.Y. The effects of inoculation with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on soybean yield and mineral phosphorus utilization in subtropical soils. Plant and Soil 95:245-253, 1986.

ZAJICEK, J.M.; e HETRICK, B.A.D.; ALBRECHT, M.L. Influence of drought stress and mycorrhizae on growth of two native forbs. J. Am. Soc. Hort. Sci. 112(3):454-459, 1987.

ZAMBOLIM, L.; SIQUEIRA, J.O. Importância e potencial das associações micorrízicas para a agricultura. In: Serie Documentos nº 26, Epamig. 1985, pp. 36.