

MICORRIZAS

Adriana P.D. Silveira⁽¹⁾

INTRODUÇÃO

A micorriza é uma associação mutualística, na qual as raízes das plantas vasculares são invadidas por fungos específicos, ocorrendo uma perfeita integração morfológica e funcional entre os simbiontes. Trata-se de uma simbiose praticamente universal, não só pelo grande número de plantas suscetíveis à micorrização, como também por sua ocorrência generalizada na maioria dos *habitats* naturais (6).

Os fungos formadores de micorriza são habitantes comuns do solo e, colonizando as raízes, estabelecem uma série de inter-relações biotróficas: a planta fornece substrato energético ao fungo, e este, através da rede de hifas externas, capta nutrientes da solução do solo e os transfere à planta hospedeira. Tais associações são tão frequentes, que plantas não micorrizadas constituem uma exceção na natureza, o que implica dizer que as plantas não possuem raízes, mas sim micorrizas (30). Portanto, esta simbiose desempenha um papel importante na evolução e sobrevivência das plantas e contribui, de forma efetiva, para a produção vegetal.

Com base nas características morfológicas e anatômicas, diferentes tipos de micorrizas podem ser agrupados em três grandes grupos: ectomicorriza, endomicorriza e ectendomicorriza (Quadro 1).

Nas ectomicorrizas, a raiz do hospedeiro é recoberta externamente por um manto espesso de hifas, e a penetração do micélio interno no córtex da raiz é sempre intercelular, formando a chamada rede de Hartig (Capítulo 21).

⁽¹⁾ Seção de Microbiologia do Solo, Instituto Agrônomo de Campinas (IAC). Caixa Postal 28, CEP 13.001, Campinas, S.P.

As endomicorrizas caracterizam-se pela ausência do manto de hifas ao redor das raízes, mas com penetração inter e intracelular do micélio interno nas células do córtex. São representadas por três tipos distintos:

a) **Ericóide** - micorriza formada por espécies dos gêneros: *Calluna*, *Rhododendron*, *Erica* e *Vaccinium* da família Ericaceae. As células corticais e epidérmicas das raízes muito finas são invadidas quase que totalmente pela hifa fúngica formando pelotões. Até o momento, o único endófito reconhecido como formador de micorriza ericóide é o ascomiceto *Pezizella ericae*, apesar de haver evidências de que outros fungos também o façam (25).

b) **Orquídoide** - considerada como uma das mais complexas interações simbióticas, onde o balanço dinâmico entre os simbiontes permite que o fungo invada progressivamente o tecido da planta, enquanto esta faz uso dos metabólitos fúngicos, de forma parcial ou total. Uma quebra nesse balanço

Quadro 1. Principais características dos diferentes tipos de micorriza

	Ectomicrorriza	Endomicorrizas			Ectendomicorriza	Arbutóide	Monotrópicoide
		Vesículo arbuscular	Ericóide	Orquídoide			
Hifa intercelular	+	+	+	+	+	+	+
Hifa intracelular	-	+	+	+	+	+	+
Presença de manto fúngico	+	-	-	-	- ou +	+	+
Rede de Hartig	+	-	-	-	+	+	+
Formação de pelotões	-	+	+	+	+	+	-
Presença de arbúsculos	-	+	-	-	-	-	-
Presença de vesículas	-	+ (-)	-	-	-	-	-
Alteração na morfologia da raiz	+	-	-	-	+	+	+
Fungo septado	+	-	+	+	+	+	+
Fungo não septado	(+)	+	-	-	-	-	-
Taxon do fungo	Basídio Asco Zygo	Zygo	Asco (Basídio)	Basídio	Basídio Asco?	Basídio	Basídio
Hospedeiro	Gymno Angio	Bryo Pterido Gymno Angio	Ericales	Orchidaceae	Gymno Angio	Ericales	Monotropaceae

+ : presente, - : ausente.

acarreta a eliminação da micorriza ou a mudança da relação para parasitismo. A plântula de orquídea é totalmente dependente do fungo micorrizico, que, invadindo o córtex da raiz, intracelularmente, fornece carboidratos e minerais à planta (78). Os fungos envolvidos são principalmente do gênero *Rhizoctonia* e basidiomicetos, tais como *Armillaria*, *Marasmius* e *Fomes*.

c) **Vesículo-arbuscular (VA)** - de ocorrência praticamente universal nas mais variadas ordens e famílias de plantas superiores e inferiores, de forma generalizada no ambiente terrestre (30). Nesta, a penetração do fungo ocorre intra e intercelularmente no córtex da raiz, havendo formação de estruturas típicas: vesículas e arbúsculos (Figura 1).

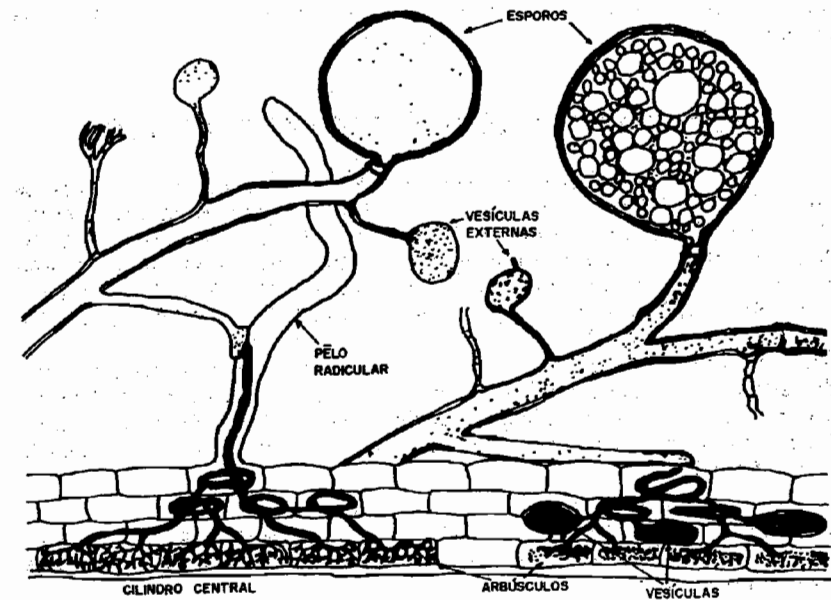


Figura 1. Aspecto geral de uma micorriza vesículo-arbuscular (Nicolson (51)).

A ectendomicorriza é uma forma de transição entre a ecto e a endomicorriza. As raízes da planta hospedeira são recobertas externamente pelo manto de hifas, que pode ser reduzido ou mesmo ausente, a rede de Hartig é bem desenvolvida e a penetração do micélio é intra e intercelular. A micorriza *Mono-*

tropóide possui um manto fúngico bem desenvolvido e ocorre em membros aclorofilados da sub-família Monotropoideae da família Ericaceae, envolvendo basidiomicetos do gênero *Boletus*. Já a micorriza *Arbutóide* possui manto, hifa externa e uma rede de Hartig bem desenvolvida, sendo que a penetração intracelular forma intensa infecção na forma de pelotões. Ocorre em espécies da família Pyrolaceae e Ericaceae, tendo como microssimbionte, fungos que, em geral, formam ectomicorrizas como *Amanita*, *Cortinarius* e *Boletus* (25, 35).

Na natureza, ainda se observa que certas plantas nunca, ou raramente, formam associações micorrízicas, podendo ocorrer o crescimento de hifas do fungo micorrízico na superfície da planta, mas não a sua penetração. Por outro lado, também há plantas que podem apresentar mais de uma forma de micorriza, como o *Eucalyptus* spp, *Populus* spp, carvalho e outras árvores que formam, ao mesmo tempo, ecto e endomicorriza.

ENDOMICORRIZA VESÍCULO-ARBUSCULAR

A micorriza vesículo-arbuscular (MVA) é a mais comum entre as micorrizas, ocorrendo, principalmente, nas culturas de importância econômica. No emprego de tais associações, têm despertado grande interesse as constatações de que a simbiose: aumenta a absorção de nutrientes, em especial o fósforo; é mais eficiente em solos de baixa fertilidade, a exemplo dos solos tropicais; aumenta a eficiência da adubação fosfática, permitindo o uso de fosfatos de baixa solubilidade; e atua como agente de controle biológico de doenças e pragas. Apesar disso, a possibilidade de sua utilização mais imediata se restringe à recuperação de áreas degradadas ou inoculação comercial de culturas que passam por uma fase em viveiro. Isso ocorre pelo fato de que a produção de inoculantes dos fungos micorrízicos vesículo-arbusculares é ainda deficiente, pois estes não são cultiváveis em meio artificial.

A adequação das práticas agrícolas, buscando um manejo da associação que lhe propicie expressar todo seu potencial, é objetivo final da pesquisa sobre a MVA, o que, sem dúvida, reverterá em benefícios significativos para a agricultura.

MORFOLOGIA E FORMAÇÃO DA MVA

MVA resulta da colonização de raízes finas das plantas por fungos do solo pertencentes à família Endogonaceae. A penetração do fungo se restringe ao córtex da raiz não atingindo a endoderme. As raízes micorrizadas não são distinguidas das não micorrizadas pela simples observação macroscópica, porque não ocorre alteração morfológica da raiz, embora em algumas plantas (por exem-

plo, cebola e milho), a raiz possa apresentar uma cor amarelada nas regiões fortemente infectadas. É formada, basicamente, por três componentes: as raízes hospedeiras, as hifas do fungo no interior das raízes e as hifas externas que se desenvolvem para além da rizosfera. O processo de formação da MVA (Figura 2) pode ser dividido em cinco fases (7).

ATIVAÇÃO DOS PROPÁGULOS DO FUNGO

Existem no solo três tipos de propágulos que, apesar de diferirem quanto à capacidade de sobrevivência e potencial infectivo, são formas de inóculo capazes de originar a simbiose.

Esporos de resistência - podem persistir no solo por períodos longos, germinando quando as condições se mostram favoráveis. Estes esporos passam por um período de repouso, que pode durar várias semanas em solo úmido, mas que é abreviado em solo seco. Fatores desconhecidos do solo estimulam a germinação de esporos, enquanto que outros, como manganês (37), alumínio (69), ion cloreto e sódio (38), podem desempenhar um papel fungistático. O pH e a temperatura são também importantes, sendo que as espécies, em geral, germinam melhor em condições semelhantes àquelas de onde foram isoladas (62).

Fragmentos de raiz micorrizada - há evidências de que a infecção por pedaços de raiz obtidos de plantas micorrizadas é mais rápida do que por esporos (56); A viabilidade deste tipo de inóculo depende da idade e da capacidade metabólica do fragmento de raiz, bem como da presença de vesículas intra-radiculares.

Hifas do fungo - o solo pode conter uma quantidade apreciável de micélio que, possuindo capacidade infectiva, é também capaz de colonizar a raiz. Apesar de possuírem um limitado crescimento no solo, independente da raiz, sua sobrevivência é mantida em presença da matéria orgânica do solo, que atua como substrato na ausência do hospedeiro (48).

CRESCIMENTO DO FUNGO ATÉ A RAIZ E AÇÃO DA RIZOSFERA

Apesar de ainda haver dúvidas a respeito do efeito da rizosfera no direcionamento inicial da hifa, já é reconhecido o seu papel em estimular o crescimento do fungo, quando encontra a raiz de um hospedeiro (56). A causa desse estímulo rizosférico deve-se, provavelmente, aos exsudatos radiculares, que agiriam diretamente sobre o micélio do fungo ou alterariam a permeabilidade da membrana das células radiculares, facilitando a penetração da hifa. Além disso, é possível que microrganismos habitantes da rizosfera também afetem o desenvolvimento do fungo.

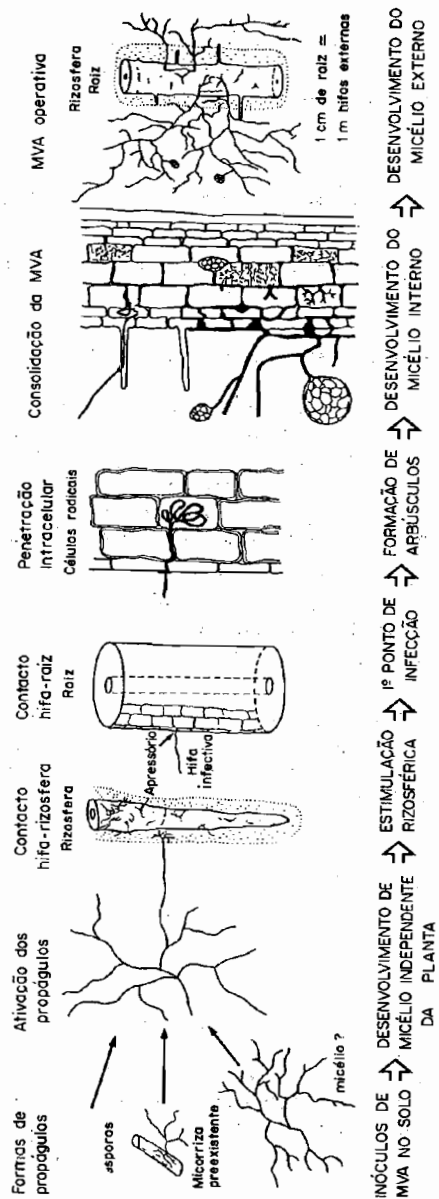


Figura 2. Sequência dos eventos no processo de formação de uma micorriza vesículo-arbuscular (MVA). (Barea et al., (7).

PENETRAÇÃO DA HIFA E INÍCIO DA INFECÇÃO

Ao contactar a raiz de um hospedeiro suscetível, o fungo pode formar um apressório e penetrar imediatamente, ou ter um crescimento micelial na superfície radicular antes de infectá-la (36), dependendo do tipo de propágulo. O fungo não penetra por lugares danificados da raiz e nem onde o córtex está partido pela emergência de uma raiz lateral, indicando que necessita de um sítio fisiologicamente funcional para a penetração. Uma vez ocorrido o primeiro ponto de entrada, a raiz torna-se mais suscetível à formação de novos pontos de infecção (58).

DESENVOLVIMENTO DA FASE INTRA-RADICAL OU COLONIZAÇÃO DA RAIZ

O crescimento do micélio dentro da raiz restringe-se ao córtex, e as ramificações das hifas ocorrem inter e intracelularmente. Hifas intracelulares, freqüentemente colonizam as camadas mais externas do córtex, enquanto as hifas intercelulares ocorrem nas camadas intermediárias do córtex (11).

A distância percorrida pela hifa no interior da raiz, a partir de um ponto de entrada, denomina-se unidade de infecção, o qual pode oscilar desde 0.5 até vários centímetros (7). A região colonizada da raiz não apresenta um aspecto contínuo, e tanto a velocidade de propagação como o nível de infecção dependem da combinação hospedeiro-endófito (36).

Poucos dias após o início da infecção, a hifa intracelular da camada mais interna do córtex sofre repetidas divisões dicotômicas, formando um sistema complexo de hifas ramificadas, chamado de *arbusculo*. Os arbuscúlos envolvidos por uma plasmalema intacta do hospedeiro são os sítios preferenciais de intercâmbio de metabólitos entre os simbioss, com alta atividade fisiológica. São bastante vacuolados, encontrando-se grande concentração de grânulos de polifosfatos, grânulos de glicogênio e de lipídios. As células invadidas sofrem transformações, desaparece o amido e os núcleos aumentam de tamanho, podendo até ocorrer divisão nuclear. Arbuscúlos têm período funcional entre 4 a 15 dias e, com sua degeneração, a célula hospedeira recupera a atividade normal.

As hifas intra-radiciais também se diferenciam em *vesículas*, que são estruturas ovais ou arredondadas, ocupando posição terminal ou intercalar na hifa. Podem ser inter ou intracelulares e ocupam as camadas internas e externas do córtex. Possuem a parede fina, que, no entanto, pode, às vezes, se espessar, transformando-se em clamidosporos. As vesículas, em geral, são produzidas em regiões mais antigas da infecção e são consideradas estruturas de armazenamento do fungo, contendo grande quantidade de lipídios. Pelo fato de o número de vesículas freqüentemente aumentar em raízes velhas ou mortas, sugere-se que também desempenham um papel como órgãos de repouso e de

propagação do fungo (11). Estas vesículas internas são produzidas por todos os fungos formadores de MVA, com exceção dos gêneros *Gigaspora* e *Scutellospora*.

DESENVOLVIMENTO DO MICÉLIO EXTERNO

Simultaneamente à propagação intra-radical do fungo, as hifas de penetração se ramificam exteriormente. O micélio externo desempenha um importante papel no sistema micorrízico, porque constitui uma estrutura de absorção adicional da raiz, capacitando a planta para obter nutrientes, que, de outra forma, não lhe seriam acessíveis.

O desenvolvimento e a propagação da hifa externa depende, principalmente, do tipo de solo, do hospedeiro e do fungo. O micélio externo liga-se ao micélio intra-radical, podendo haver correlação entre a sua quantidade e a taxa de colonização da raiz (72).

No micélio externo podem ser formadas células auxiliares isoladas ou agrupadas, cuja função ainda não se conhece, e grandes esporos de resistência de parede espessa. Estes esporos podem sobreviver no solo por meses, e talvez até por anos (48), e sua germinação reinicia um novo ciclo da simbiose.

OCORRÊNCIA E DISTRIBUIÇÃO

A maioria das plantas, desde as Briófitas e Pteridófitas até as Gimnospermas e Angiospermas forma MVA, a qual ocorre em praticamente todas as famílias de plantas, com exceção daquelas exclusivamente ectomicorrízicas, Pinaceae e Cupuliferae, ou das que possuem associações específicas como as Ericales e Orquidaceae. Também não formam MVA as famílias Commelinaceae, Cyperaceae e Juncaceae das monocotiledóneas, e várias famílias das dicotiledóneas como, Brassicaceae, Fumariaceae e Urticaceae. Por outro lado, é encontrada na maior parte das espécies importantes para a agricultura, principalmente as que ocorrem nas famílias Solanaceae, Gramineae e Leguminosae.

No Brasil, já há um número considerável de relatos de ocorrência e efeito da MVA em diversas culturas, como café (5, 14, 19, 40, 67), citros (17), sorgo (47), milho (28), feijão (59, 64, 65), soja (15, 16, 53, 68), videira (27), seringueira (12, 41), plantas ornamentais (33, 66, 76), forrageiras tropicais (42, 55), cana-de-açúcar (3, 4), cacau (26) e outras. Essa associação é encontrada em todo ambiente terrestre, desde as regiões polares até os trópicos. Apesar disso, observa-se que endófitos que predominam em determinada área podem não estar presentes em outras. Inúmeros são os trabalhos de levantamento, que vêm sendo realizados em muitas partes do mundo (48). Tais observações também já foram realizadas em diferentes ecossistemas brasileiros, como floresta tropical (29, 71), cerrado (13) e dunas e restinga (75).

O FUNGO MICORRÍZICO

Os fungos formadores de MVA pertencem à classe dos Zygomycetes, ordem Endogonales e família Endogonaceae. O gênero tipo da família, *Endogone*, contém espécies que formam ectomicorrizas ou são saprófitas, e, portanto, não está incluído entre os formadores de MVA, os quais pertencem aos gêneros: *Glomus*, *Sclerocystis*, *Acaulospora*, *Entrophospora*, *Scutellospora* e *Gigaspora*, identificados pelas características e modo de formação dos esporos. (Quadro 2, Figura 3).

Quadro 2. Principais diferenças entre os gêneros de fungos formadores de MVA

Características	<i>Glomus</i>	<i>Sclerocystis</i>	<i>Acaulospora</i>	<i>Entrophospora</i>	<i>Gigaspora</i>	<i>Scutellospora</i>
Produz clamidosporo	+	+	-	-	-	-
Produz azigosporo	-	-	+	+	+	+
Esporos ectocárpicos	+	-	+	+	+	+
Esporos em esporocarpo	+	+	-	-	-	-
Hifa de sustentação persistente	+	-	-	-	+	+
Presença de bulbo	-	-	-	-	+	+
Formação de sáculo esporífero	-	-	+	+	-	-
Produção de células auxiliares	-	-	-	-	+	+

+ : presente, - : ausente.

Glomus Tul. & Tul. forma clamidosporos ectocárpicos isolados ou em esporocarpos, em hifa de sustentação reta ou afunilada, a qual permanece ligada ao esporo na maturidade.

Sclerocystis Berk. & Br. produz clamidosporos dispostos lado a lado numa só camada que se irradia de um plexo hifálico central, em esporocarpo.

Acaulospora Gerd. & Trap. forma azigosporos ectocárpicos, produzidos lateralmente sobre o pedúnculo de uma grande vesícula terminal, chamada de sáculo esporífero (77), a qual se separa do esporo maduro.

Entrophospora Ames & Schn. forma azigosporos ectocárpicos, que são produzidos no interior do sáculo esporífero, o qual se esvazia para formar o esporo logo abaixo, na mesma hifa de sustentação.

Gigaspora Gerd. & Trap. distingue-se por produzir azigosporos ectocárpicos, que se formam terminal ou lateralmente sobre uma hifa, a qual se dilata em uma célula bulbosa suspensora (bulbo). Os esporos são de estrutura

relativamente simples e possuem um único grupo de paredes, através do qual o tubo germinativo emerge.

Scutellospora Walker & Sanders também forma azigosporos ectocárpicos sobre uma célula bulbosa suspensora. Os esporos possuem uma estrutura

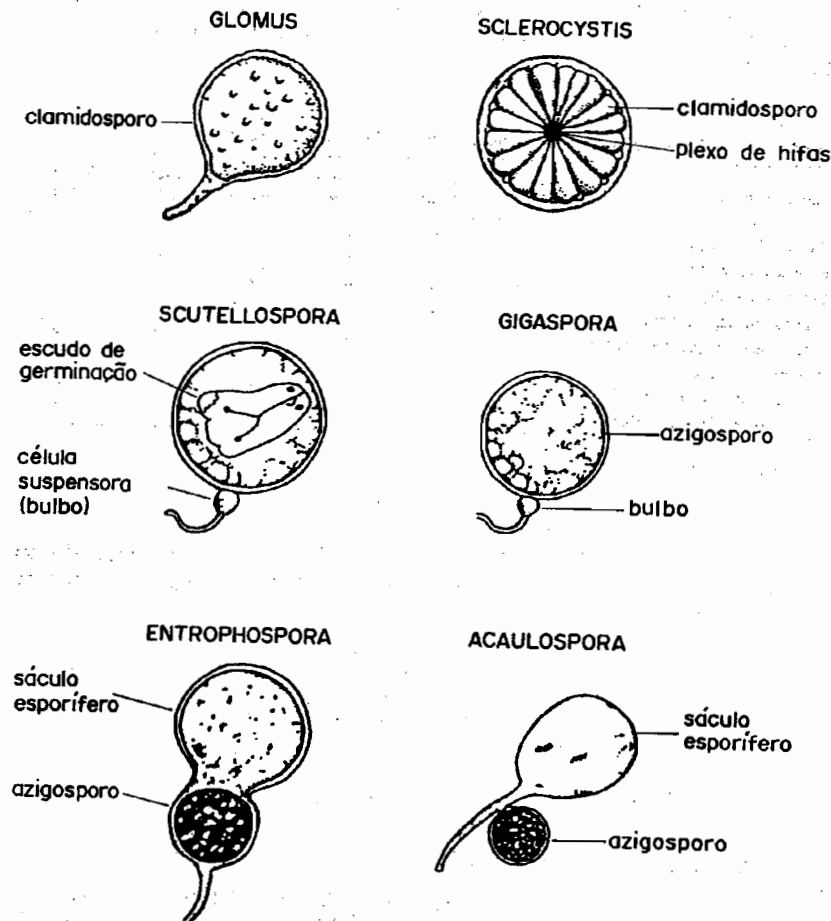


Figura 3. Esquema dos esporos dos gêneros de fungos micorrízicos vesículo-arbusculares (60).

de parede complexa, e o tubo germinativo emerge de uma estrutura denominada escudo de germinação.

O fato de esses fungos não serem ainda cultivados *in vitro* torna difícil sua identificação e classificação, acarretando dúvidas sobre a verdadeira posição sistemática de alguns. A classificação a nível de espécie é baseada em características como: ausência ou presença de esporocarpo, tamanho e forma do esporo, cor e aparência em água sob microscópio de dissecação, forma e comprimento da hifa de sustentação, natureza da ornamentação da parede, estrutura e espessura da parede e outros (77). Para a identificação desses fungos existem chaves a nível de espécie, tais como de Trappe (74), Hall (34), Schenck e Pérez (60).

EFEITO DA MICORRIZA VESÍCULO-ARBUSCULAR

Os efeitos benéficos da MVA têm sido repetidamente demonstrados nas mais variadas condições e espécies vegetais. Paralelamente, tem-se desviado grande atenção para os processos fisiológicos envolvidos, na tentativa de esclarecer os mecanismos responsáveis pelos efeitos da simbiose sobre o crescimento e nutrição da planta.

EFEITO NO CRESCIMENTO DA PLANTA

A micorriza, na maioria dos casos, estimula o crescimento vegetal, como uma consequência de seu efeito sobre a nutrição mineral da planta, principalmente no aumento da absorção de fósforo. A simbiose não só aumenta a biomassa vegetal, como também influencia a proporção na qual esta se distribui entre a parte aérea e a raiz. O estímulo da captação de nutrientes e posterior translocação destes à parte aérea causa, relativamente, menor transferência de fotossintatos à raiz e maior retenção deles na parte aérea, sendo utilizado na produção de matéria verde. Como consequência, a relação peso da matéria seca da parte aérea/peso da matéria seca da raiz é, em geral, mais elevada em plantas micorrizadas.

Em algumas condições, entretanto, observam-se efeitos negativos da micorriza. Nesse caso pode ocorrer depressão no crescimento da planta, pois o fungo passa a se comportar como parasita, provavelmente em consequência de: - competição entre planta e fungo por fotossintatos nos estágios iniciais da infecção; - condições sub-ótimas para fotossíntese quanto à intensidade e qualidade luminosa, temperatura, etc.; - concentrações supra-ótimas de fósforo nos tecidos vegetais; - grande disponibilidade de fósforo no substrato (70).

EFEITO SOBRE A ABSORÇÃO DE NUTRIENTES

Absorção de fósforo

O fósforo é, indubitavelmente, o mais importante nutriente envolvido na resposta de crescimento das plantas micorrizadas (58, 72). Trabalhos empregando o radioisótopo ^{32}P demonstraram que, assim como as raízes, as micorrizas também usam fósforo da fração solúvel (disponível) do solo. O processo de transporte de fosfato da solução do solo à planta, mediado pela MVA, divide-se em três fases, conforme representado na Figura 4.

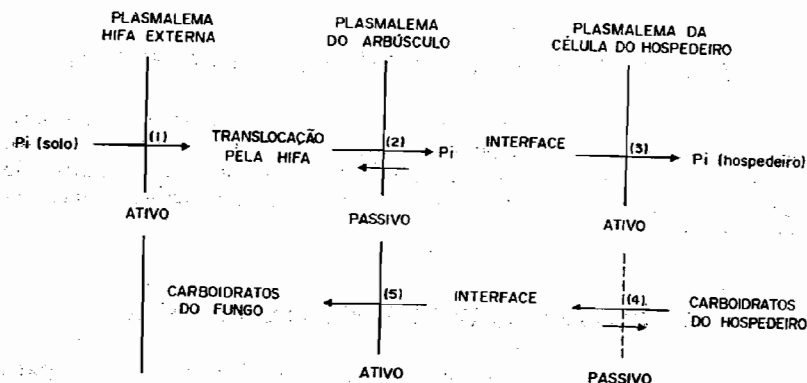


Figura 4. Mecanismo proposto para o transporte de fosfato (P_i) e carboidrato em uma MVA. (1) Capturação do P_i do solo por um sistema de transporte ativo, na plasmalema da hifa externa; (2) Translocação de P_i pela hifa por um sistema de transporte passivo até a plasmalema do arbúsculo; (3) Transferência de P_i para o hospedeiro, através de um sistema de transporte ativo; (4) Sistema de transporte passivo de carboidrato no hospedeiro até a plasmalema da célula; (5) Transferência de carboidrato do hospedeiro para o fungo, através de um sistema de transporte ativo (Woolhouse (79)).

FASE 1 - Captação do fosfato pelo micélio externo: a velocidade de captação do íon é função da velocidade com que este chega à superfície da raiz, o que depende, por sua vez, da mobilidade e concentração na solução do solo. No caso dos íons fosfatos, sua concentração na solução edáfica é de 10^{-6} M e sua difusão é muito lenta, além do fato de sofrerem, freqüentemente, o processo de fixação ou precipitação com cálcio, ferro ou alumínio (10). Uma vez alcançada a rizosfera, as raízes absorvem o fosfato a uma velocidade superior à sua liberação para a solução do solo, formando uma zona de depleção de fósforo (1 - 2 mm) ao redor da raiz. As hifas do fungo micorrízico são capazes de crescer e se ramificar para além da zona

de depleção, chegando a alcançar 8 cm de distância da superfície da raiz (58). Portanto, a MVA atua por um mecanismo físico, proporcionando à raiz um aumento no número de sítios de absorção de fósforo, ao mesmo tempo que explora um maior volume de solo (72). Além disso, outros mecanismos podem estar envolvidos, como demonstram os estudos de cinética de absorção de fósforo (22, 63). Raízes micorrizadas possuem um sistema de absorção mais eficiente que raízes não micorrizadas, caracterizado por alta V_{max} e baixo K_m , principalmente em plantas crescendo com baixa concentração de fósforo disponível. Acrescente-se ainda o fato de que uma raiz, quando associada ao fungo micorrízico, mantém-se funcional durante mais tempo (36).

FASE 2 - Translocação do fosfato: este processo ocorre através das estruturas intra-radiciais do fungo, na forma de grânulos de polifosfato, impulsionados por correntes citoplasmáticas nas hifas até os arbúsculos, ocorrendo também fluxo de massa (21).

Na formação dos grânulos de polifosfato parece haver atuação de polifosfatoquinases específicas nas hifas externas, enquanto que na degradação de tais grânulos atuam fosfatases alcalinas específicas da MVA (31). Estas se concentram nos vacúolos, principalmente dos arbúsculos, com um máximo de atividade na fase em que a formação deles também é máxima. Na micorriza, essas enzimas atuam por um mecanismo de auto-regulação, sendo inibidas com o aumento na concentração de fosfato.

FASE 3 - Transferência de fosfato: o principal sítio de transferência de fosfato do fungo às células do córtex é o arbúsculo. É um mecanismo ativo realizado através da plasmalema (44), que foi verificado pela presença de atividade de ATP-ase em células com arbúsculo. A degeneração do arbúsculo também libera seu conteúdo no interior da célula, mas este mecanismo contribui pouco. Nas micorrizas que não formam arbúsculos, a transferência ocorre através das hifas intercelulares.

Absorção de outros nutrientes

Para os nutrientes de maior mobilidade no solo, como nitrato e sulfato, a contribuição extra das hifas do fungo micorrízico para sua absorção é muito limitada. A maior participação da simbiose está na absorção de íons que se difundem lentamente no solo.

Plantas micorrizadas, no geral, apresentam maior absorção de nutrientes, em especial Zn, Cu, Ca e S, podendo, no entanto, serem encontrados resultados conflitantes (Quadro 3). Observa-se, ainda, que pode ocorrer troca de nutrientes entre plantas crescendo em proximidade, mediada por hifas do fungo, ligadas a mais de um hospedeiro ao mesmo tempo (50), o que é importante em consorciação de culturas. No caso do nitrogênio, foi demonstrado que pode haver absorção e translocação do NH_4^+ pelas hifas do fungo (2).

Quadro 3. Alguns resultados mostrando o efeito da MVA na concentração de elementos na matéria seca de diversas plantas⁽¹⁾

Plantas	N	P	K	Ca	Mg	S	Fe	Cu	Mn	Zn	B	Al	Na
Maçã	...	+	+	+	+	-
Milho	...	+	-	...	-	-	...	-
Morango	-	...	+
Pêssego	+
Soja	+	+	0	+	0	...	0	+	+
Soja	+	+	0	+	0	...	0	-	0
Videira	...	+	+	-	-	-	-	...	-	-	-
Citros	...	+	-	-	-	...	-	0	-	0	0	-	-
Várias hospedeiras	-	...	+	+	+	+
Citros	+
Soja	-	-	-	0	0
Alfafa	+	...	+	-	-	+
Alfafa	...	+	0	-	-	...	+	+	0	+
Citros	...	+	+	-	-	...	-	+	0	+
Caupi	-	0	-	0	0	0	0
Soja	+	+	-	0	-	0	+	0	-	+	+	+	0

(1) +: Aumento da concentração em planta micorrizada; -: Diminuição da concentração em planta micorrizada; 0: Concentração equivalente em planta micorrizada e não micorrizada; ...: Dados desconhecidos. (Extraído de diversos trabalhos, citados em Cardoso (16)).

Diminuição no teor de manganês e alumínio em planta micorrizada sugere que, talvez, a simbiose desempenhe algum papel de proteção direta da planta à toxicidade desses elementos e/ou esteja envolvida no caráter de tolerância da planta a eles (15, 42).

EFEITO NA RELAÇÃO ÁGUA-PLANTA

Sob condições de baixa umidade e baixa concentração de fósforo, as plantas micorrizadas são mais tolerantes ao estresse de água. As plantas em simbiose recuperam-se mais rapidamente do murchamento e usam a água absorvida mais eficientemente. Parece que os mecanismos envolvidos na maior tolerância das plantas micorrizadas à seca dizem respeito a alterações no nível nutricional e hormonal do hospedeiro.

EFEITOS ANATÔMICOS E FISIOLÓGICOS

Apesar de a MVA não causar alteração na morfologia da raiz, podem ocorrer modificações anatômicas e histoquímicas, tais como: aumento no

teúdo vascular da planta, o que facilita a translocação de água e nutrientes; lignificação do xilema e células corticais; aumento na quantidade de grãos de amido na célula, na espessura das folhas e no número de células do mesófilo e plastídios.

Além disso, a colonização das plantas por fungos micorrízicos ainda resulta em modificações fisiológicas causadas pela produção de hormônios, como ácido abscísico, giberelinas e citoquininas, cujas atividades têm sido maiores em plantas micorrizadas (1). Já foram observados, nessas associações, incrementos no teor, ou até mesmo o aparecimento de vários ácidos graxos, lipídios e fitosteróis, além de composição diferencial de aminoácidos (49).

EFEITO NA FIXAÇÃO BIOLÓGICA DE N₂

Fungos micorrízicos aumentam a absorção de nutrientes pelas plantas e, portanto, favorecem a fixação do N₂, cujo processo exige elevada quantidade de fósforo e molibdênio, principalmente. Leguminosas com dupla simbiose (*Rhizobium* e MVA) mostram maior nodulação, atividade da nitrogenase, concentração de leg-hemoglobina e teor de nitrogênio (9, 18, 64, 65).

EFEITO SOBRE FITOPATÓGENOS

A interação entre a MVA e fungos fitopatogênicos do solo tem revelado que plantas micorrizadas, em geral, apresentam menores danos que as não micorrizadas, como resultado da diminuição na incidência da doença ou pela inibição do desenvolvimento do patógeno. Entretanto, alguns relatos têm mostrado um aumento na severidade da doença em plantas colonizadas por fungos micorrízicos (80), indicando que plantas micorrizadas, apesar de mais desenvolvidas e nutridas, podem ser mais suscetíveis a certos patógenos (23, 45).

No caso das interações positivas envolvendo tais fungos e nematóides, pode ocorrer decréscimo na taxa de penetração e no desenvolvimento e reprodução do nematóide na raiz e nos danos causados à planta.

Os mecanismos de ação envolvidos no aumento de tolerância da planta micorrizada a patógenos parecem estar relacionados: a alteração na qualidade e quantidade de nutrientes na rizosfera; à produção de aminoácidos e açúcares redutores; às alterações na fisiologia das raízes e aumento de espessura da parede de células corticais; à competição física por espaço na raiz; ao estímulo da população rizosférica antagonista; à maior lignificação das raízes, e à maior absorção de nutrientes pela micorriza, principalmente fósforo, o que lhe confere maior vigor e crescimento (80, 81).

O efeito protetor da micorriza contra fitopatógenos do solo ocorre quando ambos os microrganismos estão simultaneamente presentes na rizosfera ou na raiz da planta, sendo que a pré-colonização da raiz pelo fungo micorrízico garante uma proteção mais eficiente.

Com relação a doenças causadas por bactérias, vírus e fungos de parte aérea, a presença da micorriza aumenta a severidade da doença e a taxa de reprodução do patógeno, provavelmente, devido ao melhor estado nutricional da planta em simbiose.

EFEITO NA ESTRUTURA DO SOLO

As hifas externas dos fungos em simbiose participam na agregação de partículas do solo, principalmente grãos de areia, como foi observado em dunas. Além disso, agem na estabilização dos agregados, ocorrendo deposição de material amorfo entre as partículas de areia e as hifas (73).

FATORES QUE AFETAM A FORMAÇÃO E FUNÇÃO DA MVA

A presença de uma planta suscetível e a existência de propágulos do fungo no solo são as condições básicas para ocorrer a micorrização. Entretanto, a infectividade do fungo micorrízico e a eficiência da simbiose estabelecida são afetadas por vários fatores.

FATORES QUÍMICOS DO SOLO

Os nutrientes do solo, especialmente nitrogênio e fósforo, influem na MVA, afetando, principalmente, o estabelecimento da simbiose.

Maior taxa de colonização radicular e efeito micotrófico ocorrem em solos com baixa disponibilidade de fósforo (Figura 5), diminuindo com o aumento do fósforo disponível (17, 65). O mecanismo pelo qual altos níveis de fósforo podem inibir a penetração e colonização das raízes pelos fungos micorrízicos ainda não está esclarecido. Algumas hipóteses têm sido propostas para explicar esse efeito: a) fosfatases acumuladas nas raízes, em condições de baixo nível de fósforo, formariam dímeros com lectinas, as quais estariam bloqueando a penetração do fungo (79); b) baixo suprimento de fósforo reduziria a síntese de fosfolipídios, tornando as células mais permeáveis, havendo maior exsudação de aminoácidos e açúcares na rizosfera, o que estimularia a colonização da raiz (32,

57); c) maior disponibilidade de fósforo no solo aumenta a concentração de açúcares nas células corticais, o que desfavoreceria a penetração do fungo e colonização (32).

Altos níveis de nitrogênio podem afetar negativamente o estabelecimento da micorriza, sendo que a forma amoniacal é mais inibitória do que a nítrica.

O pH do solo afeta a associação micorrízica, seja por seus efeitos diretos sobre a permeabilidade das membranas do fungo e da planta, seja pelos efeitos indiretos na disponibilidade dos nutrientes. Fungos micorrízicos têm sido encontrados em solos com pH variando de 2,7 a 9,2, ocorrendo, entretanto, diferenças entre as espécies e isolados de fungos quanto à capacidade de germinar e colonizar o hospedeiro em função do pH do solo (42, 69). Em solos ácidos, o alumínio tóxico parece ser o principal fator fungistático sobre a associação. Devido a isso, o efeito da calagem do solo sobre a MVA é, em geral, positivo.

A salinidade do solo também influi na simbiose, sendo que sódio e cloro podem reduzir a germinação de esporos.

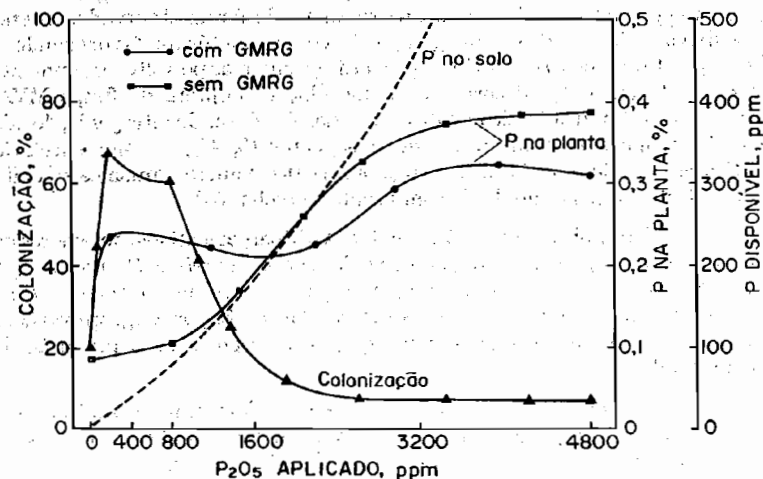


Figura 5. Efeito da aplicação de fósforo na taxa de colonização radicular, teores de fósforo na parte aérea de plantas com e sem *Gigaspora margarita* (GMRG) e fósforo disponível no solo (Siqueira & Colozzi-Filho (67)).

FATORES FÍSICOS

A umidade, temperatura, luminosidade e aeração afetam diretamente o fungo micorrízico ou indiretamente a associação, pela interferência no desenvolvimento do hospedeiro. Apesar de relatos de ocorrência de MVA em ambientes aquáticos e em zona árida, a umidade do solo interfere na germinação de esporos, na colonização de raízes e esporulação dos fungos, havendo um efeito mais negativo em condições de excesso de umidade. A aeração do solo afeta a simbiose desde a germinação do esporo, uma vez que os fungos são aeróbios, até o estabelecimento e efeito da associação.

O efeito da temperatura depende da espécie de fungo e da combinação fungo-hospedeiro, alterando a germinação de esporos, a colonização da raiz, formação de arbúsculos e vesículas, a eficiência da simbiose e a esporulação do fungo (61). Existe acentuado efeito da interação dos fatores luz e temperatura sobre a micorriza, uma vez que podem afetar o vigor do hospedeiro e, portanto, a disponibilidade de carboidratos para o fungo, alterando o equilíbrio da simbiose.

FATORES BIOLÓGICOS

Diferentes tipos de interação podem ocorrer entre fungos micorrízicos e outras populações microbianas da rizosfera. Já foram observadas interações positivas, de caráter sinérgico, tais como: bactérias favorecendo o estabelecimento da micorriza devido à produção de enzimas pectolíticas; aumento na resposta da micorriza decorrente da inoculação conjunta de fungo MVA, microrganismo solubilizador de fosfato e bactérias fixadoras de nitrogênio, devido à produção de hormônios ou fatores de crescimento (6, 43); e maior eficiência simbiótica pela dupla inoculação de fungo micorrízico e microrganismos solubilizadores de fosfato em solo adubado com fosfato de rocha (54).

Exemplo de interação negativa é o hiperparasitismo de esporos de fungo micorrízico por outros fungos, como *Rhizidiomycopsis* e *Humicola*, que podem, sob certas condições, diminuir a população de fungos micorrízicos no solo. Além disso, patógenos de raiz podem reduzir a colonização por fungo micorrízico devido à competição, entre ambos, por espaço e nutrientes ou à produção de fitoalexinas (39).

Presença de nematóides micófagos podem reduzir o micélio e o número de esporos. Entretanto, a presença de pequenos mamíferos, minhocas, insetos e pássaros favorece a dispersão dos fungos micorrízicos.

AGROTÓXICOS

A maioria dos pesticidas age inibindo o estabelecimento da MVA (46). A fumigação do solo reduz o número de esporos e inibe a infecção. Os

fumigantes mais tóxicos para a MVA são cloropicrina, formaldeído, milone, brometo de metila, vapam e vorlex. Por outro lado, alguns nematicidas podem aumentar a incidência da associação. Os fungicidas sistêmicos inibem a MVA, agindo não apenas nas estruturas externas do fungo, mas podendo também eliminá-lo dentro dos tecidos colonizados. Já os fungicidas não sistêmicos podem ser menos prejudiciais, se usados em doses normais. Os herbicidas possuem efeito variável, e muitos deles parecem não afetá-la. Há relatos de que alguns inseticidas inibem a micorrização (52).

MANEJO DO SOLO E CULTURA

O manejo das culturas, a rotação e o emprego de plantas hospedeiras e não hospedeiras podem afetar a densidade de propágulos do fungo, bem como a capacidade infectiva do solo. O emprego de fertilizantes químicos e orgânicos afeta a população de fungos micorrízicos no solo, enquanto que rotações de cultura podem alterar a quantidade e qualidade de esporos, em função das preferências existentes entre os simbiosistas.

Solos erodidos e de áreas de mineração são praticamente desprovidos de propágulos de fungo micorrízico. A introdução de tais fungos seria altamente benéfica para o processo de recuperação dessas áreas depauperadas.

FATORES INERENTES À PLANTA E AO FUNGO

Apesar de a resposta da planta à condição micorrízica ser afetada por vários fatores externos, a dependência da simbiose é uma característica inerente à própria planta. A dependência micorrízica, definida como o grau em que a planta depende da condição de estar micorrizada para apresentar crescimento máximo a um dado nível de fertilidade do solo (30) é variável com a espécie e até mesmo com a variedade considerada. Assim, uma planta que possui maior dificuldade em captar o fósforo da solução do solo, ou que seja mais exigente em fósforo, obtém maior benefício da MVA, isto é, é mais dependente da simbiose. Apesar de a suscetibilidade da planta à micorrização ser controlada geneticamente, Baylis (8) aponta que a morfologia e a geometria do sistema radicular são determinantes do grau de micotrofismo da planta. Aquelas cujas raízes são desprovidas de pêlos radiculares ou em que estes são curtos e escassos apresentam maior dependência.

Outro fator considerado é a espécie ou o isolado de fungo micorrízico. Apesar de não haver especificidade, o grau de compatibilidade fungo-planta parece estar relacionado a mecanismos de reconhecimento entre o fungo e a planta hospedeira (24).

TRANSFERÊNCIA DE CARBONO EM MVA

O fornecimento de carbono ao fungo em simbiose é feito pela transferência direta de compostos fotossintetizados do hospedeiro, através dos arbúsculos. Assim, os fatores que influem na fotossíntese do hospedeiro, como intensidade luminosa, fotoperíodo e desfolhamento, podem alterar tal fornecimento, causando desbalanço na simbiose. O mecanismo de transferência e a forma de carbono transferida ainda não foram elucidados. Contudo, as evidências sugerem um sistema ativo de transferência de carboidrato (Figura 4), encontrando-se este na forma de sacarose. Na MVA, o material de reserva se acumula essencialmente como lipídio, podendo também ocorrer acúmulo de glicogênio nas hifas (20).

LITERATURA CITADA

1. ALLEN, M.F.; MOORE JR., T.S. & CHRISTENSEN, 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.*, Ottawa, 60:468-471, 1982.
2. AMES, R.N.; READ, C.P.P.; PORTER, D.R. & CAMBARDELLA, C. Hyphal uptake and transport of nitrogen from two ^{15}N - labelled sources by *Glomus mosseae*, a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytol.*, Oxford, 95:381-396, 1983.
3. ANDREOLA, F. Micorrizas vesículo-arbusculares em cana-de-açúcar. Piracicaba, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", 1982. 74 p. (Dissertação de Mestrado).
4. ANDREOLA, F.; CARDOSO, E.J.B.N. & SILVEIRA, A.P.D. Efeito de seis espécies de fungos micorrízicos vesículo-arbusculares sobre o desenvolvimento de três variedades de cana-de-açúcar. *STAB*, Piracicaba, 7:35-37, 1985.
5. ANTUNES, V.; SILVEIRA, A.P.D. da & CARDOSO, E.J.B.N. Interação entre diferentes tipos de solo e fungos micorrízicos vesículo-arbusculares na produção de mudas de café (*Coffea arabica* L.). Turrialba, San José, 38:117-122, 1988.
6. ÁZCON - AGUILAR, C. & BAREA, J.M. Micorrizas. *Investigacion y Ciencia*, Madrid, 47:8-16, 1980.
7. BAREA, J.M.; ÁZCON-AGUILAR, C. & ROLDAN-FAJARDO, B. Avances recientes in el estudio de la micorriza VA. I. Formacion, Funcionamiento y efectos in nutricion vegetal. *An. Edafol. Agrobiol.*, Madrid, 659-677, 1985.
8. BAYLIS, G.T.S. The magnolioid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived from it. In: SANDERS, F.E.; MOSSE, B.; TINKER, P.B., eds. *Endomycorrhizas*. London, Academic Press, 1975. p. 409-417.
9. BETHLENFALVAY, G.J. & YODER, J.F. The *Glycine - Glomus - Rhizobium* symbiosis. 1- Phosphorus effect on nitrogen fixation and mycorrhizal infection. *Physiol Plant.*, Copenhagen, 52:141-145, 1981.
10. BIELESKI, R.L. Phosphate pools, phosphate transport and phosphate availability. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, Palo Alto, 24:225-252, 1973.
11. BONFANTE-FASOLO, P. Anatomy and morphology of VA mycorrhizae. In: POWELL, D.LI. & BAGYARAJ, D.I., eds. *VA Mycorrhiza*. Florida, CRC Press, Inc., 1984. p. 5-33.
12. BONONI, V.L.R. & BARBOSA, L.M. Micorriza em seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell. Arq.). Reunión Brasileira sobre Micorrizas, 1., Lavras, 1985. p. 144.
13. BONONI, V.L.R. & TRUFEM, S.F.B. Endomycorrizas vesículo-arbusculares do cerrado da Reserva Biológica de Moji-Guaçu, São Paulo. *Rickia*, São Paulo, 10:55-84, 1983.
14. CARDOSO, E.J.B.N. Ocorrência de micorriza em café. *Summa Phytopathol.*, Piracicaba, 4:136-137, 1978.
15. CARDOSO, E.J.B.N. Efeito de micorriza vesículo-arbuscular e fosfato de rocha na simbiose soja-*Rhizobium*. *R. bras. Ci. Solo*, Campinas, 9:125-130, 1985.
16. CARDOSO, E.J.B.N. Eficiência de fungos micorrízicos vesículo-arbusculares em soja, com *Rhizobium japonicum* e fosfato de rocha, em função do tipo de solo. *R. bras. Ci. Solo*, Campinas, 10:17-24, 1986.
17. CARDOSO, E.J.B.N.; ANTUNES, V.; SILVEIRA, A.P.D. da & OLIVEIRA, M.H.A. Eficiência de fungos micorrízicos vesículo-arbusculares em porta-enxertos de citros. *R. bras. Ci. Solo*, Campinas, 10:25-30, 1986.
18. CARLING, D.E.; RIEHLE, W.G.; BROWN, M.F. & JOHNSON, D.R. Effects of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus on nitrate reductase and nitrogenase activities in nodulating and non-nodulating soybeans. *Phytopathology*, St. Paul, 68:1590-1596, 1978.
19. COLOZZI-FILHO, A. & SIQUEIRA, J.O. Micorrizas vesículo-arbusculares em mudas de cafeeiro. I. Efeitos de *Gigaspora margarita* e adubação fosfatada no crescimento e nutrição. *R. bras. Ci. Solo*, Campinas, 10:199-206, 1986.
20. COOPER, K.M. Physiology of VA mycorrhizal association: In: POWELL, C. LI. & BAGYARAJ, D.J., eds. *VA Mycorrhiza*. Florida, CRC Press, Inc., 1984. p. 155-186.
21. COOPER, K.M. & TINKER, P.B. Translocation and transfer of nutrients in vesicular-arbuscular mycorrhizas. IV. Effect of environmental variables on movement of phosphorus. *New Phytol.*, Oxford, 88:327-339, 1981.
22. CRESS, W.A., THRONEBERRY, G.O. & LINDSEY, D.L. Kinetics of phosphorus absorption by mycorrhizal and non-mycorrhizal tomato roots. *Plant Physiol.*, Lancaster, 64:484-487, 1979.

23. DEHNE, H.W. Interaction between vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and plant pathogens. *Phytopathology*, St. Paul, 72:1115-1119, 1982.
24. DUDRIDGE, J.A. Specificity and recognition in mycorrhizal associations. In: GIANINAZZI-PEARSON, V. & GIANINAZZI, S., eds. *Physiological and Genetical Aspects of Mycorrhizae*. Proc. of the 1st European Symposium on Mycorrhizae, 1986. p 45-58.
25. ENGLANDER, L. Endomycorrhizae by septate fungi. In: SCHENCK, N.C., ed., *Methods and Principles of Mycorrhizal Research*. Am. Phytopathol. Soc., St. Paul, 1982. p. 11-13.
26. EZETA, F.N. & SANTOS, O.M. Importância da endomicorriza na nutrição mineral do cacauzeiro. *R. bras. Ci. Solo*, Campinas, 5:22-27, 1981.
27. FERNANDES, F.A. & LOPES, E.S. Ocorrência de fungos micorrízicos vesículo-arbusculares (MVA) em videira, na região de Jundiá, SP. *Reunião Brasileira sobre Micorrizas*, 1., Lavras, 1985. p. 151.
28. FERNANDEZ, A.B.; SIQUEIRA, J.O.; MENEZES, M.A.L. & GUEDES, G.A.A. Efeito diferenciado do fósforo sobre o estabelecimento e efetividade da simbiose endomicorrízica em milho e soja. *R. bras. Ci. Solo*, Campinas, 11:101-108, 1987.
29. FERRAZ, J.M.G. Levantamento de micorriza vesículo-arbuscular em culturas da Amazônia. *R. bras. Ci. Solo*, Campinas, 3:194-196, 1979.
30. GERDEMANN, J.W. Vesicular-arbuscular mycorrhizae and plant growth. *Ann. Rev. Phytopathol.*, Palo Alto, 6:397-418, 1968.
31. GIANINAZZI-PEARSON, V. & GIANINAZZI, S. Enzymatic studies on the metabolism of vesicular-arbuscular mycorrhiza. II. Soluble alkaline phosphatase specific to mycorrhizal infection in onion roots. *Physiol. Plant Pathol.*, New York, 12:45-53, 1978.
32. 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*, Lancaster, 68:548-552, 1981.
33. GRANDI, R.A.P.; TRUFEM, S.F.B. & KOMESU, S.T. Fungos micorrízicos (Endogonaceae) em quatro espécies de Marantaceae. *Reunião Brasileira sobre Micorrizas*, 2., São Paulo, 1987. p. 1.
34. HALL, I.R. Taxonomy of VA mycorrhizal fungi. In POWELL, C. Ll. & BAGYARAJ, D.J., eds. *VA mycorrhiza*. Florida, CRC Press, 1984. p. 57-94.
35. HARLEY, J.L. & SMITH, S.E. *Mycorrhizal symbiosis*. London, Academic Press, 1983. 483 p.
36. HAYMAN, D.S. The physiology of vesicular and arbuscular endomycorrhizal symbiosis. *Can J. Bot.*, Ottawa, 61:944-963, 1983.

37. HEPPEL, C.M. & SMITH, G.A. Observations on the germination of *Endogone* spores. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, London, 66:189-194, 1976.
38. HIRREL, M.C. The effect of sodium and chloride salts on the germination of *Gigaspora margarita*. *Mycologia*, New York, 73:610-617, 1981.
39. LOPES, E.S.; SIQUEIRA, J.O. & ZAMBOLIM, L. Caracterização das micorrizas vesículo-arbusculares (MVA) e seus efeitos no crescimento das plantas. *R. bras. Ci. Solo*, Campinas, 7:1-19, 1983.
40. LOPES, E.S.; OLIVEIRA, E.; NEPTUNE, A.M. & MORAES, F.R.P. Efeito da inoculação do cafeeiro com diferentes espécies de fungos micorrízicos vesículo-arbusculares. *R. bras. Ci. Solo*, Campinas, 7:137-142, 1983.
41. MAIA, L.C. & TRUFEM, S.F.B. Espécies de Endogonaceae associadas à seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.), no Estado de Pernambuco. *Reunião Brasileira sobre Micorrizas*, 1., Lavras, 1985. p. 158.
42. MALUF, A.M.; SILVEIRA, A.P.D. da & MELO, I.S. Influência da calagem e da micorriza vesículo-arbuscular no desenvolvimento de cultivares de leucena tolerante e intolerante ao alumínio. *R. bras. Ci. Solo*, Campinas, 12:17-24, 1988.
43. MANJUNATH, A.; MORAN, R. & BAGYARAJ, D.J. Interaction between *Beijerinckia mobilis*, *Aspergillus niger* and *Glomus fasciculatum* and their effects on growth of onion. *New Phytol.*, Oxford, 85:723-727, 1981.
44. MARX, C.; DEXHEIMER, J.; GIANINAZZI-PEARSON, V. & GIANINAZZI, S. Enzymatic studies on the metabolism of vesicular-arbuscular mycorrhiza. IV. Ultracytoenzymological evidence (ATP-ase) for active transfer process in the host arbuscule interface. *New Phytol.*, Oxford, 90:37-43, 1982.
45. MELO, I.S.; COSTA, C.P. & SILVEIRA, A.P.D. Influência de micorrizas vesículo-arbusculares sobre a Murcha de berinjela causada por *Verticillium albo-atrum* Reinke e Berth. *Summa Phytopathologica*, Piracicabá, 11:173-179, 1985.
46. MENGE, J.A.; JOHNSON, E.L.V. & MINASSIAN, V. Effect of heat treatment and three pesticides upon the growth and reproduction of the mycorrhizal fungus *Glomus fasciculatus*. *New Phytol.*, Oxford, 82:473-480, 1979.
47. MIRANDA, J.C.C.; SOUZA, D.M.G. de & MIRANDA, L.N. Influência de fungos endomicorrízicos vesículo-arbusculares na absorção de fósforo e no rendimento de matéria seca de plantas de sorgo. *R. bras. Ci. Solo*, Campinas, 8:31-36, 1984.
48. MOSSE, B. *Vesicular-arbuscular Mycorrhiza Research for Tropical Agriculture*. Hawaii, Inst. for Tropical Agric. and Human Resources, 1981. 82 p. (Research Bulletin 194).
49. NEMEC, S. & MEREDITH, F.I. Amino acid content of leaves in mycorrhizal and non-mycorrhizal citrus root stocks. *Ann. Bot.*, London, 47:351-358, 1981.

50. NEWMANN, F.I. & RITZ, K. Evidence on the pathways of phosphorus transfer between vesicular-arbuscular mycorrhizal plants. *New Phytol.*, Oxford, 104:77-87, 1986.
51. NICOLSON, T.H. Vesicular-arbuscular mycorrhiza - a universal plant symbiosis. *Sci. Prog.*, London, 55:561-581, 1967.
52. OCAMPO, J.A. Micorrizas VA. II. Efecto sobre el crecimiento de las plantas. *An. Edafol. Agrobiol.*, Madrid, 39:1049-1069, 1980.
53. PAULA, M.A.; SIQUEIRA, J.O.; OLIVEIRA, L.H. & OLIVEIRA, E. Efetividade simbiótica relativa em soja de populações de fungos endomicorrízicos nativos e de isolados de *Glomus macrocarpum* e *Gigaspora margarita*. *R. bras. Ci. Solo*, Campinas, 12:25-32, 1988.
54. PAULINO, V.T. & ÂZCON, R. Respostas de *Centrosema pubescens* Benth. à inoculação de micorriza vesículo-arbuscular e microrganismos solubilizadores de fosfato em meio com fosfato de rocha. *R. bras. Ci. Solo*, Campinas, 11:263-268, 1987.
55. PAULINO, V.T.; PICCINI, D.F. & BAREA, J.M. Influência de fungos micorrízicos vesículo-arbusculares em leguminosas forrageiras tropicais. *R. bras. Ci. Solo*, Campinas, 10:103-108, 1986.
56. POWELL, C. Ll. Development of mycorrhizal infections from *Endogone* spores and infected root segments. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, London, 66:439-445, 1976.
57. RATNAYAKE, M.; LEONARD, R.T. & MENGE, J.A. Root exudation in relation to supply of phosphorus and its possible relevance to mycorrhizal formation. *New Phytol.*, Oxford, 81:543-552, 1978.
58. RHODES, L.H. & GERDEMANN, J.W. Nutrient translocation in vesicular-arbuscular mycorrhizae. In: COOKS, P.W.; PAPPAS, P.W. & RUDOLPH, E.D., eds. *Cellular Interactions in symbiosis and Parasitism*. Columbus, Ohio State Univ. Press, 1980. p. 173-195.
59. SAITO, S.M.T.; MARTINS, E.C.S.; FREITAS, J.R. de & ROSTON, A.J. Ocorrência natural de micorriza e *Rhizobium phaseoli* em áreas com feijoeiro. *Pesq. agrop. bras.*, Brasília, 18:855-861, 1983.
60. SCHENCK, N.C. & PÉREZ, Y. Manual for the identification of VA mycorrhizal fungi. INVAM, Florida, 1987. 245 p.
61. SCHENCK, N.C. & SCHRODER, V.N. Temperature response of *Endogone* mycorrhiza on soybean roots. *Mycologia*, New York, 66:600-605, 1974.
62. SCHENCK, N.C.; GRAHAM, S.O. & GREEN, N.E. Temperature and light effect on contamination and spore germination of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycologia*, New York, 67:1189-1192, 1975.
63. SILVEIRA, A.P.D. Cinética da absorção de fósforo e estado nutricional de feijoeiro sob influência de micorriza vesículo-arbuscular. Piracicaba, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", 1990. 130p. (Tese de Doutorado).

64. SILVEIRA, A.P.D. da & CARDOSO, E.J.B.N. Influência do tipo de solo e do fungo micorrízico vesículo-arbuscular no desenvolvimento de três cultivares de feijão. *R. bras. Ci. Solo*, Campinas, 11:37-44, 1987.
65. SILVEIRA, A.P.D. da & CARDOSO, E.J.B.N. Efeito do fósforo e da micorriza vesículo-arbuscular na simbiose *Rhizobium*-feijoeiro. *R. bras. Ci. Solo*, Campinas, 11:31-36, 1987.
66. SILVEIRA, A.P.D. da & LIMA, A.M.L. Influência de diferentes espécies de fungo micorrízico vesículo-arbuscular no desenvolvimento do crisântemo (*Chrysanthemum morifolium*). Reunião Brasileira sobre Micorrizas, 1., Lavras, 1985. p. 19.
67. SIQUEIRA, J.O. & COLOZZI-FILHO, A. Micorrizas vesículo-arbusculares em mudas de cafeeiro. II. Efeito do fósforo no estabelecimento e funcionamento da simbiose. *R. bras. Ci. Solo*, Campinas, 10:207-212, 1986.
68. SIQUEIRA, J.O. & PAULA, M.A. Efeito de micorrizas vesículo-arbusculares na nutrição e aproveitamento de fósforo pela soja em solo sob cerrado. *R. bras. Ci. Solo*, Campinas, 10:97-102, 1986.
69. SIQUEIRA, J.O.; MAHMUD, D.W. & HUBBELL, D.M. Comportamento diferenciado de fungos formadores de micorrizas vesicular-arbusculares em relação à acidez do solo. *R. bras. Ci. Solo*, Campinas, 10:11-16, 1986.
70. SMITH, S.E. Mycorrhizas of autotrophic higher plants. *Biol. Rev.*, London, 55:475-510, 1980.
71. ST. JOHN, T.V. Root size, root hairs and mycorrhizal infection: a re-examination of Baylis's hypothesis with tropical trees. *New Phytol.*, Oxford, 84:483-487, 1980.
72. TINKER, P.B. Soil chemistry of phosphorus and mycorrhizal effects on plant growth. In: SANDERS, F.E.; MOSSE, B. & TINKER, P.B., eds., *Endomycorrhizas*. London, Academic Press, 1975. p. 353-372.
73. TISDALL, J.M. & OADES, J.M. Stabilization of soil aggregates by the root system of ryegrass. *Aust. J. Soil Res.*, Victoria, 17:429-441, 1979.
74. TRAPPE, J.M. Synoptic keys to the genera and species of Zygomycetous mycorrhizal fungi. *Phytopathology*, St. Paul, 72:1102-1108, 1982.
75. TRUFEM, S.F.B. Micorrizas vesículo-arbusculares da Ilha do Cardoso, S.P., Brasil. São Paulo, Universidade de São Paulo. 1988. 328 p. (Tese de Doutorado).
76. TRUFEM, S.F.B.; SILVEIRA, R.B.A. & OTOMO, H.S. Fungos MVA em Roseiras, no Estado de São Paulo. Reunião Brasileira sobre Micorrizas, 2., São Paulo, 1987. p. 1-2.
77. WALKER, C. Identifying the endomycorrhizal Endogonaceae. Reunião Brasileira sobre Micorrizas, 2., São Paulo, 1987, p. 83-87.

78. WARCUP, J.H. & TALBOT, P.H.B. Perfect states of Rhizoctonias associated with orchids. *New Phytol.*, Oxford, 84:207-212, 1980.
79. 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*. London, Academic Press, 1975. p. 209-239.
80. ZAMBOLIM, L. Como plantas micorrizadas comportam-se em relação a fitopatógenos. *Reunião Brasileira sobre Micorrizas*, 1., Lavras, 1985. p. 76-99.
81. ZAMBOLIM, L. & SCHENCK, N.C. Reduction of the effects of pathogenic root infecting fungi on soybean by the mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *Phytopathology*, St. Paul, 72:1402-1405, 1983.

APLICAÇÕES PRÁTICAS DE MICORRIZAS VESÍCULO-ARBUSCULARES (MVA)

Elke J.B.N. Cardoso⁽¹⁾ & Márcio R. Lambais⁽¹⁾

INTRODUÇÃO

A presença generalizada das MVA nos mais diferentes ambientes é provavelmente o resultado da não especificidade entre a maioria dos fungos MVA e seus hospedeiros.

O termo especificidade é usado aqui para designar a capacidade de uma determinada espécie fúngica formar micorriza com um único hospedeiro. A especificidade entre endófito e hospedeiros que formam micorrizas só ocorre a nível de gênero ou de família. Não há nenhum caso onde uma linhagem ou mesmo uma espécie de fungo é específica para um hospedeiro em particular (20). Normalmente, fungos MVA isolados de uma planta podem formar micorrizas com um grande número de outros hospedeiros, embora a eficiência em absorver nutrientes da solução do solo e translocá-los para a parte aérea, promovendo consequentemente o crescimento vegetal, seja variável, dependendo da combinação fungo-hospedeiro-solo (47).

Existe uma grande variabilidade, tanto interespecífica (29,35,63), quanto intra-específica (25), no que se refere à capacidade de o endófito colonizar as raízes do hospedeiro e promover o crescimento vegetal. Às vezes, determinado isolado ou determinada população de fungos MVA possui grande capacidade de penetração e desenvolvimento na raiz do hospedeiro. No entanto, sua eficiência em absorver e translocar nutrientes para o hospedeiro pode ser bastante baixa, de modo que o balanço energético seja desfavorável à planta, consumando-se um

⁽¹⁾ Departamento de Ciência do Solo. ESALQ/USP. Caixa Postal 9, CEP 13400, Piracicaba, SP.

caso típico de parasitismo (27). Assim, o benefício ou não da formação da micorriza será determinado pela interação do genótipo do fungo com o da planta e destes com o ambiente, sendo possível um número muito grande de combinações que maximizem a produção vegetal (Quadro 1).

Quadro 1. Acúmulo relativo de fósforo e eficiência relativa das simbioses formadas com diferentes fungos MVA em três cultivares de feijoeiro, em três solos (Silveira & Cardoso (61))

Fungos MVA ⁽¹⁾	Terra roxa estruturada			Areia quartzosa			Latossolo Vermelho-escuro		
	Carioca	Goiano-Precoce	Negro Argel	Carioca	Goiano-Precoce	Negro Argel	Carioca	Goiano-Precoce	Negro Argel
Acúmulo relativo de fósforo (%)									
G.m.	61	7	119	81	69	324	84	272	204
G.l.	374	235	397	60	93	530	154	381	315
Gi.h.	62	25	68	26	39	74	46	183	136
Gi.ma.	226	138	219	115	4	267	100	221	141
Eficiência relativa ⁽²⁾ (%)									
G.m.	32	-18	39	42	45	68	33	69	59
G.l.	67	44	69	0	27	82	49	71	60
Gi.h.	23	-5	29	11	20	22	18	40	47
Gi.ma.	48	34	56	47	-25	66	35	55	50

(1) Fungos MVA - G.m.: *Glomus macrocarpum*; G.l.: *Glomus leptotichum*; Gi.h.: *Gigaspora heterogama*; e Gi.ma.: *Gigaspora margarita*.

(2) Eficiência relativa (ER):

$$ER = \frac{\text{Matéria seca da planta micorrizada} - \text{Matéria seca da planta não micorrizada}}{\text{Matéria seca da planta micorrizada}} \times 100$$

SELEÇÃO DE FUNGOS MVA PARA INOCULAÇÃO

As características básicas dos fungos MVA a serem selecionados para inoculação, segundo Abbott & Robson (1), devem ser: aumento de absorção de nutrientes do solo e translocação para as plantas, além de persistência no solo. Os mesmos autores sugerem iniciar o processo de seleção pelos fungos que tenham esporos que germinem rapidamente, que tenham hifas que cresçam bem no solo e que sejam capazes de colonizar extensivamente o hospedeiro. Outras características a serem consideradas seriam: a capacidade do fungo em formar propágulos que persistam no solo por longos períodos, mesmo na ausência do hospedeiro, e sua habilidade em competir com os fungos MVA nativos e outros microrganismos. Obviamente essas características devem ser estudadas para condições edafoclimáticas definidas.

PRODUÇÃO DE INÓCULO

Por serem simbiotes obrigatórios, os fungos MVA ainda não foram cultivados *in vitro*, apesar das inúmeras tentativas em culturas axênicas e monoxênicas (14,31,44). O cultivo dos fungos MVA é feito *in vivo*, isto é, os fungos se multiplicam em plantas vivas, chamadas plantas multiplicadoras, crescendo sob condições controladas de temperatura e umidade.

Para produção de inóculo cultiva-se uma planta hospedeira em vaso contendo substrato esterilizado, inoculando-se alguns esporos do fungo MVA a ser multiplicado junto à raiz. No final do ciclo da planta, um grande número de esporos pode ser obtido, formado no substrato, a partir das hifas externas da micorriza.

In vitro, o esporo germina e o tubo germinativo cresce até um determinado momento, a partir do qual seu crescimento é paralisado. Os mecanismos bioquímicos que determinam o início do processo de germinação dos esporos e a paralisação do crescimento do tubo germinativo ainda não são conhecidos, mas muitos estudos estão sendo feitos para esclarecê-los (64).

O primeiro passo para a produção de inóculo de fungos MVA (31) é o isolamento de seus esporos do solo, através do método de peneiramento úmido (23). Os esporos são separados por espécie, baseando-se em suas características morfológicas (59), com o auxílio de um microscópio estereoscópico, e inoculados em plantas multiplicadoras. Os esporos devem ser examinados cuidadosamente e apenas aqueles livres de parasitas devem ser utilizados. A ocorrência de fungos parasitas de esporos de fungos MVA já foi amplamente relatada (18,58,56,62), e cuidados especiais devem ser tomados para não se introduzirem fitopatógenos juntamente com os esporos dos fungos MVA (13).

A obtenção de inóculo pode ser feita também a partir de segmentos de raízes colonizadas. A pureza do inóculo deve ser controlada periodicamente, para que haja maior garantia do tipo de material com que se está trabalhando.

A planta multiplicadora deve ter algumas características a serem observadas, dentre elas: ser um bom hospedeiro para o endófito a multiplicar, apresentar crescimento rápido e uma abundante produção de raízes e não possuir patógenos comuns à cultura na qual o inóculo será utilizado (43).

PRODUÇÃO DE INÓCULO EM SOLO ESTERILIZADO

O tipo de solo para a produção de inóculo é um dos fatores limitantes do processo e deve ser escolhido com muito critério. Menge (43) sugere a utilização de solos arenosos de baixa fertilidade natural. Outros tipos de substratos, como a vermiculita, perlita, turfa e casca-de-árvore, também podem

ser utilizados, atentando-se para possíveis problemas de toxidez. Dehne & Backhaus (19) utilizaram agregados leves de argila expandida juntamente com solo arenoso para a produção de inóculo de fungos MVA, com muito sucesso e com grandes facilidades de aplicação no campo.

A esterilização do substrato escolhido para produção do inóculo pode ser feita por autoclavagem (1 atm, 121^o C), por radiação gama (0,8 a 1,0 Mrad), por fumigação com biocidas do tipo brometo de metila (0,45 a 1,00 kg/m³), e por vapor flúente (83 a 100^o C), de acordo com Menge (43). Os nutrientes necessários podem ser supridos por adubação, ou através de soluções nutritivas com baixas concentrações de P e micronutrientes.

O fósforo é o nutriente mais limitante para a produção do inóculo de fungos MVA. Altas concentrações de P podem inibir o processo de colonização, da mesma forma que concentrações muito baixas podem fazer com que o fungo estabeleça uma relação parasítica com a planta (45). O nitrogênio pode ser aplicado juntamente com a água de irrigação e preferivelmente na forma de nitrato, já que o íon amônio é mais tóxico às MVA (15). Os micronutrientes também devem ser aplicados em baixas concentrações para não haver acúmulo e possíveis problemas de toxidez. Altas concentrações de Mn e Zn podem inibir a germinação dos esporos (30,32). Ojala *et alii* (1978), citados por Lambert *et alii* (36), observaram que a formação de MVA é maior em solos com baixas concentrações de Zn, Cu, Fe e Mn. Fatores como a relação água-ar do substrato, pH, luminosidade, tamanho do vaso, temperatura, poda e aplicação de pesticidas também devem ser considerados, já que podem interferir, direta ou indiretamente, nos processos de colonização e esporulação (43).

PRODUÇÃO DE INÓCULO EM HIDROPONIA

Várias técnicas de hidroponia têm sido usadas para a produção de inóculo de fungos MVA (21,34,50,53). Esse sistema consiste basicamente em cultivar as plantas inoculadas com fungos MVA em contato com soluções nutritivas, na presença ou na ausência de um substrato sólido.

A produção de inóculo em hidroponia parece ser afetada principalmente pela aeração e pela concentração de nitrogênio e fósforo na solução (43). Estes fatores devem ser otimizados para a maximização da produção de inóculo, bem como devem ser estudadas a infectividade e as condições de armazenamento desse inóculo.

INOCULAÇÃO

A introdução de fungos MVA em sistemas agrícolas pode ser feita basicamente de duas maneiras: pré-inoculando-se as mudas nos viveiros, ou distribuindo-se o inóculo no campo.

A pré-inoculação de mudas produzidas em substrato esterilizado, ou através de micropropagação, tem-se mostrado uma alternativa muito promissora, em relação ao alto custo dos fertilizantes (37,38,42). Além disso, as micorrizas VA podem alterar as relações de nutrientes no tecido vegetal, de modo que a planta tolere concentrações tóxicas de determinados nutrientes no solo (10,35).

No Brasil, a produção e o desenvolvimento de mudas de café (40,66) e de citros (5,12,66) vêm sendo muito estudados, tendo sido sugerido por Menge (42) um esquema para produção de inóculo e inoculação de viveiros (Figura 1).

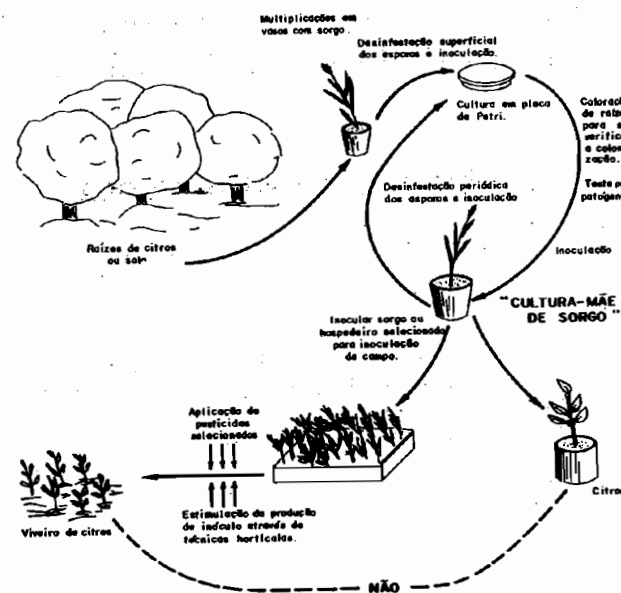


Figura 1. Esquema para produção de inóculo de fungos MVA e sua utilização em viveiros, segundo Menge (43).

Quando se pensa em distribuir o inóculo no campo, a complexidade da operação aumenta consideravelmente. Primeiramente, deve-se considerar tanto a infectividade quanto a eficiência em promover o crescimento vegetal da população nativa, em relação ao fungo introduzido (1, 11). Caso a inoculação seja recomendada, existem várias maneiras de distribuir o inoculante no solo. Hayman

et alii (28) comparam quatro métodos para inoculação em campo: distribuição a lanço das sementes e do inóculo com posterior incorporação ao solo; inóculo aplicado em sulcos aproximadamente 10 cm abaixo das sementes; inóculo obtido por peneiramento úmido e sementes pré-germinadas suspensas em metil-celulose a 4% e aplicados em sulcos por meio de um saco de polietileno com a ponta cortada; e inoculação de péletes de aproximadamente 1 cm de diâmetro com várias sementes distribuídas a lanço.

O melhor resultado foi com a aplicação do inóculo em sulcos abaixo das sementes. Baltruschat (8) adaptou uma máquina semeadora e adubadora para a aplicação de partículas de argila expandida contendo esporos de *Glomus etunicatum* e obteve bons resultados, quando o inóculo era aplicado no sulco abaixo das sementes. Sieverding & Saif (60) consideram que a aplicação do inoculante não é problemática, mesmo que este seja constituído de solo contendo propágulos de fungos MVA, desde que o inoculante possa ser produzido nas quantidades necessárias.

POTENCIAL DE USO AGRÍCOLA

O Brasil, bem como outros países da América tropical, possui uma grande área de solos extremamente lixiviados, ácidos e distróficos, como os solos sob vegetação de cerrado que ocupam uma área de aproximadamente 1,8 milhões de km² (39).

De acordo com Sieverding & Saif (60), do ponto de vista sócio-econômico essas regiões possuem pouca infra-estrutura e a produtividade agrícola é limitada pelo baixo nível de insumos utilizados. Essa limitação poderia ser superada com a utilização de tecnologia de baixo custo, como as biológicas. Os mesmos autores consideram as associações micorrízicas um componente biológico fundamental da tecnologia de baixo custo para a agricultura tropical.

Sanches & Salinas (57) sugerem seis estratégias para o manejo de oxisolos e ultissolos da América tropical, inclusive a utilização de associações micorrízicas para o melhor aproveitamento do fósforo do solo e de fertilizantes. O sucesso de tal estratégia é dependente da difusão da tecnologia de inoculação, e do sucesso na seleção de fungos adaptados a condições edafoclimáticas definidas e/ou do manejo da população nativa, além da disponibilidade de inoculante.

A produção de inoculante por pequenos agricultores, que normalmente ocupam solos ácidos e distróficos e não utilizam insumos, foi sugerida por Sieverding & Saif (60). De acordo com a esquematização do processo, mostrada na figura 2, o inóculo seria produzido no local de utilização, evitando o transporte oneroso de grandes quantidades de inóculo. Os mesmos autores fizeram uma análise da relação custo-benefício da inoculação de plantações de mandioca na

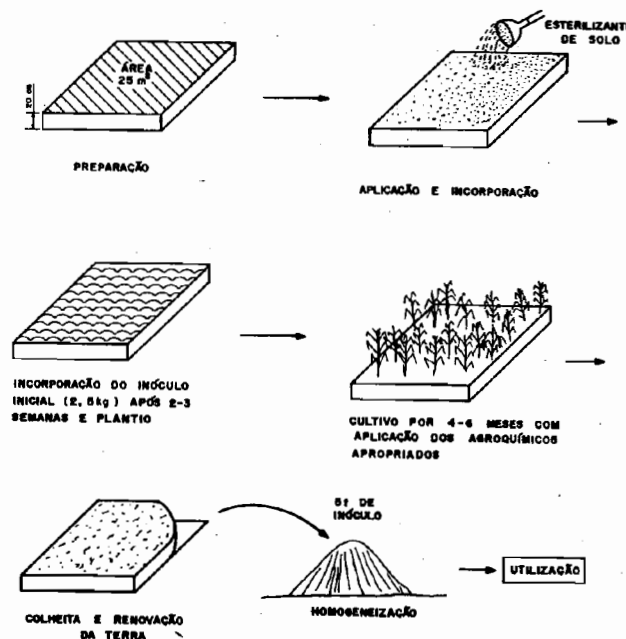


Figura 2. Modelo teórico para produção de inóculo em pequenas propriedades, segundo Sieverding & Saif (60).

Colômbia e verificaram que o lucro decorrente da aplicação dessa tecnologia é aproximadamente 1,5 vezes maior do que o custo de produção e aplicação do inóculo pelo próprio agricultor, desde que se utilize um isolado eficiente, pois a variabilidade entre diferentes isolados é muito alta (Quadro 2).

A inoculação de fungos MVA juntamente com *Rhizobium* em leguminosas, bem como a combinação desses inoculantes e adubação com rochas fosfáticas são consideradas tecnologias de baixo custo e têm mostrado resultados muito significativos para o aumento da produtividade vegetal. Assim, já em 1948, Asai (6) demonstrou que várias leguminosas cultivadas em solo esterilizado e inoculadas com *Rhizobium* somente nodulavam bem e fixavam nitrogênio ativamente, quando também eram inoculadas com pequena quantidade de solo natural. A explicação para este fato é que o solo natural continha propágulos de fungos MVA, os quais invadiam as raízes das leguminosas, formando micorrizas. Posteriormente, o fato de que a leguminosa micorrizada nodula melhor e fixa mais

Quadro 2. Efeito da inoculação de mandioca com diferentes isolados de fungos MVA na produção de matéria seca da parte aérea e absorção de P (Sieverding & Saif, 60)

Código do isolado	Matéria seca da parte aérea		Absorção de fósforo
	g/planta		mg/planta
NM ⁽¹⁾	0,21		0,22
MAN	4,16		3,58
LON	1,24		1,62
COL	5,54		4,82
LON	5,22		4,32
OCC	5,47		5,95
APP	6,04		5,59
MOR	0,59		1,03
MIC	2,60		3,58
MAR	2,84		3,18

(1) NM: plantas não micorrizadas. As outras letras são códigos de diferentes espécies de fungos MVA, não identificados pelos autores.

nitrogênio, especialmente em solos com baixos teores de fósforo, foi confirmado por inúmeros autores (10,16,17,48,61).

Em geral, a explicação para o sinergismo que ocorre entre o *Rhizobium* e a micorriza nas leguminosas está relacionada com a maior absorção do P e de outros nutrientes por leguminosas micorrizadas, propiciando, portanto, uma maior nodulação (ver capítulo 16 sobre os fatores limitantes à fixação do N₂). Além dessa explicação poderá ainda haver o efeito hormonal e modificador da fisiologia vegetal pela micorriza, que foi observado em diversas plantas (2,3,26,33,51,52). Também já foram relatadas respostas sinérgicas à inoculação de uma mesma planta com fungo MVA juntamente com bactérias fixadoras de N₂ de vida livre e/ou com bactérias e fungos solubilizadores de fosfatos (7, 41).

O melhor aproveitamento de fosfatos naturais por plantas micorrizadas, mesmo na ausência de solubilizadores de fósforo, tem sido repetidamente reportado (4, 5, 10, 11, 22, 49, 54, 55, 65). No início, esses resultados levaram à hipótese de que a micorriza tem a capacidade de solubilizar fosfatos. Verificou-se, entretanto, que essa hipótese era errônea (46,24). A melhor explicação para o efeito favorável da micorriza no aproveitamento de fosfatos naturais pelas plantas reside no fato de que as hifas da micorriza exploram muito maior volume de solo, exercendo uma força de dreno sobre os íons de fósforo solúveis (solubilizados através de ação química ou biológica no solo), deslocando o equilíbrio entre íons solúveis e precipitados no sentido de maior solubilização. Isso corresponde a dizer que qualquer íon de P solubilizado é imediatamente absorvido pela hifa e transportado para a planta, antes que ocorra a possibilidade de uma reprecipitação (p.

ex., com íons de Al ou Fe livres na solução do solo). O esquema da figura 3 esclarece tal atividade da micorriza, de acordo com Barea & Azcon-Aguilar (9).

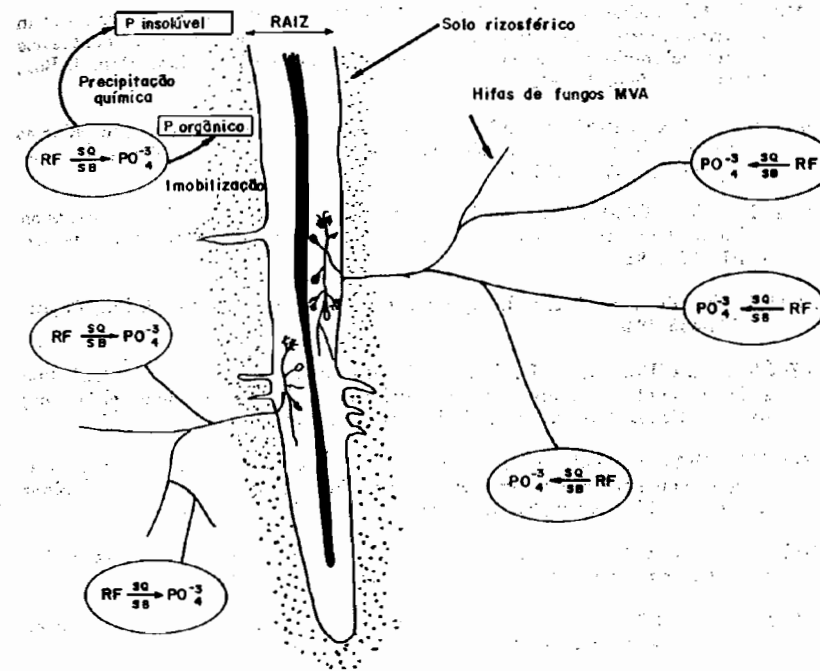


Figura 3. Participação das micorrizas VA no melhor aproveitamento de rochas fosfáticas, de acordo com Barea & Azcon-Aguilar (9), modificado.

RF = Rocha fosfática SQ = Solubilização química SB = Solubilização biológica

Em conclusão, fica evidente que a inoculação de fungos MVA e as práticas de manejo específicas podem levar a aumentos de produção e economia de insumos agrícolas.

LITERATURA CITADA

1. ABBOTT, L.K. & ROBSON, A.D. The role of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in agriculture and the selection of fungi for inoculation. Aust. J. Agric. Res., Victoria, 33:339-408, 1982.

2. ALLEN, M.F.; MOORE, Jr, T.S. & CHRISTENSEN, M. Phytohormone changes in *Bouteloua gracilis* infected by vesicular-arbuscular mycorrhizae: I. Cytokinin increase in the host plant. *Can. J. Bot.*, Ottawa, 58:371-374, 1980.
3. ALLEN, M.F.; MOORE Jr, T.S. & CHRISTENSEN, 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.*, Ottawa, 60:468-471, 1982.
4. ANTUNES, V. & CARDOSO, E.J.B.N. O fósforo e a micorriza vesículo-arbuscular no crescimento de porta-enxertos de citros cultivados em solo natural. *R. bras. Ci. Solo*, Campinas, 14:277-282, 1990.
5. ANTUNES, V. & CARDOSO, E.J.B.N. Growth and nutrient status of citrus plants as influenced by mycorrhiza and phosphorus application. *Plant Soil*, Hague, 131:11-19, 1991.
6. ASAI, T. Über die Mykorrhizenbildung der Leguminosen Pflanzen. *Jpn. J. Bot.*, Tóquio, 13:463-485, 1948.
7. AZCÓN, 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.*, Oxford, 8:135-138, 1976.
8. BALTRUSCHAT, H. Field inoculation of maize with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi by using expanded clay as carrier material for mycorrhiza. *Journal of Plant Diseases and Protection*, Stuttgart, 94:419-430, 1987.
9. BAREA, J.M. & AZCÓN-AGUILAR, C. Mycorrhizas and their significance in nodulating nitrogen-fixing plants. *Adv. Agron.*, New York, 36:1-54, 1983.
10. CARDOSO, E.J.B.N. Efeito da micorriza vesículo-arbuscular e fosfato-de-rocha na simbiose soja - *Rhizobium*. *R. bras. Ci. Solo.*, Campinas, 9:125-130, 1985.
11. CARDOSO, E.J.B.N. Eficiência de fungos micorrízicos vesículo-arbusculares em soja, com *Rhizobium japonicum* e fosfato de rocha, em função do tipo de solo. *R. bras. Ci. Solo*, Campinas, 10:17-23, 1986.
12. CARDOSO, E.J.B.N.; ANTUNES, V.; SILVEIRA, A.P.D. & OLIVEIRA, M.H.A. Eficiência de fungos micorrízicos vesículo-arbusculares em porta-enxertos de citros. *R. bras. Ci. Solo*, Campinas, 10:25-30, 1986.
13. CARDOSO, E.J.B.N. & VALDEBENITO-SANHUEZA, R.M. Problemas fitossanitários na produção de inoculante de fungo micorrízico vesículo-arbuscular. *Fitopatol. bras.*, Brasília, 10:671-674, 1985.
14. CARR, G.R.; HINKLEY, M.A.; LE TACON, F.; HEPPEL, C.M.; JONES, M.G.K. & THOMAS, E. Improved hyphal growth of two species of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in the presence of suspension-cultured plant cells. *New Phytol.*, Oxford, 101:417-426, 1985.

15. CHAMBERS, C.A.; SMITH, S.E. & SMITH, F.A. Effects of ammonium and nitrate ions on mycorrhizal infection, nodulation and growth of *Trifolium subterraneum*. *New Phytol.*, Oxford, 85:47-62, 1980.
16. CRUSH, J.P. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. VII. Growth and nodulation of some herbage legumes. *New Phytol.*, Oxford, 73:743-749, 1974.
17. DAFT, M.J. & EL-GIAHMI, A.A. Effects of *Glomus* infection on three legumes. In: SANDERS, F.E.; MOSSE, B. & TINKER, P.B., eds. *Endomycorrhizas*. New York. Academic Press. 1975. p.581-592.
18. DANIELS, B.A. & MENGE, J.A. Hyperparasitism of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Phytopathology*, St. Paul, 70:584-588, 1980.
19. DEHNE, H.W. & BACKHAUS, G.F. The use of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in plant production. I. Inoculum production. *Journal of Plant Diseases and Protection*, Stuttgart, 93:415-424, 1986.
20. DUDDRIGE, J.A. Specificity and recognition in mycorrhizal associations. In: Physiological and genetical aspects of mycorrhizae. Proceedings of the 1st. European Symposium on Mycorrhizae. Dijon, 1-5 July 1985. In: GIANINAZZI-PEARSON, V. & GIANINAZZI, S., eds., Paris. 1986. p. 45-58.
21. ELMES, R.P. & MOSSE, B. Vesicular-arbuscular endomycorrhizal inoculum production. II. Experiments with maize (*Zea mays*) and other hosts in nutrient flow culture. *Can. J. Bot.*, Ottawa, 62:1531-1536, 1984.
22. EZETA, F.N. & SANTOS, O.M. Benefício da introdução de endomicorriza eficiente na utilização de nutrientes em latossolos do Sul da Bahia. *R. bras. Ci. Solo*, Campinas, 4:13-17, 1980.
23. GERDEMANN, J.W. & NICOLSON, T.H. Spores of mycorrhizal *Endogone* species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, London, 46:235-244, 1963.
24. GIANINAZZI-PEARSON, V.; FARDEAU, J.C.; ASIMI, S. & GIANINAZZI, S. Source of additional phosphorus absorbed from soil by vesicular-arbuscular mycorrhizal soybeans. *Physiol. Vég.*, Paris, 19:33-43, 1981.
25. HAAS, J.H. & KRIKUN, J. Efficacy of endomycorrhizal-fungus isolates and inoculum quantities required for growth response. *New Phytol.*, Oxford, 100:613-621, 1985.
26. HARDIE, K. & LEYTON, L. The influence of vesicular-arbuscular mycorrhiza on growth and water relations of red clover. I. In phosphate deficient soil. *New Phytol.*, Oxford, 89:599-608, 1981.
27. HARLEY, J.L. & SMITH, S.E. Mycorrhizal symbiosis. London, Academic Press, 1983. p. 483.

28. HAYMAN, D.S.; MORRIS, E.J. & PAGE, R.J. Methods for inoculating field crops with mycorrhizal fungi. *Ann. Appl. Biol.*, London, 99:247-253, 1981.
29. HAYMAN, D.S. & TAVARES, M. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. XV. Influence of soil pH on the symbiotic efficiency of different endophytes. *New Phytol.*, Oxford, 100:367-377, 1985.
30. HEPPER, C.M. Germination and growth of *Glomus caledonium* spores: The effects of inhibitors and nutrients. *Soil Biol. Biochem.*, Oxford, 11:269-277, 1979.
31. HEPPER, C.M. Isolation and culture of VA Mycorrhizal (VAM) fungi. In: POWELL, C.L. & BAGYARAJ, D.J., eds. VA Mycorrhiza. Florida, CRC Press, 1984. p. 95-112.
32. HEPPER, C.M. & SMITH, G.A. Observations on the germination of *Endogone* spores. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, London, 66:189-194, 1976.
33. HO, I. Phytosterols in root systems of mycorrhizal and non-mycorrhizal *Zea mays* L. *Lloydia*, Cincinnati, 40:476-478, 1977.
34. HOWELER, R.H.; ASHER, C.J. & EDWARDS, D.G. Establishment of an effective endomycorrhizal association on Cassava in flowing solution culture and its effects on phosphorus nutrition. *New Phytol.*, Oxford, 90:229-233, 1982.
35. LAMBAIS, M.R. Condições edáficas que afetam o micotrofia de *Stylosanthes guianensis* (AUBI) Sw. Piracicaba, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", 1987, 102 p. (Dissertação de Mestrado).
36. LAMBERT, D.H.; COLE Jr.; H. & BAKER, D.E. Adaptation of vesicular-arbuscular mycorrhizae to edaphic factors. *New Phytol.*, Oxford, 85:513-520, 1980.
37. LIN, M.T.; MATTOS, M.A.M.; ASSIS, M. & CABEL, R. Influência de inoculantes endomicorrízicos no desenvolvimento de porta-enxertos micropropagados de macieira MM 106 em dois substratos. In: Programa e Resumos da II Reunião Brasileira sobre Micorrizas, São Paulo, 1987 a., pp. 10-11.
38. LIN, M.T.; MATTOS, M.A.; ASSIS, M. CABEL, R. Alta dependência endomicorrízica de plântulas micropropagadas de pera. In: Programa e Resumos da II Reunião Brasileira sobre Micorrizas, São Paulo, SP, 1987b. p.11-22.
39. LOPES, A.S. Solos sob "cerrado": características, propriedades e manejo. Instituto Internacional da Potassa, Ed. Piracicaba, SP, 1983. p. 162.
40. LOPES, E.S.; OLIVEIRA, E.; NEPTUNE, A.M.L. MORAES, F.R.P. Efeito da inoculação do cafeeiro com diferentes espécies de fungos micorrízicos vesicular-arbusculares. *R. bras. Ci. Solo*, Campinas, 7: 137-141, 1983.
41. MANJUNATH, A.; MAHAN, R. & BAGYARAJ, D.J. Interaction between *Beijerinckia mobilis*, *Aspergillus niger* and *Glomus fasciculatum* and their effects on growth of onion. *New Phytol.*, Oxford, 85:723-727, 1981.
42. MENGE, J.A. Utilization of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in agriculture. *Can J. Bot.*, Ottawa, 61:1015-1024, 1983.

43. MENGE, J.A. Inoculum production. In: POWELL, C.L. BAGYARAJ, D. J., Eds. VA Mycorrhiza. Boca Raton, Florida, CRC Press, 1984. p.187-203.
44. MILLER-WIDEMAN, M.A. & WATRUD, L.S. Sporulation of *Gigaspora margarita* on root cultures of tomato. *Can. J. Microbiol.*, 30:642-646, 1984.
45. MOSSE, B. Advances in the study of vesicular-arbuscular mycorrhiza. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 11:171-196, 1973 a.
46. MOSSE, B. The role of mycorrhiza in phosphorus solubilization. GIAM IV. Global impacts of Applied Microbiology. 4 th International Conference Abstracts. São Paulo, Brazil, 1973 b.
47. MOSSE, B. Specificity in VA Mycorrhizas. In: SANDERS, F.E.; MOSSE, B. TINKER, P.B., eds. *Endomycorrhizas*. Academic Press, London, 1975. p.469-509.
48. MOSSE, B. The role of mycorrhiza in legume nutrition on marginal soils. In: VINCENT, J.M.; A.S. WHITNEY & J. BOSE (eds.). Exploiting the legume - *Rhizobium* symbiosis in tropical agriculture. College of Agriculture Miscellaneous Publication: 275-295, 1987.
49. MOSSE, B.; POWELL, C.D.; HAYMAN, D.S. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. IX. Interactions between VA mycorrhiza, rock phosphate and symbiotic nitrogen fixation. *New Phytol.*, Oxford, 76: 331-342, 1976.
50. MOSSE, B. & THOMPSON, J.P. Vesicular-arbuscular endomycorrhizal inoculum production. I. Exploratory experiments with beans (*Phaseolus vulgaris*) in nutrient flow culture. *Can J. Bot.*, Ottawa, 62:1523-1530, 1984.
51. NAGY, S.; NORDBY, H.E. NEMEC, S. Composition of lipids in roots of six citrus cultivars infected with the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus mosseae*. *New Phytol.*, Oxford, 85:337-384, 1980.
52. NORDBY, H.E.; NEMEC S., NAGY, S. Fatty acids and sterols associated with citrus root mycorrhizae. *J. Agric. Food Chem.*, 29:396-401, 1981.
53. OJALA, J.C. & JARRELL, W.M. Hydroponic sand culture systems for mycorrhizal research. *Plant Soil*, Hague, 57: 297-303, 1980.
54. PAIRUNAN, A.K.; ROBSON, A.D. & ABBOTT, L.K. The effectiveness of vesicular-arbuscular mycorrhizas in increasing growth and phosphorus uptake of subterranean clover from phosphorus sources of different solubilities. *New Phytol.*, Oxford, 84:327-338, 1980.
55. ROSS, J.P. & GILLIAM, G. Effect of *Endogone* mycorrhiza on phosphorus uptake by soybeans from inorganic phosphate. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, Madison, 37:237-239, 1973.
56. ROSS, J.P. & RUTTENCUTTER, R. Population dynamics of two vesicular-arbuscular endomycorrhizal fungi and the role of hyperparasitic fungi. *Phytopathol.*, 67: 490-496, 1977.
57. SANCHES, P.A. & SALINAS, J.G. Low-input technology for managing oxisols and ultisols in tropical America. *Adv. Agron.*, 34:279-406, 1980.

58. SCHENCK, N.C. & NICOLSON, T.H. A zoospore fungus occurring on species of *Gigaspora margarita* and other vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycologia*, 69:1049-1053, 1977.
59. SCHENCK, N.C. & PEREZ, Y. Manual for the identification of VA mycorrhizal fungi. International Culture Collection of VA Mycorrhizal fungi (INVAM), Ed. University of Florida, Gainesville, Florida, 1987. p.245.
60. SIEVERDING, E. & SAIF, S.R. VA mycorrhiza management: a new, low cost, biological technology for crop and pasture production on infertile soils? Discussion paper for CIAT annual review, February 1, 1984. Cali, Colombia, 1984.
61. SILVEIRA, A.P.D. da & CARDOSO, E.J.B.N. Influência do tipo de solo e do fungo micorrízico vesículo-arbuscular no desenvolvimento de três cultivares de feijão. *R. bras. Ci. Solo*, Campinas, 11:36-44, 1987.
62. SIQUEIRA, J.O.; HUBBELL, D.H.; KIMBROUGH, J.W.; SCHENCK, N.C. *Stachybotrys chartarum* antagonistic to azygospores of *Gigaspora margarita*. *Soil Biol. Biochem.*, Ottawa, 16:679-681, 1984.
63. SIQUEIRA, J.O.; MAHMUD, A.W. HUBBELL, D.H. Comportamento diferenciado de fungos formadores de micorrizas vesicular-arbusculares em relação à acidez do solo. *R. bras. Ci. Solo*, Campinas, 10:1116, 1986.
64. SIQUEIRA, J.O.; SYLVIA, D.M.; GIBSON, J.; HUBBELL, S.H. Spore germination, and germ tube elongation of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Can. J. Microbiol.*, Ottawa, 31:965-972, 1985.
65. SPARLING, G. P. & TINKER, P.B. Mycorrhizal infection in Pennine grassland. III. Effects of mycorrhizal infection on the growth of white clover. *J. Appl. Ecology*, London, 15: 959-964, 1978.
66. ZAMBOLIM, L. & SIQUEIRA, J.O. Importância e potencial das associações micorrízicas para a agricultura. Empresa de Pesquisa Agropecuária de Minas Gerais, Belo Horizonte, M.G., 1985. p.36. (Série Documento, 26)

ECTOMICORRIZAS

Margarida M. Bellei⁽¹⁾ & Eulália Maria S. Carvalho⁽²⁾

INTRODUÇÃO

As micorrizas são estruturas complexas resultantes da simbiose de dois componentes: as raízes das plantas e certos fungos do solo. Nessa interação fungo-raiz, o fungo proporciona à planta uma maior capacidade de utilização de água e nutrientes, principalmente quando estes se encontram em níveis limitantes. Outros benefícios incluem maior tolerância da planta a condições de estresse tais como extremos de pH no solo, presença de metais e efeitos de agentes fitopatogênicos (1,18,24). A planta, por outro lado, fornece ao fungo fotossintatos necessários para o seu desenvolvimento e propicia um *habitat* intra-radicular protegido.

A maioria das plantas está associada a um de dois tipos de micorrizas que têm características estruturais diferentes: as ecto e as endomicorrizas (43,48). As ectomicorrizas cujo prefixo ecto indica "externo" (do grego "ektós"), são um tipo de micorriza em que, entre outras diferenças, o componente fúngico se desenvolve na raiz, nos espaços intercelulares do córtex, sem que ocorra penetração celular. O contrário ocorre nas endomicorrizas, em que o fungo se desenvolve intracelularmente.

As ectomicorrizas ocorrem em um grupo restrito de plantas (cerca de 5%) que, no entanto, são importantes economicamente, em particular para o setor florestal. Essas plantas com frequência, dependem obrigatoriamente da

⁽¹⁾ Departamento de Microbiologia e Parasitologia - Universidade Federal de Santa Catarina, Caixa Postal 476, CEP 88.000, Florianópolis, SC.

⁽²⁾ Departamento de Fitotecnia - Universidade Federal do Piauí, Campus Agrícola da Socopo, CEP 64.050, Teresina, Pi.

simbiose, para atingirem um desenvolvimento adequado nos viveiros e para sobreviverem em local definitivo (33).

O benefício potencial das ectomicorrizas tornou-se atualmente mais evidente (40). Contribuiu para tal situação a necessidade recente na maioria dos países, de aumentar a produção de combustível proveniente de fontes renováveis (38). Conseqüentemente, em alguns países, programas de micorrização controlada vêm sendo desenvolvidos com êxito, propiciando aumentos significativos na produção de biomassa florestal. O estabelecimento desses programas tem sido acompanhado de implicações importantes. Os fungos ectomicorrízicos podem "moldar" as plantas para locais onde, isoladamente, não teriam produção viável do ponto de vista econômico, que implica um aumento das áreas utilizáveis pela incorporação de áreas marginais. A sua aplicação possibilita, também, redução considerável no uso de fertilizantes e biocidas e, conseqüentemente, o estabelecimento de uma agricultura menos dependente de energia e menos poluidora do ecossistema.

É nos trópicos, entretanto, que os benefícios da simbiose ectomicorrízica têm maior potencial para exploração. O desenvolvimento florestal nessas regiões é sobretudo baseado na introdução de exóticas que dependem obrigatoriamente de ectomicorrizas (31). Além disso, como a maioria das plantas apresenta endomicorrizas, a possibilidade de existência de inóculo natural, como ocorre nas regiões temperadas, é escassa. Finalmente, os solos tropicais são, com frequência, pobres em nutrientes, particularmente fósforo. As deficiências de nutrientes nas plantas crescidas nesses solos podem ser parcialmente supridas pelos fungos micorrízicos.

No Brasil, é praticamente desconhecida a condição micorrízica das plantas nas florestas nativas, e apenas algumas áreas restritas reflorestadas com exóticas, como o *Pinus* e *Eucalyptus*, foram, até o presente estudadas (7,39,45,52). Nessas regiões os fungos ectomicorrízicos foram introduzidos de forma não controlada, e as inoculações das mudas nos viveiros, quando ocorrem, ainda vêm sendo feitas de forma ineficiente. Os métodos de inoculação são usados de forma inadequada e contribuem para o estabelecimento irregular dos plantios, particularmente em regiões com solo de baixa fertilidade (7).

Entre os países tropicais, o Brasil dispõe de um dos programas de estabelecimento de plantações homogêneas mais arrojados, já que a taxa de plantio anual se aproxima de 500.000 ha. Esta taxa, no entanto, é insuficiente para atender às estimativas de perdas de florestas, e, até o ano 2000, estima-se que o Brasil deverá possuir 16 milhões de ha de área reflorestada, para que seja atendida a demanda interna e externa de madeira. Essa área poderá, no entanto, ser reduzida para 10 milhões de hectares, se novas técnicas que visem o aumento de produtividade florestal forem aplicadas.

HOSPEDEIROS E FUNGOS

HOSPEDEIROS

Em regiões temperadas

Cerca de 90% das árvores das florestas das regiões de clima temperado formam ectomicorrizas. São hospedeiros típicos de fungos ectomicorrízicos as plantas pertencentes às famílias Fagaceae (*Fagus*, *Quercus*), Tiliaceae (*Tilia*), Betulaceae (*Coryllus*, *Betula*) e Pinaceae. Todos os membros das Pinaceae, família que inclui gêneros de plantas de interesse florestal (*Pinus*, *Abies*, *Picea*, *Larix*, *Pseudotsuga*, *Tsuga*,...), formam ectomicorrizas (22,29). O gênero *Pinus*, entretanto, inclui espécies temperadas e tropicais. No Brasil, os dois grupos podem ser encontrados em diferentes regiões.

A maioria das plantas das regiões temperadas apresenta apenas um tipo de micorriza. Contudo, algumas famílias tais como as Salicaceae e Rosaceae, podem se associar a ambos os tipos, ecto e endomicorrizas. O gênero *Alnus* que pertence às Betulaceae produz também os dois tipos.

Em regiões tropicais

É difícil generalizar sobre a condição micorrízica das plantas das regiões tropicais, uma vez que muitas áreas não foram ainda convenientemente estudadas. No entanto, alguns pesquisadores indicam que, nos trópicos cerca de 95% das árvores são endomicorrízicas; as ectomicorrízicas podem, entretanto, ocorrer nas plantas das famílias Cesalpiniaceae, Dipterocarpaceae, Myrtaceae (*Eucalyptus*), Fagaceae (*Quercus*), Pinaceae (*Pinus*) e algumas Euphorbiaceae (22). Nas regiões tropicais, as ectomicorrizas estão geralmente associadas a florestas densas, monoespecíficas e desenvolvidas em solos pouco férteis (25).

Em regiões de vegetação nativa, tipo cerrado, foram encontradas no Brasil, entre 58 espécies, apenas duas com ectomicorrizas: *Balbinia hotophila* (Cesalpiniaceae) e *Campomanesia coerulea* (Myrtaceae) (46).

As principais exóticas utilizadas no reflorestamento de extensas áreas nos trópicos, o *Pinus* e o *Eucalyptus*, apresentam também ectomicorrizas. O *Eucalyptus*, entre outros poucos gêneros, pode apresentar tanto ecto como endomicorrizas. No entanto, quando adulta em seu *habitat* natural, é sobretudo ectomicorrízica (22). No Brasil, as ectomicorrizas parecem também predominar em plantios adultos nas regiões do sul do país, particularmente em Santa Catarina e no sudeste de Minas Gerais, enquanto que as endomicorrizas incidem particularmente em plantios jovens (até 12 meses) e nos viveiros quando o substrato utilizado veicula o inóculo destes fungos.

FUNGOS

Em regiões temperadas

Estima-se que mais de 2000 espécies de fungos sejam potencialmente ectomicorrízicas nas regiões de clima temperado. Destas, a maior parte pertence à subdivisão Basidiomycotina, alguns são gêneros dos Ascomycotina e apenas um gênero pertence a Zygomycotina (47). Entre os Basidiomycotina, famílias inteiras desenvolveram a capacidade micorrízica. Em outros casos, apenas alguns gêneros dentro de uma família, ou uma família inteira, podem não dispor de membros com essa capacidade (12). Os principais gêneros e espécies de fungos foram apresentados em diversas publicações. Os gêneros mais frequentemente encontrados são: *Amanita*, *Boletus*, *Cantharellus*, *Cortinarius*, *Gomphidius*, *Hebeloma*, *Hygrophorus*, *Inocybe*, *Lactarius*, *Russula*, *Tricholoma*, *Rhizopogon*, etc.

É comum uma espécie de planta estar associada a centenas de fungos ectomicorrízicos. Alguns destes fungos podem associar-se a diversos hospedeiros (especificidade alta), enquanto que outros são hospedeiros específicos (especificidade restrita). Em casos de especificidade restrita, é possível distinguir dentre uma espécie de fungo, isolados ou ecótipos, especialmente adaptados a certos hospedeiros (32).

Em regiões tropicais

Existem poucos trabalhos com descrições claras ou ilustrações sobre a ocorrência de ectomicorrizas em plantas de regiões tropicais. Recentemente, em 1986, foram estudados em vários países (Zâmbia, Tanzânia, Índia, Gana, Nova Guiné, Peru) dezessete gêneros de plantas nativas pertencentes a seis famílias (5). Embora diversos tipos de ectomicorrizas tenham sido caracterizados, apenas duas espécies de fungos ectomicorrízicos foram identificados. É provável que o isolamento em meio de cultura dos simbiontes seja difícil, devido ao desconhecimento das exigências nutricionais desses fungos (3).

No que se refere a *Pinus*, planta que ocorre em extensas áreas de florestas nos trópicos, foram efetuados diversos levantamentos que identificaram fungos associados a espécies tropicais em diferentes regiões, particularmente na América Central e no Caribe (31). A maioria dos fungos ectomicorrízicos associados aos *Pinus* exóticos inclui espécies como: *Suillus granulatus*, *Rhizopogon luteolus*, *Boletus luteus*, *Scleroderma bovista* e *Hebeloma crustuliniforme*.

No Brasil, o potencial micorrízico de florestas nativas e exóticas é praticamente desconhecido. Alguns levantamentos em áreas específicas e em florestas homogêneas de *Pinus* em Minas Gerais permitiram a identificação dos seguintes fungos: *Suillus granulatus*, *Inocybe lanuginella* e *Scleroderma fuscum* (7). *Telephora terrestris* e *Rhizopogon* spp. foram também identificados em diver-

sas espécies de *Pinus* e regiões no país. Em florestas de *Eucalyptus* em Viçosa (MG), foram encontrados *Pisolithus tinctorius* e *Scleroderma* sp. em um levantamento realizado (39). A presença de *P. tinctorius* em diversas espécies de *Eucalyptus* em São Paulo e Santa Catarina, foi também confirmada (52). A pouca diversidade de simbiontes nas regiões de *Pinus* tropicais em Minas Gerais, contrasta com a alta diversidade verificada em algumas plantações comerciais de *Pinus* em Santa Catarina. Estas plantações possuem, no entanto, *Pinus* de regiões temperadas e fungos típicos dessas regiões (*Amanita*, *Rhizopogon*, *Inocybe*).

Identificação do fungo

A identificação precisa do fungo simbiote da ectomicorriza é fundamental. No entanto, a maior parte dos fungos citados como ectomicorrízicos na literatura resulta de observações da ocorrência freqüente de frutificações em associação com uma espécie de planta e, também, de resultados de síntese in vitro da micorriza, isto é, produção da micorriza a partir de simbiontes assépticos em condições controladas de laboratório. Poucas são citadas como resultado da utilização de critérios que conferem maior validade à identificação. Esse fato tem levado à utilização em trabalhos de pesquisa e na prática de fungos ectomicorrízicos cuja associação provavelmente, não ocorreria em condições naturais. Com a finalidade de identificar o fungo simbiote da ectomicorriza, Zak (50), definiu 4 critérios:

- a) verificação de conexão entre micorriza e esporocarpo;
- b) comparação dos micélios circundantes da micorriza e esporocarpo (por análise de cor e reação com bases e ácidos);
- c) isolamento do fungo ectomicorrízico, sendo que, este isolamento pode ser feito: (1) a partir de ectomicorriza (manto fúngico que encobre a raiz); e (2) a partir de esporocarpo;
- d) e síntese da ectomicorriza in vitro (inoculação do fungo em plântulas cultivadas em substrato esterilizado).

MORFOLOGIA

CARACTERÍSTICAS MICROSCÓPICAS

Em corte transversal, uma ectomicorriza inclui três componentes fúngicos perfeitamente identificáveis ao microscópio: a manta fúngica (m), a rede de Hartig (R) e o micélio circundante (mc) (Figura 1) (12,15,23).

A manta fúngica é uma massa de hifas, esparsa ou por vezes espessa, que pode desenvolver em alguns casos a organização de um falso tecido

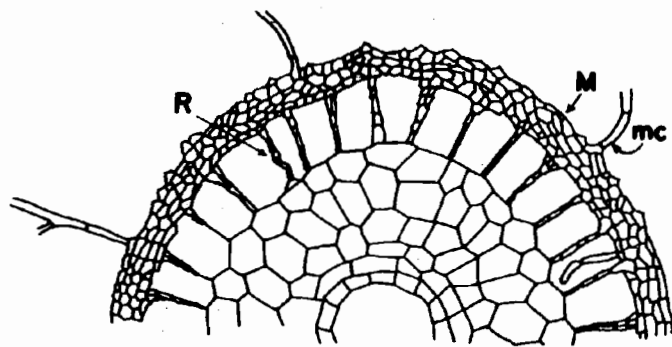


Figura 1. Corte transversal de ectomicorriza.
M: manta fúngica; R: rede de Hartig; mc: micélio circundante.

parenquimatoso e que rodeia externamente a raiz (12). A manta varia em estrutura e espessura. Diferenças na estrutura da manta incluem: maior ou menor coesão das hifas, conformação das hifas, presença de ornamentos (cistídeos), etc. A sua espessura varia em regra entre 20-40 μm , o que pode representar uma biomassa significativa da micorriza (entre 20 a 40% do volume total da micorriza e entre 35 a 40% do peso seco). A manta é um dos componentes da ectomicorriza com maior importância na classificação, constituindo um local de armazenamento de reservas nutricionais e desempenhando papel importante na exclusão de agentes fitopatogênicos (16).

A **Rede de Hartig** é uma região da micorriza em que o fungo, ligado externamente à manta, penetra a raiz, intercelularmente, ocupando algumas camadas do córtex, sem, porém, ultrapassar a endoderme. É o local que inclui a interface hospedeiro-fungo e onde se estabelecem as trocas entre os simbiontes. Esta interface pode ser de dois tipos: parede da célula da planta - parede do fungo ou parede da célula da planta modificada (zona de contato) - parede do fungo. Essa zona de contato parece resultar de uma modificação produzida pelo fungo na célula da planta. A interface de contato planta-fungo ocupa uma área extensa uma vez que as hifas se ramificam de forma labiríntica e produzem enzimas modificadoras da parede da planta que atuam na formação da zona de contato.

O processo da morfogênese de uma ectomicorriza pode ser dividido em diversas fases: desenvolvimento do fungo estimulado pelos metabólitos radiculares; formação de um envelope de hifas na raiz (manta insipiente); penetração intercelular por hifas isoladas (rede de Hartig); modificações da morfologia do fungo e formação de um tecido labiríntico na rede de Hartig com extensão do tecido

labiríntico para a formação da manta. A verdadeira manta fúngica é, portanto, formada posteriormente ao estabelecimento do fungo no córtex na rede de Hartig.

O **micélio circundante** que irradia no solo em torno da raiz pode ser esparso ou denso e pode incluir hifas isoladas, feixes de hifas ou rizomorfas, escleródios e frutificações. Na produção de cada um desses elementos estão envolvidos fatores hormonais e nutricionais específicos. Assim, as rizomorfas, que são cordões de hifas altamente organizados que atingem grandes extensões, exigem para a sua formação uma razão crítica entre teor de carbono e nitrogênio no substrato. Essas estruturas estão relacionadas com o transporte de água e nutrientes do solo para a planta. A sua organização, que é variada, possibilita o transporte de nutrientes com eficiência e resiste à seca e ao atrito no solo. A ocorrência de frutificação dos simbiontes fúngicos, por sua vez, é restrita a épocas do ano específicas porque depende de condições ambientais e do estado nutricional e hormonal do fungo.

CARACTERÍSTICAS MACROSCÓPICAS

A ectomicorriza, quando comparada com a raiz não colonizada, cresce mais lentamente e tem um padrão de crescimento diferente (16). Por este motivo é frequentemente possível reconhecer ectomicorrizas a olho nú no próprio local de coleta. O padrão de crescimento da ectomicorriza é determinado pelo hospedeiro. Harley (15) usou características da morfologia grosseira das ectomicorrizas para a sua classificação. Considerou diferentes tipos de ectomicorrizas de Faia que designou como ectomicorrizas superficiais, piramidais, coralóides e nodulares, entre outros.

As *ectomicorrizas superficiais* são semelhantes às raízes não colonizadas, das quais diferem, no entanto, por apresentarem uma manta destacável. As *piramidais*, que podem também ocorrer em *Eucalyptus*, são conjuntos de micorrizas simples que evoluem para sistemas complexos (agrupamentos de micorrizas) denominados sistemas piramidais, visto que as micorrizas se distribuem em torno de um eixo radicular e são progressivamente menores na direção deste eixo, tal como em uma pirâmide. As ectomicorrizas *dicotômicas* são aquelas em que a raiz se bifurca e, quando de forma repetida são chamadas *coralóides*. Os tipos dicotômicos e coralóides são frequentemente encontrados em espécies de *Pinus*. Este gênero pode também apresentar *ectomicorrizas nodulosas* quando as bifurcações são curtas e repetidas assemelhando-se a nódulos. Este tipo, no entanto, ocorre com pouca frequência.

Para além destas modificações morfológicas, as ectomicorrizas são, geralmente, brancas, negras ou coloridas, de forma idêntica à coloração do fungo simbiote envolvido, o que facilita a sua detecção na manta morta de folhas ou no solo da floresta.

SISTEMAS DE CLASSIFICAÇÃO

Vários sistemas de classificação têm sido propostos para diferenciar tipos de ectomicorrizas e identificar fungos simbiotes pelas características morfológicas e anatômicas da micorriza. As ectomicorrizas são classificadas com base em aspectos morfológicos, padrões de ramificação, cor e estrutura superficial.

Os sistemas de classificação propostos inicialmente agrupavam as ectomicorrizas em tipos morfológicos de definição ampla, com base em critérios arbitrariamente escolhidos e supostamente constantes, como por exemplo, a morfologia e a cor. Melin (28) enquadrou as ectomicorrizas em quatro grupos com base na morfologia. Em 1959, Dominik (10) utilizou um sistema mais minucioso, mas não considerou a espécie do hospedeiro, agrupando as micorrizas em 12 subtipos de acordo com a cor, estrutura e características superficiais da manta. Publicou posteriormente, em 1969 (11), uma chave para designar ectomicorrizas coletadas em condições naturais que é, até hoje, uma das mais completas para a determinação de tipos de ectomicorrizas. Um dos inconvenientes na sua utilização, no entanto, é a distinção feita por Dominik entre vários tipos de ectomicorrizas com base em características observadas em cortes transversais e na cor da ectomicorriza.

Mais recentemente, as ectomicorrizas têm sido agrupadas de acordo com critérios de baixa variabilidade e os sistemas de classificação têm procurado agrupar as ectomicorrizas de um gênero ou espécie de planta de importância econômica para países ou regiões específicas de um país. Na Austrália, Chilvers (8) propôs um sistema de classificação de ectomicorrizas de eucalipto baseado principalmente na organização do tecido da manta e na estrutura das rizomorfias. Essa caracterização possibilitou a distinção de oito tipos de ectomicorrizas desse hospedeiro. Nos EUA, Zak (50), em 1971, propôs um sistema de caracterização e identificação de ectomicorrizas de coníferas, com base, principalmente, em características do micélio circundante, das rizomorfias, da textura do manto e da cor desenvolvida na presença de reagentes químicos. Posteriormente, em 1973, Zak (51), ampliou seu sistema pela inclusão de outras características, dentre elas a espécie do hospedeiro.

Diversos pesquisadores têm revisto mais recentemente os sistemas de classificação e confirmado a deficiência nas descrições efetuadas das ectomicorrizas, bem como a carência de ilustrações adequadas para o reconhecimento macroscópico das micorrizas (2,4). No sentido de minimizar estes inconvenientes, uma chave diagnóstica para as ectomicorrizas em geral foi publicada por Agerer, em 1987, no *Atlas Colorido de Ectomicorrizas* (3), que tem por objetivos caracterizar as ectomicorrizas formadas por diversos fungos em hospedeiros, tais como *Picea*, *Fagus*, *Pinus*, *Larix* e *Betula*, e apresentar descrições das características da morfologia das ectomicorrizas. O atlas apresenta também ilustrações dos fungos simbiotes envolvidos e das micorrizas correspondentes.

É, entretanto, lastimável que os sistemas de classificação de ectomicorrizas propostos até o presente não tenham sido experimentados em um número de casos representativo.

FISIOLOGIA

As ectomicorrizas representam uma forma de simbiose mutualística ou de parasitismo duplo em que intervêm balanços sensíveis de forças entre os simbiotes e são produzidos diversos metabólitos que viabilizam a interação. Sob esta perspectiva os fungos ectomicorrízicos se comportam como parasitas cuja capacidade agressiva é neutralizada no sentido do mutualismo pelas forças de proteção da planta hospedeira (30). Devido à complexidade anatômica da simbiose micorrízica o estabelecimento de técnicas de cultivo *in vitro* dos simbiotes e de síntese de ectomicorrizas facilitou sobremaneira a definição das necessidades nutricionais para crescimento de cada simbiote e do seu papel na interação.

O QUE RECEBE O FUNGO

Fontes de carbono

Os fungos ectomicorrízicos utilizam no cultivo *in vitro* um grande número de hexoses, tais como a glicose, manose e a frutose; dissacarídeos como a celobiose, a sacarose e a trealose; e ainda certas glucanas como o amido, a pectina e a dextrina (12). Ao contrário da maioria dos decompositores de matéria orgânica da serapilheira, a capacidade destes fungos para degradar, *in vitro*, fontes de carbono complexas como a celulose e a lignina é limitada, e nem todos utilizam a pectina. Em consequência, os fungos ectomicorrízicos são fracos competidores em condições saprofíticas, na rizosfera, uma vez que nessa região competem pelas formas mais simples de carbono que são efêmeras e consumidas por numerosos microrganismos. Em simbiose com as plantas, por outro lado, ocupam um habitat privilegiado, ao abrigo da competição e antibiose resultantes das atividades da microbiota rizosférica e têm assegurado o suprimento de compostos de carbono que é derivado do hospedeiro fotolito-trófico.

Diversos pesquisadores demonstraram que os fotossintatos, particularmente a sacarose, constituem a principal forma de carbono translocado no floema, sendo transferidos na raiz da planta para o fungo (14,16).

A sacarose translocada é hidrolisada em glicose e frutose, que rapidamente se convertem em substâncias de reserva (trealose, manitol e glicogênio) para o fungo. Estes carboidratos não são diretamente utilizáveis pela planta. O dreno a partir da fonte de produção é, por sua vez, mantido, porque as substâncias de reserva são consumidas pelo fungo, e, em consequência, é estimu-

lada a translocação de sacarose para a raiz o que, por sua vez, estimula a fotossíntese. A produção de hormônios pode também estar envolvida nesta estimulação.

Fatores de crescimento

Os basidiomicetos, que formam ectomicorrizas requerem frequentemente, vitaminas do grupo B, como a tiamina, a biotina, o ácido pantotênico nicotínico e o inositol para crescimento *in vitro*. Em alguns casos, porém, não é suficiente a adição dessas vitaminas e fatores estimulantes desconhecidos, que estão presentes nos exsudatos radiculares e nos extratos de serapilheira e de levedura, é que são requeridos para o crescimento desses fungos.

Alguns fungos mais exigentes, ainda, crescem apenas na presença do sistema radicular de plantas hospedeiras e outros, tais como *Clavaria* sp., não foram até o presente cultivados *in vitro*, o que define exigências estritas para crescimento.

O QUE RECEBE A PLANTA

Nutrientes

A simbiose ectomicorrizica propicia uma ampliação no tempo e no espaço do sistema de absorção de nutrientes para a planta. As ectomicorrizas têm maior longevidade que as raízes não infectadas e propiciam um aumento da capacidade de exploração do solo, devido sobretudo, à presença do micélio circundante. Este micélio torna a ectomicorriza mais eficiente na absorção de nutrientes, particularmente quando estes se encontram em níveis limitantes.

São principalmente íons, tais como, o NH_4^+ , SO_4^{2-} , Zn^{2+} e Cu^{2+} , relativamente imóveis na solução do solo, cuja absorção pelas micorrizas é mais estimulada. As hifas ou rizomorfas do fungo ectomicorrizico no solo substituem eficientemente os pêlos radiculares da planta e translocam ainda, água e alguns nutrientes orgânicos.

Nitrogênio

O crescimento *in vitro* dos fungos ectomicorrizicos é mais rápido na presença de amônio (NH_4^+) do que nitrato (NO_3^-) (14). O amônio é, também, a forma de nitrogênio mais comum nos habitats da maioria dos hospedeiros de fungos ectomicorrizicos, cujo baixo pH não facilita os processos de nitrificação. Em solos calcáreos, por outro lado, os nitratos são predominantes, e, nessas condições, representam papel importante, os fungos, que podem também utilizar os nitratos.

O amônio é rapidamente absorvido e translocado pelo fungo até a manta fúngica, onde, juntamente com o carbono derivado das reservas (carboidra-

tos) do fungo, são biossintetizados aminoácidos (ácido glutâmico e a glutamina). É possível que estes aminoácidos são mantidos na forma solúvel para o suprimento da planta em condições de carência sendo a rede de Hartig o local de transferência dos aminoácidos do fungo para a planta.

Segundo modelo sugerido por France & Reid (14), em condições de baixa disponibilidade de nitrogênio, é na raiz que os aminoácidos se acumulam e, gradativamente, são utilizados no suprimento das necessidades de crescimento desse órgão. Quando o carbono se torna limitante, o transporte de aminoácidos é redirecionado para o caule, resultando em crescimento da parte aérea, produção de fotoassimilados e, seguidamente, translocação de carboidratos para a raiz. Estes carboidratos são, portanto, fundamentais na manutenção da biomassa fúngica e, ainda, no suprimento de carbono para biossínteses de compostos nitrogenados, utilizados pela planta hospedeira.

Fósforo

O fósforo pode estar presente nos solos em duas formas: inorgânico (disponível e não disponível) e orgânico, principalmente sob a forma de fitatos e fosfatos de inositol. As plantas requerem fosfato na sua nutrição e a sua absorção do solo é tornada problemática não só pelo fato desses íons serem relativamente imóveis, como também por, frequentemente, se encontrarem em baixa disponibilidade na solução do solo. O poder de absorção da planta com ectomicorrizas, para os fosfatos, varia com diversos fatores do meio. Tais fatores podem ser bióticos (isolado do fungo ectomicorrizico) e abióticos (umidade, temperatura, concentração do H_2PO_4^- na solução do solo, etc.)

Inúmeras pesquisas têm mostrado que as ectomicorrizas melhoram a eficiência na absorção de fosfato, o que em parte explica o estímulo no crescimento das plantas com ectomicorrizas, principalmente quando estas últimas são desenvolvidas em solos nutricionalmente pobres (6,12,16,28).

A maior parte do fosfato absorvido pelo fungo é acumulado na manta fúngica, subseqüentemente a períodos de alta disponibilidade. Do total absorvido, 30-45% são convertidos em reservas de polifosfatos que podem ser visualizados como grânulos corados metacromáticos, após coloração com azul de toluidina. Esta conversão em polifosfato é rápida e depende de energia. A transferência de fosfatos ocorre a nível da rede de Hartig e é um processo complexo.

Existe controvérsia sobre a possibilidade das ectomicorrizas propiciarem a utilização de formas de fósforo não diretamente disponíveis. A produção de fosfatases tem sido apontada como um mecanismo que viabiliza, nesses fungos, a capacidade de aumentar a disponibilidade de P no solo por solubilização (17,34). Os fungos ectomicorrizicos exsudam também ácidos orgânicos que podem atuar como quelantes de metais. Esta capacidade dos fungos ectomicorrizicos pode ser

constatada pela visualização de cristais de oxalato de cálcio na manta de algumas ectomicorrizas, particularmente em *Pinus*. O ácido oxálico produzido por fungos ectomicorrizicos tem sido responsabilizado pelo aumento na disponibilidade de P, Ca, Mg e Al na solução do solo. No entanto, alguns experimentos designados para comprovar a capacidade solubilizadora de fosfatos pelos fungos ectomicorrizicos não confirmam esta hipótese.

Outros minerais

Estudos com elementos radioativos têm mostrado que os fungos ectomicorrizicos absorvem e translocam outros íons que não o fosfato, amônio ou nitrato. As rizomorfas e as frutificações dos fungos no solo dispõem de concentrações mais altas de Cu, Mn, Mg, Ca, Fe e Zn do que os órgãos das plantas sem micorrizas.

Metabólitos diversos

Três tipos de metabólitos, produzidos por fungos ectomicorrizicos, podem influir nas atividades fisiológicas das plantas hospedeiras: os hormônios ou reguladores de crescimento, os ácidos orgânicos (como foi discutido anteriormente) e os antibióticos (12,16,30,41).

Os fungos micorrizicos podem sintetizar, *in vitro*, auxinas, citoquininas e giberelinas. Para além das modificações morfológicas induzidas nas raízes, as auxinas podem também estar envolvidas em modificações fisiológicas necessárias à simbiose.

As auxinas atuam na conversão do amido (substância de reserva da planta) em carboidratos simples. Estes carboidratos são mobilizados do ponto de reserva para o local de produção da auxina, sendo que esta normalmente se concentra nas gemas e caules jovens, onde se mantêm os suprimentos nutricionais para as regiões em crescimento. É provável que estes mecanismos possibilitem da mesma forma a translocação de carboidratos para a raiz, em resposta à infecção micorrizica.

As citoquininas podem também ser operantes na interação micorrizica, já que a maioria dos fungos ectomicorrizicos isolados as produz. O seu papel, entre outros, pode estar relacionado com o retardamento do processo de maturação e suberização das raízes, o que pode implicar no aumento da longevidade das ectomicorrizas. As citoquininas podem, ainda, influenciar a mobilização de nutrientes (35).

O papel das giberelinas, entretanto, encontra-se pouco esclarecido, mas parece provável a atuação de giberelinas na hidrólise de reservas, pela interferência na produção de enzimas degradativas.

Alguns fungos ectomicorrizicos produzem antibióticos *in vitro* que, comprovadamente, estão envolvidos em processos de antibiose atuante na rizosfera. Este mecanismo promove, assim, a tolerância das plantas aos efeitos de agentes fitopatogênicos radiculares (26,27).

FATORES QUE AFETAM A COLONIZAÇÃO MICORRÍZICA

A formação de ectomicorrizas resulta de uma interação complexa de três elementos: o fungo, a planta e o ambiente. Consequentemente, diversos fatores ligados a esta trilogia afetam, de forma direta ou indireta o processo e a infecção.

O potencial de inóculo do fungo micorrizico (PIM) associado à densidade do sistema radicular condiciona o número de micorrizas que podem ser formadas em um tipo de solo.

A idade, a proveniência e as características genéticas do hospedeiro influem também na colonização micorrizica. Algumas plantas, tais como o *Eucalyptus* podem apresentar uma sucessão de infecções micorrizicas dependendo da idade. Plantas jovens (até 12 meses) apresentam endomicorrizas e, subsequentemente, a infecção ectomicorrizica predomina. Este fato, porém, parece depender do potencial de inóculo de fungos micorrizicos presentes na região e do nível de fertilização do solo.

As condições fisiológicas do hospedeiro podem determinar o estabelecimento da infecção micorrizica. Com base neste fato, Bjolkman definiu uma teoria, segundo a qual a formação de micorrizas estaria na dependência única do teor de carboidratos na raiz, isto é, na dependência da atividade fotossintética do hospedeiro (16,30). Esta teoria, no entanto, não foi sustentada por outros pesquisadores, que consideram o aumento da concentração de carboidrato na raiz como efeito e não a causa da infecção, já que os fungos ectomicorrizicos, pela sua capacidade de produzirem auxinas, podem mobilizar as reservas da planta sob a forma de carboidratos para a raiz. De forma geral é possível estabelecer que os fatores que intervêm na atividade fotossintética e que reduzem a produção de fotoassimilados não promovem a infecção micorrizica. A baixa intensidade luminosa, por exemplo, pode, além de interferir na capacidade fotossintética, reduzir nas plantas a produção de metabólitos fundamentais ao estabelecimento da simbiose. O fotoperíodo desempenha um papel comparável à intensidade luminosa.

As propriedades do solo afetam a atividade de ambos os simbiontes (42). Os fungos ectomicorrizicos requerem geralmente para crescimento ótimo *in vitro*, pH entre 4 e 6, sendo, portanto, acidófilos. O pH ótimo para a formação de ectomicorrizas *in vitro* corresponde aos níveis ótimos de pH para crescimento do fungo em cultura pura. Em condições naturais, porém, é possível que ocorra uma

adaptação dos fungos ectomicorrízicos a diferentes níveis de pH do solo, uma vez que é frequente a coexistência de isolados de fungos na mesma região, que dispõem de amplas variações nos valores de pH ótimo para o crescimento *in vitro*.

As temperaturas ótimas do solo, para a infecção e colonização das raízes por fungos ectomicorrízicos, diferem da temperatura ótima para crescimento dos fungos em cultura pura. Em condições naturais a formação de ectomicorizas ocorre, frequentemente, a temperaturas mais baixas do que aquelas requeridas para crescimento máximo *in vitro*. As temperaturas do solo interferem, ainda, com o hospedeiro (quantidades e composição de exsudatos radiculares; processos de alongamento e maturação de raiz, etc) e, assim, influenciam indiretamente o processo de infecção micorrízica.

As temperaturas ótimas do solo, para a infecção e colonização das raízes por fungos ectomicorrízicos, diferem da temperatura ótima para crescimento dos fungos em cultura pura. Em condições naturais a formação de ectomicorizas ocorre, frequentemente, a temperaturas mais baixas do que aquelas requeridas para crescimento máximo *in vitro*. As temperaturas do solo interferem, ainda, com o hospedeiro (quantidades e composição de exsudatos radiculares; processos de alongamento e maturação de raiz, etc) e, assim, influenciam indiretamente o processo de infecção micorrízica.

A umidade do solo é um fator importante na formação das ectomicorizas, que são mais frequentes em regiões úmidas e de baixa altitude do que nas regiões secas. No entanto, o excesso de umidade no solo reduz drasticamente a infecção, já que a ausência de oxigênio interfere no desenvolvimento de ambos os simbioses.

EFEITO SOBRE AS PLANTAS

NO CRESCIMENTO

A presença de ectomicorizas geralmente implica em aumento do vigor das plantas. Este aumento é, em parte, resultante de uma melhor eficiência na capacidade de absorção da raiz em relação aos nutrientes. A melhor eficiência radicular é devida aos fatores descritos a seguir:

a) Modificações da geometria da raiz ocorridas após a infecção e que amplificam a área de absorção da ectomicorriza. Estas modificações podem ser devidas a um estímulo na ramificação e alongamento das raízes colonizadas (interferência hormonal), ou a um aumento da espessura radicular ligada à presença da manta. Por este motivo, a colonização por fungos micorrízicos implica ainda modificação na distribuição da biomassa entre raiz e caule. As plantas com micorizas geralmente têm valores da razão entre peso da raiz e do caule (R/C) menores do que plantas equivalentes não micorrizadas.

b) Aumento da área de absorção devido à presença do micélio circundante da micorriza, cujas redes de hifas têm como papel principal a captação de nutrientes de volumes do solo maiores do que aqueles alcançados pelas raízes e sua veiculação para a planta.

Outros fatores que discutiremos em seguida podem também contribuir para o maior vigor das plantas com micorizas.

NA RIZOSFERA

A colonização por fungos ectomicorrízicos implica na formação, sob influência da micorriza, de uma região radicular que mantém uma atividade microbiana diferente da raiz não colonizada. Esta região é designada **micorizosfera**.

A microbiota da micorizosfera é diferente, qualitativa e quantitativamente, da microbiota da rizosfera. Alguns microrganismos presentes nessa região são suscetíveis de aumentar a disponibilidade de nutrientes para plantas, como é o caso dos fixadores de nitrogênio assimbióticos (*Beijerinckia*, *Clostridium*) (12).

TOLERÂNCIA A DOENÇAS

As ectomicorizas podem intervir, através de outros mecanismos que não a antibiose, no controle biológico de doenças provocadas por agentes fitopatogênicos radiculares. Entre esses mecanismos está a exclusão mecânica, devido à presença da manta fúngica que atua como barreira física no processo de infecção por patógenos radiculares. Assim, a ocorrência de diversas doenças radiculares causadas por *Phytophthora*, *Pythium* ou *Rhizoctonia*, e frequentemente constatadas em mudas jovens nos viveiros, pode ser reduzida pelo estabelecimento da simbiose (26,27).

Por outro lado, as ectomicorizas podem em alguns casos tornar as plantas mais suscetíveis a certo agentes fitopatogênicos, particularmente aqueles envolvidos em doenças foliares.

TOLERÂNCIA À PRESENÇA DE METAIS

O papel das ectomicorizas na tolerância das plantas a níveis tóxicos de metais é complexo. As ectomicorizas podem proporcionar, no campo, a inativação parcial, nas plantas, de concentrações, em níveis tóxicos, de metais, como, por exemplo, o zinco, presente no solo após fertilizações com matéria orgânica proveniente de esgoto. Recentemente, pesquisas realizadas em condições controladas mostraram que é impossível estabelecer generalizações sobre o papel

das ectomicorrizas na tolerância a metais. Os efeitos em uma planta dependem do fungo simbiote e do metal envolvidos e, ainda, da concentração do metal no substrato (19).

Nem todos os fungos são igualmente eficientes no aumento da capacidade das plantas para se desenvolverem na presença de metais. A variabilidade na resposta a níveis de alumínio em isolados de uma espécie foi constatada em *Pisolithus tinctorius* associado a *Eucalyptus*, em regiões do cerrado cujos solos dispõem de altos níveis desse metal (49). Fungos ectomicorrízicos com tolerância a metais devem ser selecionados para a utilização em programas de micorrização controlada, já que o estabelecimento da simbiose depende da tolerância do fungo ao metal presente no solo. Um fungo ectomicorrízico determinado pode ainda conferir tolerância de uma planta a um metal e não ter efeito na tolerância a outro metal.

O aumento da tolerância a metais pela infecção por fungos ectomicorrízicos parece ainda ser eficiente em doses baixas ou intermediárias do metal (19). Atenuação da toxidez de Cd, Cu, Ni, Pb e Zn não foi verificada em altas doses destes metais, o que sugere a interferência de um mecanismo ligado a pontos de saturação (9). Alguns pesquisadores sugerem a possibilidade de que a proteção das raízes pela manta (exclusão do metal) e a adsorção do metal na parede fúngica sejam mecanismos operantes na detoxificação. Foram sugeridos ainda outros mecanismos, tais como a precipitação de oxalatos metálicos nos espaços intercelulares do fungo e da planta e, ainda, a complexação e inativação (detoxificação metabólica) dos metais dentro das hifas fúngicas.

TOLERÂNCIA À SECA

Embora o efeito benéfico do crescimento seja devido, principalmente, a uma melhoria na eficiência da absorção de nutrientes pelas plantas, outros benefícios podem advir da presença dos fungos ectomicorrízicos.

A tolerância à seca pode ser induzida nas plantas, quando determinados fungos as colonizam (33,36). Este é o caso de *Cenococcum graniforme*, *Pisolithus tinctorius* e *Rhizopogon vinicolor*. A capacidade de absorção de água é estimulada pela presença de ectomicorrizas providas de rizomorfos, que funcionam como órgão de captação, particularmente em condições de estresse hídrico (13).

APLICAÇÕES PRÁTICAS

SITUAÇÕES QUE REQUEREM INOCULAÇÃO

A importância dos fungos ectomicorrízicos no desenvolvimento e sobrevivência de plantas de interesse florestal ficou evidente quando as tentativas

de introdução de *Pinus*, em regiões desprovidas de hospedeiros destes fungos, falharam em vários países.

Em regiões sujeitas a reflorestamentos e providas de inóculo natural de fungos ectomicorrízicos, as inoculações artificiais têm um dentre esses dois objetivos:

- a) Aumentar a densidade de inóculo existente; e
- b) Introduzir fungos mais eficientes e competitivos.

Nos viveiros onde são efetuadas desinfestações do solo, as quais visam à redução dos efeitos dos agentes fitopatogênicos e, paralelamente reduzem a viabilidade dos propágulos de fungos ectomicorrízicos, é geralmente necessária a inoculação destes fungos, a fim de aumentar a densidade de inóculo existente. Mudanças produzidas em substratos inertes, tais como a vermiculita, geralmente sujeitas a altas fertilizações, também não dispõem de micorrizas. Essas mudas, quando transplantadas, apresentam baixa sobrevivência e crescimento reduzido, o que implica estabelecimentos irregulares, replantio extensos e até abandono, a longo prazo, das áreas reflorestadas.

A introdução de fungos ectomicorrízicos de eficiência comprovada e mais competitivos tem sido efetuada com sucesso (21, 22, 44). Algumas situações que requerem a inoculação artificial de fungos ectomicorrízicos são apresentadas no quadro 1.

MÉTODOS DE INOCULAÇÃO

Diversos métodos de inoculação artificial são comumente utilizados, conforme resumo no quadro 2 (37).

SELEÇÃO DE FUNGOS MICORRÍZICOS

A seleção de fungos ectomicorrízicos pode ser efetuada em quatro níveis distintos ou combinados, desde o cultivo *in vitro*, até casa de vegetação e campo.

Quadro 1. Situações que requerem a introdução de fungos ectomicorrízicos

Fora do habitat natural dos simbiotes
Em solos sujeitos à erosão
Em regiões sujeitas a repouso prolongado
Em regiões de cultivo sistemático de plantas endomicorrízicas
Em solos sujeitos a desinfestação, fertilização e uso de defensivos agrícolas
Em substratos inertes tipo vermiculita, turfa, utilizados nos viveiros
Em regiões sujeitas a queimadas sistemáticas

Quadro 2. Métodos de inoculação de fungos ectomicorrízicos

Métodos	Observações e desvantagens
Inoculação espontânea	Micorrização não uniforme Não permite seleção dos fungos
Solo, acícula (terriço) de florestas estabelecidas	Não permite seleção dos fungos Problemas logísticos Facilita disseminação de patógenos
Raízes destacadas	Facilita disseminação de patógenos Não permite seleção dos fungos Restrito para pequenas áreas
Esporos, esporocarpos	Micorrização não uniforme, porém inóculo puro. Não adequada para fungos que não frutificam Difícil obter inóculo suficiente para aplicação em larga escala
Micélio vegetativo	Melhor método para boa micorrização. Difícil cultivo de algumas espécies Produção de inóculo em larga escala difícil para alguns fungos

Na seleção de fungos (20,48), devem ser consideradas algumas características, tais como:

a) facilidade de isolamento e cultivo em meios convencionais e em substratos disponíveis, a baixo custo. A maioria dos fungos ectomicorrízicos é de crescimento lento, razão pela qual é preferível selecionar os fungos que apresentem maiores taxas de crescimento;

b) eficiência do fungo, com relação à capacidade de formar micorrizas;

c) competitividade na interação desse fungo com a microbiota nativa do solo;

d) baixa especificidade para o conjunto de hospedeiros importantes na região;

e) adaptabilidade às condições climáticas e edáficas na região; e

f) eficiência na promoção do desenvolvimento da planta.

PRODUÇÃO DE INOCULANTES

Previamente à produção comercial de inoculantes, devem ser desenvolvidas pesquisas que visem, além da seleção, à definição de métodos de

produção comercial, que conduzam à obtenção de inoculantes com alto potencial de colonização para os hospedeiros envolvidos, de qualidade constante e que, após o armazenamento, não percam a eficiência.

No entanto, antes que esta atividade se desenvolva, diversos obstáculos de natureza técnica e política deverão ser transpostos. Estes incluem:

a) desenvolvimento de técnicas eficientes de inoculação das mudas; e

b) realização de estudos da viabilidade econômica de produção de inoculantes nas diversas regiões.

É também necessária a conscientização das empresas florestais, no sentido de uma maior integração das técnicas de produção de mudas e das técnicas que viabilizam o estabelecimento dos fungos ectomicorrízicos. É, ainda, importante o estabelecimento de uma política regulamentadora e incentivadora do uso de inoculantes de fungos micorrízicos paralelamente àquela que o Governo estabeleceu para *Rhizobium*. Este fato, associado a uma comprovação experimental da eficiência dos fungos selecionados em diversas regiões florestais no país, poderá evidenciar os benefícios derivados do uso de inoculantes.

LITERATURA CITADA

- ABELSON, P.H. Plant-fungus symbiosis. Science, Washington, 229:617, 1985.
- AGERER, R.J. Studies on ectomycorrhizae. II. Introducing remarks on characterization and identification. Mycotaxon, New York, 26: 473-492, 1986.
- AGERER, R.J. Color atlas of ectomycorrhizae. Einhorn-Verlag, Republica Federativa da Alemanha, 1987.
- AGERER, R.J. How to characterize ectomycorrhizae. In: SYLVIA, D.M.; HUNG, L.L. & GRAHAM, J.H. eds. Mycorrhizae in the next decade - Practical applications and research priorities. Nacon 7, Gainesville, 1987.
- ALEXANDRE, I.; HOGBERG, J. & HOGBERG, P. Ectomycorrhizas of tropical angiospermae trees. New Phytol., Oxford, 102:541-549, 1986.
- BOWEN, G.D. Mineral nutrition of ectomycorrhizae. In: MARKS, G.C. & KOSLOWSKI, T.T. eds. Ectomycorrhizae: their ecology and physiology. New York, Academic Press, 1973. p.151-205.
- CARVALHO, E.M.S. Caracterização e classificação de ectomicorrizas de *Pinus* spp. encontradas em florestas de Minas Gerais. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 1984, 52 p. (Tese de Mestrado).

8. CHILVERS, G.A. Some distinctive types of eucalypt mycorrhiza. *Aust. J. Bot.*, Victoria, 16:49-70, 1968.
9. DIXON, R.K. & BUSCHENA, C.A. Response of ectomycorrhizal *Pinus banksiana* and *Picea glauca* to heavy metals in soil. *Pl. Soil*, Hague, 105:265-271, 1988.
10. DOMINIK, T. Synopsis of a new classification of the ectotrophic mycorrhizae established on morphological and anatomical characteristics. *Mycopathol. Mycol. Appl.*, 11: 359-367, 1959.
11. DOMINIK, T. Key of ectotrophic mycorrhizae. *Folia. Forest. Pol. Serv. A.*, 15:309-321, 1969.
12. DOMMERGUES, Y. & MANGENOT, E.F. *Écologie microbienne du sol*. Masson, Paris, 1970.
13. DUDRIDGE, J.A.; MALIBARI, A. & READ, D.J. Structure and function of mycorrhizal rhizomorphs with special reference to their role in water transport. *Nature*, London, 287-834, 1980.
14. FRANCE, R.C. & REID, C.C.P. Interactions of nitrogen and carbon in the physiology of the ectomycorrhizae. *Can. J. Bot.*, Ottawa, 61:964-984, 1982.
15. HARLEY, J.L. *The biology of mycorrhiza*. Leonard Hill, London, 1969.
16. HARLEY, J.L. & SMITH, S.E. *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, London, 1983.
17. HO, I. & ZAC, B. Acid phosphatase activity of six ectomycorrhizal fungi. *Can. J. Bot.*, Ottawa, 57:1203-1205, 1978.
18. JEFFRIES, P. Use of mycorrhizae in agriculture. *CRC Crit. Rev. Biotech.*, 5:319-357, 1987.
19. JONES, M.M. & HUTCHINSON, T.C. The effect of mycorrhizal infection on the response of *Betula papyrifera* to nickel and copper. *New Phytol.*, Oxford, 102:429-444, 1986.
20. KASUYA, M.C.M. Seleção de fungos ectomicorrízicos para utilização em programas de micorrização controlada em *Pinus*: Estudos ecológicos e fisiológicos em síntese "in vitro". Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 1988, 61 p. (Tese de M.estrado).
21. KRUGNER, T.L. & TOMAZELLO-FILHO, M. Ocorrência de micorrizas em espécies de *Pinus* e identificação dos fungos associados. Instituto de Pesquisa e Estudos Florestais, Piracicaba, 1981, 7 p. (Circular Técnica).
22. LE TACON, F.; GARBAYE, J. & CARR, G. The use of mycorrhizas in temperate and tropical forests. *Symbiosis*, 3:179-206, 1987.
23. MARKS, G.C. & FOSTER, R.C. Structure, morphogenesis and ultrastructure of ectomycorrhizae. In: MARKS, G.C. & KOSLOWSKI, T.T. eds. *Ectomycorrhizae: their ecology and physiology*. Academic Press, London, 1973.

24. MARKS, G.C. & KOSLOWSKI, T.T. *Ectomycorrhizae: Their ecology and physiology*. Academic Press., London, 1973.
25. MALLOCH, D.W.; PIROZINSKI, K.A. & RAVEN, P.H. Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbiosis in vascular plants. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, Washington, 77:2113-2118, 1980.
26. MARX, D.H. Ectomycorrhizae as biological deterrents to pathogenic root infections. *Annu. Rev. Phytopath.*, Palo Alto, 10:429-454, 1972.
27. MARX, D.H. Mycorrhizae and feeder root diseases. In: MARKS, G.C. & KOSLOWSKI, T.T. eds. *Ectomycorrhizae: Their ecology and physiology*. Academic Press, New York, 1973, 351 p.
28. MELIN, E. Physiology of mycorrhizal relations in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, Palo Alto, 4:325-346, 1953.
29. MEYER, F.H. Distribution of ectomycorrhizae in native and man-made forests. In: MARKS, G.C. & KOSLOWSKI, T.T. eds. *Ectomycorrhizae: Their ecology and physiology*. Academic Press, New York, 1973, p. 43-78.
30. MEYER, F.H. Physiology of mycorrhiza. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, Palo Alto, 25:257-286, 1974.
31. MIKOLA, P. (ed.) *Tropical mycorrhiza research*. Oxford, Clarendon Press, Oxford, 1980.
32. MOLINA, R. & PALMER, S.G. Isolation, maintenance and pure culture manipulation of ectomycorrhizal fungi. In: SCHENCK, N.C. ed. *Methods and Principles of Mycorrhizal Research*, Phytopathol Soc., Minnesota, 1982. Cap. 11.
33. MOSSE, B., STRIBLEY, D.P. & LETACON, F. Ecology of mycorrhizae and mycorrhizal fungi. *Adv. Microbial Ecology*, New York, 5:137-210, 1981.
34. MOUSAIN, D. Quelques aspects physiologiques et ecologiques de la symbiose ectomycorrienne. *Academie D'Agar de France*, 20 Out., 1982. pp. 1153-1161.
35. NG, P.P., COLE A.L.J., JAMESON, P. & McWHA, J.A. Cytokinin production by ectomycorrhizal fungi. *New Phytol.*, Oxford, 191:57, 1982.
36. PARKE, J.L.; LINDERMAN, R.G. & BLACH, C.H. The role of ectomycorrhizas in drought tolerance of Douglas-fir seedlings. *New Phytol.*, Oxford, 95:83, 1983.
37. RIFFLE, J.W. & MARONEWK, D.M. Ectomycorrhizal inoculation procedures for greenhouse and nursery studies. In: SCHENCK N.C. ed. *Methods and Principles of Mycorrhizal Research*, Phytopatol. Soc., Minnesota, 1982, p.147-155.
38. RUEHLE, J.L. & MARX, D.H. *Fiber, food, and fungal symbyonts*. Science, Washington, 206:419-422, 1979.

39. SCHWAN, K.R.F. Caracterização, incidência e ecologia de micorrizas em viveiros e florestas de *Eucalyptus* spp. na região de Viçosa, Minas Gerais. Viçosa. Universidade Federal de Viçosa. 1984. 55p. (Tese M.S.)
40. SCHENCK, N.C. Introduction. In: SCHENCK, N.C. ed. *Methods and Principles of Mycorrhizal Research*, Phytopathol. Soc., p IX e X. 1982.
41. SLANKIS, V. Hormonal relationships in mycorrhizal development. In: G. C. MARKS, & T.T. KOZLOWSKI, (eds) *Ectomycorrhizae: Their ecology and physiology*. Academic Press, New York. p. 207-230. 1973.
42. SLANKIS, V. Soil Factors influencing formation of mycorrhizas. *Annu Rev Phytopathol.*, Palo Alto, 12:437-510, 1974.
43. SMITH, S.S.E. Mycorrhizas of autotrophic higher plants. *Biol Rev.*, London, 55:475-510, 1980.
44. TOMAZELLO FILHO, M. & KRUGNER, T.L. Formação de ectomicorrizas e crescimento de mudas de *Pinus caribaea* var. bahamensis em solo de viveiro infestado artificialmente com *Telephora terrestris* e *Pisolithus tinctorius* no litoral sul da Bahia. Piracicaba, Instituto de Pesquisa e Estudos Florestais. 21:21-37, 1980.
45. TOMAZELLO FILHO, M. & KRUGNER, T.L. Aspectos de associação micorrízica em *Pinus* spp. Piracicaba - SP. Instituto de Pesquisa e Estudos Florestais. 1982. 32 p. (Serie Técnica, IPEF v.3 n.9).
46. THOMAZINI, L.I. Mycorrhiza in plants of the "cerrado". *Pi. Soil*, Hague, 41:707-711, 1974.
47. TRAPPE, J.M. Fungus associates of ectotrophic mycorrhizae. *Bot. Rev.*, New York, 28:538-606, 1962.
48. TRAPPE, J.M. Selection of fungi for ectomycorrhizal inoculation in nurseries. *Annu Rev Phytopathol.*, Pato Alto 15:203-222, 1977.
49. VIEIRA, R.F. Efeito de fatores edáficos associados ao cerrado no crescimento de *Pisolithus tinctorius* (Pers.) Coker & Couch em meio de cultura e na infecção micorrízica de *Eucalyptus grandis* W. Hill Ex Maiden em condições controladas. Viçosa, Universidade Federal de Viçosa, 1984.
50. ZAK, B. Characterization and identification of douglas-fir mycorrhizae. In: HACSKAYLO, E. *Mycorrhizae*. U.S. Government Printing Office, Washington, p.38-53, 1971.
51. ZAK, B. Classification of ectomycorrhizae. In: MARKS, G.C. & KOSLOWSKI, T.T. eds. *Ectomycorrhizae: Their ecology and physiology*. New York, Academic Press. p.43-78, 1973.
52. YOKOMIZO, N.K.S. Associação ectomicorrízica de *Pisolithus tinctorius* (Pers.) Coker e Couch com espécies de *Eucalyptus* L'Heritier. Piracicaba, São Paulo. 1981. 54 p. (Tese M.S.).

O ENXOFRE E SUAS TRANSFORMAÇÕES MICROBIANAS

Oswaldo Garcia Jr.⁽¹⁾

INTRODUÇÃO

O enxofre é um elemento essencial para todos os seres vivos. Além de sua importância na constituição de proteínas, pela presença nos aminoácidos cisteína, cistina e metionina, e também em moléculas importantes no metabolismo celular, como acetilcoenzima-A, NADH desidrogenase, ferredoxina, etc., o enxofre em seus estados reduzidos (S^{2-} , S^0) é fonte de energia para algumas bactérias quimiolitotróficas, e em seu estado oxidado (SO_4^{2-}) é receptor de elétrons oriundos do metabolismo respiratório de bactérias redutoras de sulfato.

O enxofre é o décimo elemento em abundância na crosta terrestre, embora sua presença seja de cerca de 0.05% do total. A participação microbiana na reciclagem do enxofre será agora examinada.

O ENXOFRE NO SOLO

O enxofre pode ocorrer no solo nas suas formas orgânicas e inorgânicas, sendo que a predominância de uma ou outra forma dependerá das condições ambientais, as quais determinarão a composição e o grau de atividade da microbiota transformadora. Assim, em solos férteis a predominância é das formas orgânicas, enquanto em solos áridos as formas inorgânicas predominarão.

⁽¹⁾ Departamento de Bioquímica. Instituto de Química - UNESP - Araraquara, São Paulo.