

REVISÃO DE LITERATURA

MICORRIZA ARBUSCULAR E A TOLERÂNCIA DAS PLANTAS AO ESTRESSE⁽¹⁾

Muriel da Silva Folli-Pereira⁽²⁾, Lydice Sant'Anna Meira-Haddad⁽²⁾, Denise Mara Soares Bazzolli⁽³⁾ & Maria Catarina Megumi Kasuya⁽⁴⁾

RESUMO

Fungos micorrízicos arbusculares (FMAs) são fungos de solo, biotróficos obrigatórios e formadores da simbiose mutualista mais comum na natureza: a micorriza arbuscular (MA). Essa associação ocorre nas raízes da maioria das plantas terrestres, promovendo melhorias no crescimento, desenvolvimento e aumento na tolerância e, ou, resistência das plantas a vários agentes ambientais adversos. Além disso, os FMAs podem ser utilizados como potenciais agentes de controle biológico de doenças de plantas. Esses fungos produzem ainda glomalina, uma proteína que desempenha papel fundamental na estabilidade do solo e bioestabilização de solos contaminados. As diferentes respostas das plantas a essa simbiose podem ser atribuídas à diversidade funcional das MAs, em função da interação FMA-planta-condições ambientais. O estabelecimento e funcionamento da MA durante as condições de estresse envolvem um complexo processo de reconhecimento e desenvolvimento, concomitantemente às alterações bioquímicas, fisiológicas e moleculares em ambos os simbiontes. Além disso, a colonização micorrízica das raízes tem impacto significativo na expressão de genes de diversas plantas que codificam proteínas presumivelmente envolvidas na tolerância ao estresse. Nesse contexto, considerando que os FMAs são essenciais no estabelecimento e adaptação das plantas em locais perturbados, nesta revisão são abordados os mecanismos fisiológicos e moleculares da associação MA responsáveis por essa adaptação e pela maior tolerância das plantas ao estresse.

Termos de indexação: fungos micorrízicos arbusculares, sinalização, diversidade funcional, glomalina.

⁽¹⁾ Recebido para publicação em 10 de fevereiro de 2012 e aprovado em 22 de agosto de 2012.

⁽²⁾ Estudantes de Pós-graduação, Bolsistas CNPq, Departamento de Microbiologia, Universidade Federal de Viçosa - UFV. CEP 36570-000 Viçosa (MG), Brazil. E-mail: mfolli@gmail.com; lydicemeira@yahoo.com.br

⁽³⁾ Professoras Adjunto IV, Departamento de Microbiologia, UFV. E-mail: dbazzolli@ufv.br

⁽⁴⁾ Professora Associada, Bolsista de Produtividade do CNPq, Departamento de Microbiologia, UFV, E-mail: mkasuya@ufv.br

SUMMARY: ARBUSCULAR MYCORRHIZA AND PLANT TOLERANCE TO STRESS

Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) are soil fungi, obligate biotrophic fungi and form the most common mutualistic symbiosis in nature: the arbuscular mycorrhiza (AM). This association occurs on the roots of most plants, promoting improvements in plant growth and development and increasing tolerance and/or plant resistance to several adverse environmental agents. In addition, AMF can be a potential biological control agent of plant diseases. These fungi produce glomalin, a protein that plays a key role in soil stability and in the biostabilization of contaminated soils. The different responses of plants to this symbiosis can be assigned to the functional diversity of AM, depending of the interaction between AMF, plants and environmental conditions. The establishment and functioning of AMs under stress conditions involves a complex process of recognition and development, accompanied by physiological, biochemical and molecular changes in both symbionts. In addition, the mycorrhizal colonization of roots has a significant impact on the gene expression of several plants that encode proteins presumably involved in stress tolerance. In this context, since the AMF are essential for the establishment and adaptation of plants on disturbed sites, this review covers the molecular and physiological mechanisms of the AM association, responsible for this adaptation and greater stress tolerance of plants.

Index terms: arbuscular mycorrhizal fungi, signaling, functional diversity, glomalin.

INTRODUÇÃO

Várias formas de simbiose são reconhecidas, incluindo associação micorrízica arbuscular, ecto-, ericoide, arbutoide orquidoide (Smith & Read, 2008). Fungos micorrízicos arbusculares (FMAs) formam uma das associações mais comuns na natureza, a micorriza arbuscular (MA), formada entre esses fungos e as raízes de aproximadamente 80 % das plantas terrestres, com origem presumida há aproximadamente 460 milhões de anos (INVAM, 2012).

A capacidade de formar MA é restrita a fungos pertencentes a cinco famílias (Gigasporaceae, Glomeraceae, Acaulosporaceae, Paraglomaceae e Archaeosporaceae) da ordem Glomerales do filo Glomeromycota (Stürmer & Siqueira, 2006), das quais são conhecidas cerca de 140 espécies, distribuídas em apenas sete gêneros (*Acaullospora*, *Archaeospora*, *Entrophospora*, *Glomus*, *Gigaspora*, *Paraglomus* e *Scutellospora*) (INVAM, 2012).

Plantas em simbiose micorrízica sofrem alterações bioquímicas, fisiológicas e moleculares relacionadas com o seu sistema de defesa para que a simbiose seja estabelecida (García-Garrido & Ocampo, 2002). Essas respostas, entretanto, são limitadas, transientes e restritas a células específicas, porém as reações nas plantas têm semelhanças, do ponto de vista fisiológico, com as reações que se observam durante a infecção por patógenos (Lambais et al., 2003).

Nas associações micorrízicas ocorre estreita interação entre os parceiros, apresentando uma perfeita integração morfológica e fisiológica, o que resulta em uma alta compatibilidade funcional. A

planta beneficia-se do aumento da absorção de água e nutrientes, principalmente de fósforo (P), proporcionado pelas hifas fúngicas, que funcionam como extensão do sistema radicular, enquanto o fungo é beneficiado pelos fotoassimilados das plantas, que permitem o completo ciclo de vida dos FMAs, que só ocorre em associação com a planta hospedeira (Smith & Read, 2008). Embora essa simbiose seja muitas vezes considerada mutualista, pois há troca benéfica entre os FMAs e a planta, o efeito líquido sobre a aptidão da planta pode variar de mutualista a parasitário, dependendo das condições ecológicas e combinações fungo-planta (Kiers & van der Heijden, 2006).

Sob diversas condições de estresse, a maioria das plantas superiores é colonizada por FMAs, beneficiando o seu crescimento (Smith & Read, 2008). Assim, os FMAs são críticos no estabelecimento e adaptação das plantas em locais severamente perturbados (Vallino et al., 2006), reduzindo as perdas por estresse (Munier-Lamy et al., 2007). Os FMAs alteram também as características físico-químicas do substrato e contribuem para a formação e manutenção da estrutura do solo, agregando as partículas do solo por meio de hifas extrarradiculares e de seus exsudatos e resíduos. Além disso, os FMAs produzem e secretam a proteína glomalina (Rillig, 2004), que desempenha papel fundamental na estabilidade do solo (Bedini et al., 2009).

O estabelecimento de associações micorrízicas resulta em aumento da tolerância das plantas a estresses ambientais (Tang et al., 2009b). No entanto, pouco se sabe acerca dos mecanismos fisiológicos e moleculares responsáveis por essa maior tolerância.

DIVERSIDADE FUNCIONAL EM ASSOCIAÇÃO MICORRÍZICA ARBUSCULAR COMO UM IMPORTANTE FATOR NA TOLERÂNCIA A CONDIÇÕES AMBIENTAIS

A diversidade funcional das micorrizas arbusculares (MAs) tem sido, frequentemente, definida em termos de respostas no crescimento das plantas, que podem variar de efeitos negativos a positivos, dependendo da combinação particular fungo-planta e das condições ambientais (Johnson et al., 1997). Essa diversidade pode ser medida pela porcentagem de colonização micorrízica, absorção de nutrientes e efeitos sobre o crescimento das plantas. As plantas respondem de modo distinto a diferentes FMAs, sendo essas respostas observadas tanto entre isolados de FMAs pertencentes a diferentes espécies, como entre isolados de uma mesma espécie (Munkvold et al., 2004; Smith et al., 2004).

Um importante assunto a ser tratado é a questão da utilização dessa diversidade pelas plantas e sua capacidade de selecionar FMAs ou combinações de FMAs que sejam mais benéficos em termos funcionais (Heijden et al., 2004). No entanto, ainda não está claro se as plantas são capazes de selecionar FMAs eficientes quanto à estimulação do seu crescimento. Dessa forma, é importante entender como o incremento da diversidade de FMAs no solo influencia as plantas e quais combinações planta-fungo ocorrem preferencialmente e são mais eficientes. Outro ponto a ser estudado é a inoculação de plantas com misturas de vários FMAs, o que possibilita reconstruir a comunidade de FMAs que é encontrada no campo e, subsequentemente, monitorar o desempenho da planta. Estudos como esses podem revelar se a diversidade de espécies nas raízes das plantas está interligada com a diversidade funcional.

Dados sobre a variabilidade das funções ou a diversidade funcional dos FMAs têm sido obtidos de experimentos nos quais as plantas são inoculadas com um único isolado de FMA, avaliando o crescimento ou a absorção total de P pela planta. Esses experimentos não são totalmente relevantes para situações de campo, quando mais de uma espécie de FMA está geralmente presente em um único sistema radicular (Jansa et al., 2003).

Atualmente, o desafio é estabelecer comunidades mistas utilizando diferentes espécies de FMAs para verificar se as plantas são capazes de selecionar FMAs eficientes ou combinações destes que sejam complementares em suas funções. No entanto, estudos dessa natureza são difíceis, devido à dificuldade de identificar os FMAs que estão colonizando as raízes, o que se torna um fator limitante para o entendimento do controle dessas relações. As consequências da colonização simultânea de uma planta por FMAs, funcionalmente diferentes, têm sido pouco exploradas (Lekberg et al., 2007; Maherali & Klironomos, 2007).

Pouyu-Rojas et al. (2006) sugeriram a existência de seletividade e compatibilidade simbiótica

diferenciada, havendo combinações preferenciais na formação das MAs e resposta variável, dependente do genótipo micorrízico envolvido na relação fungo-planta. Alguns estudos têm mostrado que uma dada espécie de FMA originada do mesmo solo coloniza diferentes espécies de plantas e seus padrões de esporulação são diferentes (Eom et al., 2000). Em alguns casos, a espécie que melhor promove o crescimento de determinada planta hospedeira pode retardar o crescimento de outra, e essa relação benéfica ou parasitária vai depender da combinação fungo-planta e das condições ambientais (Smith & Read, 2008).

Igualmente, espécies individuais de FMAs podem variar bastante na sua resposta ao crescimento de diferentes espécies de plantas, e essas variações podem ocorrer tanto entre isolados de FMAs de diferentes espécies, bem como entre isolados da mesma espécie (Munkvold et al., 2004; Smith et al., 2004). Consequentemente, a presença ou a ausência de espécies particulares de FMAs e mudanças na estrutura da população (Klironomos et al., 2000), bem como a sua diversidade global, podem influenciar a diversidade, a estrutura e a produtividade da comunidade de plantas (Heijden et al., 2004), tanto em estudos experimentais de casa de vegetação como em ecossistemas naturais.

No estudo realizado por Hart & Klironomos (2002), a variação no crescimento de plantas foi maior entre as inoculadas com diferentes espécies de FMAs do que entre aquelas inoculadas com diferentes isolados da mesma espécie. Contudo, para esses autores, isso não significa que a variação dentro de isolados não seja ecologicamente importante. Assim, alguns estudos indicam considerável variação dentro das espécies de FMAs.

Nos estudos realizados por Munkvold et al. (2004), grandes diferenças no crescimento e na absorção de P pelas plantas foram encontradas dentro de espécies de FMAs, destacando a importância do potencial ecológico da variação dentro de espécies. Hart & Reader (2002), testando o efeito de 21 isolados de FMAs sobre o crescimento de plantas, verificaram que as famílias também diferem nos benefícios conferidos às plantas hospedeiras, embora exista grande variação dentro e entre espécies e gêneros de FMAs. Esses estudos mostram que há considerável diversidade funcional nos FMAs e que variações dentro de uma espécie podem ser maiores que entre diferentes espécies ou gêneros de FMAs.

O aumento da diversidade de FMAs na comunidade presente no solo pode aumentar as chances de estabelecimento de uma espécie de fungo mais eficiente para o crescimento das plantas. Dessa forma, torna-se importante conhecer a estrutura da comunidade de FMAs de determinado ambiente ou bioma e avaliar a diversidade funcional desses simbiontes, visando estabelecer se há relação entre a diversidade de FMAs e os benefícios às plantas (Finlay, 2004).

SINALIZAÇÃO MOLECULAR, EXPRESSÃO GÊNICA E TRANSDUÇÃO DE SINAIS EM ASSOCIAÇÃO MICORRÍZICA ARBUSCULAR SOB CONDIÇÕES DE ESTRESSE

A colonização das raízes por FMAs envolve uma série de eventos morfofisiológicos e bioquímicos que são regulados pela interação de plantas e fungos, bem como por fatores ambientais (Costa & Lovato, 2011). Os mecanismos fisiológicos e bioquímicos que melhoram a tolerância de plantas micorrizadas ao estresse abiótico ainda não estão claros, embora a maior absorção de nutrientes possa ser uma das razões, pela melhoria do estado nutricional da planta (Kafkas & Ortas, 2009).

O estabelecimento e funcionamento de MAs envolvem um complexo processo de desenvolvimento, concomitantemente com alterações bioquímicas, fisiológicas e moleculares em ambos os simbiontes (Moreira & Siqueira, 2006). Um sistema de troca de sinais e respostas bioquímicas ocorre no estabelecimento da simbiose, envolvendo a expressão dos denominados “genes de simbiose” na planta e a emissão de sinais simbióticos pelo fungo (Parniske, 2004). Isso possibilita a regulação da expressão de genes de defesa da planta e a sincronização das mudanças morfológicas e fisiológicas no hospedeiro vegetal, fazendo, assim, com que o hospedeiro “permita” que a simbiose se estabeleça (Costa & Lovato, 2011).

O primeiro passo para o desenvolvimento da simbiose é o reconhecimento mútuo entre planta e fungo. A raiz libera moléculas sinais que estimulam a ramificação das hifas (Harrison, 2005), e o fungo libera sinais que induzem a ativação de genes específicos da simbiose na planta (Kozuta et al., 2003). O processo de colonização ocorre a partir do contato de hifas com as raízes das plantas, e, em seguida, alterações morfológicas e reações bioquímicas específicas, regulados por ambos os simbiontes e alterados por fatores abióticos, determinam o desenvolvimento da simbiose (Smith & Read, 2008).

Evidências sugerem que, assim como em interações planta-patógeno, proteínas vegetais são liberadas para o espaço apoplástico como resposta de defesa da planta à colonização fúngica entre os FMAs e seus hospedeiros (Suo & Leung, 2002). Os mecanismos de indução/supressão associados ao sistema de defesa vegetal desempenham importante papel na colonização e compatibilidade fúngica entre os FMAs e seus hospedeiros (Garcia-Garrido & Ocampo, 2002). Assim, a colonização micorrízica estimula o sistema de defesa primário da planta ao ataque de patógenos, aumentando dessa forma a tolerância das plantas ao estresse biótico causado por doenças (Elsen et al., 2008; Vos et al., 2012).

Modificações na fisiologia da planta após a colonização micorrízica ativam mecanismos de defesa

e podem explicar, pelo menos parcialmente, a diminuição da suscetibilidade das plantas a patógenos. Esses efeitos podem surgir por meio de mudanças na formação de lignina (Saldajeno et al., 2008), produção de compostos fenólicos (Zeng, 2006) e aparecimento de novas isoformas das enzimas hidrolíticas, como quitinase e β -1,3-glucanase (El-Khallal, 2007). Proteínas relacionadas à patogênese, acúmulos de fitoalexinas e lignificação da parede celular têm sido relatadas em plantas micorrizadas em locais distantes dos sítios de infecção, indicando assim a ocorrência de resistência sistêmica (Selosse et al., 2004).

O efeito bioprotetor dos FMAs contra patógenos de plantas pode estar relacionado com a indução de resistência de forma localizada ou sistêmica (Pozo et al., 2002; Elsen et al., 2008). Quando colonizadas por FMAs, as plantas promovem alterações bioquímicas, fisiológicas e moleculares relacionadas com o sistema de defesa da planta, para que a simbiose seja estabelecida (Garcia-Garrido & Ocampo, 2002; De Gara et al., 2003; Selosse et al., 2004).

Os modos de ação e estratégias envolvidos na supressão de patógenos pelas micorrizas podem ser sintetizados em quatro grupos: competição direta entre FMAs e patógenos; regulação da população microbiana no solo em torno do sistema radicular; modificações no crescimento, nutrição e morfologia vegetal; e alterações de ordens bioquímicas e moleculares nos hospedeiros vegetais (Costa & Lovato, 2011).

Plantas com maior atividade de enzimas antioxidativas mostram-se mais tolerantes a diferentes estresses, e as micorrizas induzem aumento da atividade das enzimas antioxidativas, como peroxidase, catalase e superóxido dismutase (Lambais et al., 2003; Arfaoui et al., 2007).

Espécies reativas de oxigênio (EROs), como radical superóxido (O_2^-), peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e radical hidroxila ($\cdot OH$), ocorrem normalmente no metabolismo celular; contudo, sob condições de estresse biótico e abiótico, podem ter produção aumentada e, nesse caso, tornarem-se citotóxicas ao reagirem com outras moléculas, podendo causar sérios danos ao metabolismo normal, por meio de danos oxidativos a lipídios, proteínas e ácidos nucleicos. Isso leva a mudanças na permeabilidade seletiva de biomembranas (Hernandez et al., 2001; De Gara et al., 2003) e alterações na atividade de enzimas ligadas à membrana (del Río et al., 2006).

As EROs formam-se naturalmente no interior das células, nos cloroplastos e mitocôndrias, como produtos secundários oriundos da fotossíntese e da respiração. Entretanto, podem ser produzidas em excesso, devido à condição de estresse, originando o fenômeno conhecido como “explosão oxidativa” (Matamoros et al., 2006; del Río et al., 2006).

Plantas que aumentam a produção de enzimas antioxidativas mostram-se mais tolerantes a diferentes estresses, e as micorrizas podem induzir o aumento

da atividade dessas enzimas (Alguacil et al., 2003; Lambais et al., 2003; Selosse et al., 2004; Abdel Latef & Chaoxing, 2011). Em associações micorrízicas, as EROs atuam como mensageiro secundário, e alterações na expressão das enzimas antioxidativas, como peroxidases, estão relacionadas com o desenvolvimento da simbiose (Borde et al., 2011). Dessa forma, os FMAs podem aumentar a habilidade das plantas em resistir a estresses bióticos e abióticos, por permitirem maior tolerância às EROs.

A indução de enzimas que eliminam EROs, como SOD (superóxido dismutase), PO (peroxidase) e CAT (catalase), é o mecanismo de desintoxicação mais comum de EROs que ocorre durante as respostas ao estresse oxidativo (Mittler, 2002). Em raízes de feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) colonizadas por *Glomus clarum*, SOD e CAT foram induzidas em raízes na fase final de desenvolvimento da simbiose sob baixo nível de P (Lambais et al., 2003).

Muitas análises moleculares têm sido feitas, focando alterações na expressão de genes durante os estádios iniciais do desenvolvimento de MAs e durante condições de estresses bióticos e abióticos. A expressão de genes codificando H⁺-ATPase de *Nicotiana tabacum* e *Medicago truncatula* foi observada em células com arbúsculos (Krajinski et al., 2002). As H⁺-ATPases transportam prótons para fora da célula com consumo de ATP, o que pode acidificar a interface planta-fungo (Guttenberger, 2000) e gerar o gradiente eletroquímico que pode atuar como força motora para a transferência de nutrientes planta-fungo, como proposto por Stitt (1998). Altos níveis de expressão de dois genes codificando H⁺-ATPase de *Glomus mosseae* também foram detectados durante o desenvolvimento intrarradicar (Requena et al., 2003).

Embora poucas proteínas intrínsecas de membranas envolvidas no transporte de nutrientes tenham sido investigadas por técnicas moleculares, o conhecimento sobre outras proteínas de membranas com funções putativas e reguladas durante a simbiose micorrízica continua limitado (Valot et al., 2006).

A colonização das raízes das plantas por FMAs apresenta impacto significativo na expressão de genes de diversas plantas que codificam proteínas presumivelmente envolvidas na tolerância a metais pesados/desintoxicação (Rivera-Becerril et al., 2002; Repetto et al., 2003). Informações sobre a base molecular dos mecanismos de tolerância dos FMAs a metais pesados estão disponíveis: a expressão do gene metalotioneína de *Gigaspora margarita* (BEG 34) é regulada em micélios simbióticos por Cu (Lanfranco et al., 2002); e níveis de transcrição maiores do gene transportador putativo de Zn (*GintZnT1*) da família de facilitadores de difusão de cátions (CDF) foram observados no micélio de *Glomus intraradices* durante a exposição ao Zn, indicando possível função dessa enzima na proteção contra o estresse por Zn (González-Guerrero et al., 2005).

Tem sido observado aumento da regulação do gene que codifica o transportador ABC putativo (*GintABC1*) dependente de Cd e Cu no micélio extrarradicar de *G. intraradices*. *GintABC1* codifica polipeptídeo com homologia à região N-terminal da subfamília das Proteínas de Multirresistência (PRM), dos transportadores ABC, mostrando, portanto, que ele pode estar envolvido na desintoxicação de Cd e Cu no micélio extrarradicar de *G. intraradices* (González-Guerrero et al., 2006).

Em abordagem mais abrangente da expressão diferencial de genes em raízes de tomate colonizadas por FMAs cultivadas em solo contaminado, verificou-se que o crescimento das plantas micorrizadas foi melhor do que nas plantas não inoculadas com FMAs (Ouziad et al., 2005). Esses autores analisaram a formação de transcritos de genes possivelmente envolvidos na tolerância a metais pesados entre os genes, alguns com produtos supostamente envolvidos no alívio ao estresse por metais pesados. Alguns foram fortemente expressos quando expostos a metais pesados, e esses genes são menos regulados pela simbiose com os FMAs. A colonização das raízes diminuiu a concentração de metais pesados nas células da planta a um nível insuficiente para induzir a expressão desses genes.

A HSP90, uma chaperona molecular, proteína abundante, evolutivamente conservada e altamente induzida por estresse, regula a maturação, transporte e degradação de uma variedade de proteínas (Cowen & Lindquist, 2005; Sangster & Queitsch, 2005). Em consonância com isso, o gene que codifica uma proteína do choque térmico de 90 kD (*hsp90*) foi altamente expresso no micélio extrarradicar de *G. intraradices* cultivado sob estresse por metal pesado (Hildebrandt et al., 2007). O produto desse gene pode contribuir para a estabilização e renaturação de proteínas desnaturadas, danificadas por EROS formadas pelo estresse por metal pesado.

O estresse oxidativo pode ser uma das principais causas da toxidez de vários metais pesados. Os maiores níveis de indução de *hsp90* no crescimento *in vitro* do micélio extrarradicar foram obtidos com altos níveis de Cu, que estimulam a geração de radicais OH altamente prejudiciais a partir de O₂⁻ e H₂O₂, levando ao estresse oxidativo (Avery, 2001).

Glutathione S-transferases (GSTs) catalisam a conjugação da glutathione com uma variedade de compostos eletrofílicos reativos e podem oferecer proteção contra estresse oxidativo (Moons, 2003; Smith et al., 2004). O aumento da regulação transcricional do gene da glutathione S-transferase por Cd, Cu e Zn pode indicar que GSTs participam da diminuição da toxidez por metais pesados no micélio simbiótico. As metalotioneínas (MTs) são proteínas de ligação a metais sintetizadas em ampla gama de organismos sob exposição a concentrações tóxicas de metais como Cu, Zn ou Cd (Kumar et al., 2005).

A expressão diferencial do gene da metalotioneína no micélio extrarradicular de *G. intraradices* pelo estresse por Cu, em certa extensão por Zn, mas não por Cd, confirma a função principal da proposta de MTs em fungos na desintoxicação do Cu. Essa opinião é corroborada pela regulação Cu-específicas de uma MT do FMA *G. margarita* (Lanfranco et al., 2002). No entanto, os níveis de transcrição do gene da metalotioneína foram comparativamente baixos no micélio extrarradicular e em raízes micorrizadas de *Medicago truncatula* (Hildebrandt et al., 2007). Altos níveis de expressão do transportador de Zn são encontrados nas raízes, o que sugere que este gene é expresso, preferencialmente, nas estruturas intrarradiculares de *G. intraradices*, e o produto de seu gene pode desempenhar papel mais específico na interface fúngica em plantas de *M. truncatula* (Hildebrandt et al., 2007).

Os FMAs dependentes da baixa regulação de genes de plantas potencialmente envolvidos na tolerância ao estresse por metais pesados e o concomitante aumento da expressão de genes relacionados ao estresse em FMAs indicam que o eficaz mecanismo de tolerância a metais pesados poderia dar uma contribuição fundamental para o aumento da tolerância a metais pesados de plantas micorrizadas (Ouziad et al., 2005).

A indução dos genes no micélio do FMA *G. intraradices*, que codificam a proteína de choque térmico e glutathione S-transferase na presença de metais pesados, sugere que a tolerância ao estresse oxidativo induzido por metais pesados pode ser uma resposta primária em FMAs nessas condições (Hildebrandt et al., 2007).

Os FMAs em solos salinos podem minimizar as perdas de produção das plantas por meio do aumento da tolerância ao sal (ZhongQun et al., 2007). Os mecanismos subjacentes à tolerância à salinidade conferida pelos FMAs ainda não foram elucidados em nível molecular.

Tolerância de plantas à salinidade é uma característica complexa, em que diversos fatores podem contribuir: geração de osmoprotetores (glicina betaína, prolina, poliois) no citoplasma; fornecimento de energia por ATPases para a exportação de Na⁺ e Cl⁻; proteínas específicas de transporte para a transferência desses íons para o vacúolo ou para os espaços apoplásticos; e abastecimento adicional de água mediado por aquaporinas para manter o balanceamento osmótico (Hasegawa et al., 2000). Além disso, qualquer estudo comparativo no campo é confrontado com o problema de que esses fatores são geralmente codificados por famílias de genes. Para transportadores de membrana do tipo anti-porter Na⁺/H⁺, por exemplo, seis membros já foram completamente sequenciados, e pelo menos 40 outros são potenciais candidatos que já foram reconhecidos (Xia et al., 2002).

O genoma de *Arabidopsis* codifica 35 genes para aquaporina, com 13 homólogos no subgrupo das

proteínas intrínsecas de membrana plasmática (PIP) (Jang et al., 2004). Assim, estudos acerca do impacto da colonização micorrízica sobre a expressão dos genes com produtos envolvidos na tolerância ao sal são confrontados com a multiplicidade e complexidade dos traços.

Estudos de expressão gênica, podem concentrar-se somente em genes que são aparentemente de importância primordial na tolerância à salinidade. Em uma abordagem com plantas micorrizadas de tomate cultivadas sob estresse induzido por NaCl (Ouziad et al., 2006), o gene que codifica aquaporina foi reprimido nas plantas. No entanto, a expressão de um gene transportador de Na⁺/H⁺ provavelmente envolvido na tolerância à salinidade permaneceu inalterada (Sottosanto et al., 2004).

Plantas podem responder ao estresse hídrico em níveis morfológicos, anatômicos e celulares com modificações que permitem que se evite o estresse ou aumente a sua tolerância (Bray, 1997). Uma das principais respostas de todos os organismos ao déficit hídrico é o ajustamento osmótico. Para enfrentar a seca, muitas plantas reduzem o potencial osmótico de suas células pela síntese e acumulação de osmólitos compatíveis, como prolina, que participa da regulação osmótica (Kishor et al., 1995). No entanto, prolina também desempenha uma função importante como osmólito compatível protetor, eliminando as espécies reativas de oxigênio e facilitando a correção do potencial redox alterado pela reposição do fornecimento de NADP⁺ (Hasegawa et al., 2000).

O acúmulo de prolina ocorre, principalmente, devido à síntese *de novo*, apesar de também uma reduzida taxa do catabolismo ter sido observada (Kishor et al., 1995). As duas primeiras etapas da biossíntese de prolina são catalisadas por Δ^1 -pirrolina-5-carboxilato sintetase (P5CS), por meio de sua atividade γ -glutamil cinase e glutâmico- γ -semialdeído desidrogenase. Em seguida, o Δ^1 -pirrolina-5-carboxilato (P5C) formado é reduzido por P5C redutase (P5CR) à prolina. A etapa limitante nessa via é representada pela atividade γ -glutamil cinase de P5CS, que é sensível à inibição por *feedback* por níveis relativamente baixos de prolina. Além disso, em *Arabidopsis*, o gene que codifica P5CS é induzido por salinidade, estresse hídrico e ABA, porém o gene *p5cr* que codifica P5CR não é induzido por esses fatores (Yoshida et al., 1995). Assim, o gene que codifica P5CS é de importância fundamental para a biossíntese de prolina em plantas (Ábrahám et al., 2003).

Estudos sobre a osmorregulação na simbiose micorriza arbuscular são escassos e contraditórios, evidenciando que há aumento no acúmulo de prolina nas plantas micorrizadas submetidas ao déficit hídrico; entretanto, isso vai variar de acordo com o FMA envolvido (Ruiz-Lozano & Azcón, 1997; Hasegawa et al., 2000).

Apesar de o aumento na compreensão das relações hídricas em plantas micorrizadas e dos processos

fisiológicos envolvidos na maior tolerância das plantas micorrizadas à limitação de água, ainda há muitos aspectos desconhecidos que devem ser esclarecidos. A base molecular da tolerância ao estresse hídrico em plantas micorrizadas, por exemplo, continua longe de ser compreendida. O estabelecimento do padrão de expressão de genes como *p5cse* em plantas sob condições de estresse osmótico deve proporcionar maior entendimento do papel da simbiose micorriza arbuscular no processo de ajustamento osmótico durante o estresse hídrico.

FATORES RELACIONADOS À OCORRÊNCIA E AO AUMENTO DA TOLERÂNCIA A CONDIÇÕES DE ESTRESSE EM ASSOCIAÇÃO MICORRÍZICA ARBUSCULAR

A simbiose entre as plantas e FMAs resulta na redução de perdas por fatores de estresse (Munier-Lamy et al., 2007) e, conseqüentemente, maior crescimento das plantas, com economia de insumos e redução da contaminação ambiental (Huang et al., 2009). Além disso, esses fungos podem atuar como agentes potenciais de controle biológico, amenizando os efeitos ou danos causados por fitopatógenos, provavelmente por meios indiretos, pois promovem melhor nutrição das plantas e aumento da resistência do sistema radicular.

Fungos micorrízicos arbusculares podem afetar o crescimento e produtividade da planta hospedeira sob condições de alta e baixa umidade (Borowicz, 2010). A resposta das plantas à colonização por FMAs depende da gravidade e da periodicidade de seca, além de outras condições edáficas. Assim, a simbiose com FMAs pode aumentar respostas da planta ao déficit hídrico moderado por vários mecanismos, destacando-se: aumento da absorção de água a partir do solo pelas hifas (Augé et al., 2003); alteração dos níveis hormonais, causando mudanças na condutância estomática (Augé et al., 2008); aumento da turgescência foliar e redução do potencial osmótico (Wu et al., 2006); e melhoria da nutrição da planta hospedeira (Chen et al., 2005).

Plantas associadas aos FMAs têm frequentemente maior resistência ao estresse salino, talvez com maior consistência do que ao estresse devido à seca. Muitos pesquisadores têm relatado que os FMAs aumentam a tolerância das plantas ao estresse salino (He et al., 2007; Jahromi et al., 2008; Hajiboland et al., 2010) por melhorarem a absorção de água e nutrientes pelas plantas (Asghari et al., 2005), o equilíbrio iônico (Giri et al., 2007) e por protegerem a atividade de enzimas (Rabie & Almadini, 2005). No entanto, são poucos os estudos relacionados com a influência da inoculação de FMAs sobre a fotossíntese e relações hídricas durante o estresse salino. Alguns relatos indicam que a colonização micorrízica pode melhorar o conteúdo

relativo de água nas folhas de abobrinha (Colla et al., 2008), o potencial hídrico e a fotossíntese de plantas de milho (Sheng et al., 2008) e a concentração de clorofila nas folhas de várias espécies de plantas (Sannazzaro et al., 2006; Colla et al., 2008).

A associação micorrízica pode aumentar o teor de clorofila das folhas; normalmente, plantas micorrizadas, crescendo sob condições de estresse, apresentam folhas mais verdes, sugerindo que o estresse interfere na síntese de clorofila (Colla et al., 2008). A inoculação micorrízica também aumenta a absorção de P e Mg e reduz as concentrações de Na na planta, o que por sua vez contribui para aumentar o teor de clorofila e, conseqüentemente, melhorar o desempenho geral das plantas micorrizadas sob condições de estresse (Sheng et al., 2008).

A salinidade altera a formação e funcionamento da simbiose micorrízica (He et al., 2007), o que é evidenciado pela redução da colonização das raízes das plantas por alguns FMAs na presença de NaCl (Giri et al., 2007), provavelmente devido ao efeito direto de NaCl sobre os fungos (Juniper & Abbott, 2006).

Sob condições de déficit hídrico, as plantas tentam manter o seu equilíbrio hídrico acumulando solutos compatíveis, não tóxicos, e que não interferem nos processos fisiológicos normais da planta (Taiz & Zeiger, 2006). Alguns desses compostos são a prolina e a glicina betaína (Ma et al., 2006; Zhang et al., 2008). O acúmulo desses solutos pode ser considerado um índice fisiológico sensível, sendo diretamente proporcional ao nível de estresse ao qual as plantas estão submetidas (Peng et al., 2008).

Para as plantas sobreviverem sob condições de estresse hídrico e salino, o ajuste do potencial osmótico foliar é muito importante e exige equilíbrio osmótico intracelular. Assim, sob estresses hídrico e salino, as plantas acumulam alguns solutos orgânicos (prolina, açúcares solúveis, glicina betaína, entre outros) e íons inorgânicos para manter maior ajustamento osmótico (Yang et al., 2009). Parece que a presença de FMAs nas raízes pode modificar o potencial osmótico das folhas, assim como eles têm mostrado influenciar a composição de carboidratos e o nível de prolina.

Prolina é o osmólito compatível mais comum em plantas e desempenha importante função no aumento da adaptação destas à seca e à salinidade (Hasegawa et al., 2000). Além de ajuste osmótico, essa molécula possui outras funções propostas em tecidos de plantas osmoticamente estressadas: mantenedor e protetor da integridade da membrana plasmática (Hinch & Hagemann, 2004); fonte de C e N; e eliminador de radicais hidroxílicos. O acúmulo de prolina em plantas micorrizadas sujeitas à seca foi relatado, e os efeitos variáveis da colonização micorrízica sobre os níveis de prolina nas plantas sob estresse salino têm sido observados. No entanto, na literatura pesquisada, até o presente não há informação a respeito da influência da colonização por FMAs nesse acúmulo (Sannazzaro et al., 2007).

Além de todos os efeitos benéficos para as plantas sob condições de estresse já mencionados, os FMAs tornam o sistema radicular mais vigoroso e estimulam a produção de hormônios vegetais pelas plantas (Yao et al., 2005). Assim, o aumento da tolerância das plantas ao estresse hídrico e, ou, salino pode estar relacionado ao aumento na expressão de genes responsivos ao estresse. Estudos mostram que níveis de ABA (ácido abscísico) acumulados nas células estimulam a expressão de genes pelas rotas ABA-dependentes e ABA-independentes, estimulando, assim, a produção de prolina e glicina betaína (Taiz & Zeiger, 2006).

A glicina betaína atua como um osmólito protetor não tóxico durante períodos de déficit hídrico em muitos organismos, incluindo algas, bactérias, plantas superiores e animais (Treberg & Driedzic, 2007). É sintetizada em elevadas concentrações em muitas espécies de plantas em resposta aos vários tipos de estresses ambientais, atuando não apenas como um osmoprotetor, mas também na estabilidade de membranas e proteínas (Oishi & Ebina, 2005). Esse composto parece ser um determinante crítico da tolerância ao estresse. Seu acúmulo é induzido sob condições de estresse e correlacionado com o nível da tolerância (Wu et al., 2008).

Apesar de o acúmulo induzido de prolina em plantas sob estresse ter sido observado (Andrade et al., 2009; Fariduddin et al., 2009), os resultados sobre os efeitos da simbiose micorrízica nos teores desse osmólito ou de aminoácidos solúveis em condições de estresse ainda são escassos ou nulos. Andrade et al. (2010) constataram que aminoácidos solúveis e conteúdo de prolina das folhas de feijão, micorrizadas e não micorrizadas, aumentaram em resposta à adição de Cu ao solo, sugerindo uma resposta de estresse semelhante ao excesso desse metal no solo. No entanto, teores de prolina nas folhas das plantas micorrizadas mostraram aumento mais pronunciado em resposta ao Cu no solo, quando comparadas às não micorrizadas. Esse resultado é indicativo do possível papel desse aminoácido em plantas micorrizadas em resposta à toxidez de Cu, as quais apresentaram maior acúmulo de biomassa.

O papel da associação micorrízica na atenuação do estresse causado por metais pesados em plantas que crescem em solos contaminados tem sido reconhecido (Göhre & Paszkowski, 2006). Melhoria do *status* nutricional e reduzida ou alterada absorção de metais estão entre os maiores benefícios relacionados à associação micorrízica em plantas hospedeiras sob estresse com metais (Andrade et al., 2008).

FMAs podem alterar a concentração de metais em plantas pela imobilização nos componentes da parede celular de hifas intra ou extrarradiculares, quelação do metal por compostos secretados pelos FMAs, como glomalina (Vodnik et al., 2008), ou compartimentação metálica no interior de células fúngicas. Assim, esses fungos atuam como um filtro para o metal, reduzindo

as concentrações locais nos solos e criando um ambiente adequado para o crescimento das plantas em solos contaminados com metais (Göhre & Paszkowski, 2006).

A associação micorrízica pode alterar a absorção de metais pelas plantas (Toler et al., 2005; Andrade et al., 2008); há relatos tanto de aumento quanto de redução de suas concentrações em tecidos vegetais. Como consequência de alterações fisiológicas, plantas micorrizadas têm melhor desempenho sob condições de estresse de metal (Paradi et al., 2003).

Na literatura têm sido relatado vários mecanismos de desintoxicação em plantas, porém seu modo de ação ao proteger as plantas, em associação ou não com FMAs, varia de planta para planta. Isso também é válido para o metal utilizado, a concentração aplicada, o órgão da planta e o tempo de duração da exposição (Gratão et al., 2008).

Ao longo dos últimos anos, o uso de FMAs como potencial agente biorremediador, por aumentar a tolerância das plantas a vários agentes adversos, tem recebido atenção crescente. Tang et al. (2009b) verificaram que a inoculação de FMAs pode aumentar a degradação dos hidrocarbonetos aromáticos policíclicos na rizosfera de *Zea mays*. Fatores de bioconcentração de fenantreno e pireno tendem a diminuir com o aumento das concentrações destes no solo. Hifas fúngicas extrarradiculares de raízes colonizadas por FMAs em solo contaminado por hidrocarbonetos de petróleo por mais de 16 semanas serviram como transportadoras (Frey-Klett et al., 2007). Liu et al. (2004) mostraram que a inoculação de FMA poderia aumentar a atividade de enzimas no solo e, consequentemente, a degradação da benzo(a)pireno.

O manejo do solo e o estresse ambiental causam grande modificação de estruturação de comunidades fúngicas, alterando a distribuição e a dominância das espécies. Isso ocorre devido a alterações bióticas e abióticas do ambiente edáfico, como modificação na vegetação (raízes) e nas propriedades químicas do solo, especialmente nos componentes da acidez, na disponibilidade de nutrientes, água, salinidade e contaminação por metais pesados. Enquanto algumas espécies de *Acaulospora* são favorecidas pelo cultivo do solo nos Cerrados, as de *Scutellospora* e *Gigaspora* têm a presença diminuída pela interferência antrópica nesse ambiente (Moreira & Siqueira, 2006). A ocorrência das espécies de FMAs é muito variável, mas bastante diversa mesmo em solos degradados.

Como as micorrizas são sistemas biológicos compartimentalizados, sofrem enorme influência do ambiente e de inúmeros fatores edáficos de cada componente, que influenciam de modo direto ou indireto a formação, o funcionamento e a ocorrência dessa simbiose. Os componentes e os fatores controladores apresentam interação constante e intensa, de forma que a alteração em qualquer um

deles exercerá influência sobre as micorrizas (Entry et al., 2002; Gucwa-Przepióra et al., 2007; Tang et al., 2009a; Martinez & Johnson, 2010).

A presença de metais pesados em concentrações tóxicas no solo exerce grande influência sobre os FMAs. Em excesso, eles reduzem a germinação dos esporos, o crescimento micelial, o grau de colonização e a esporulação desses fungos, causando grande impacto na sua ecologia e diversidade (Klauber-Filho et al., 2005). Apesar desses efeitos, mais de 30 espécies de FMAs foram encontradas em várias regiões de solos contaminados, e algumas com alta frequência, como *Paraglomus occultum*, *Glomus clarum*, *G. intraradices* e *Scutellospora pellucida*, além de colonização e esporulação abundantes. Mesmo em elevadas concentrações de metais tóxicos, têm sido relatadas altas taxas de colonização e densidade de esporos (Gaur & Adhwoya, 2004); contudo, em solos contaminados com Cd, Zn, Cu e Pb, a riqueza de espécies decresce com o nível desses metais no solo (Klauber-Filho et al., 2002).

Diversos estudos evidenciam o comportamento diferenciado de FMAs em relação ao excesso de metais no solo, sendo conhecidos vários isolados tolerantes a diversos metais contaminantes de solo. Considerando a importância desses fungos para a ecologia das plantas, isolados tolerantes aos metais pesados são de grande interesse na revegetação de solos degradados pelo acúmulo desses elementos.

Weissenhorn et al. (1993, 1994) avaliaram a tolerância de isolados de *Glomus mosseae* obtidos de áreas adjacentes, poluídas ou não com metais pesados (Cd e Zn), e também em relação a uma estirpe-referência mantida em cultura de laboratório. Testes de germinação demonstraram que isolados obtidos de áreas contaminadas apresentaram maior tolerância à presença de metais pesados do que aqueles obtidos de áreas contíguas não contaminadas, evidenciando que diferentes isolados de uma mesma "espécie" são funcionalmente distintos e apresentam capacidade de adaptação a mudanças antrópicas.

As respostas dos FMAs a metais pesados são diversas em nível de espécie ou mesmo ecótipo (Hildebrandt et al., 2007). Por exemplo, *Glomus etunicatum* foi encontrado sendo mais sensível ao Cd, Pb e Zn do que *Glomus intraradices* (Pawlowska & Charvat, 2004), e *Glomus mosseae* isolado de solo poluído com metais pesados foi mais tolerante ao Cd do que a mesma espécie isolada de substrato não poluído (Weissenhorn et al., 1994).

Um bom entendimento da comunidade de FMAs sob estresse por metais pesados pode contribuir para o reconhecimento das interações entre os fungos e metais pesados e, futuramente, para a revegetação ou fitorremediação em regiões poluídas por metais pesados (Hildebrandt et al., 2007). Estudos indicam que muitas espécies de plantas, como *Fragaria vesca*, *Viola calaminaria*, *Veronica rechingeri*,

Solidago gigante, *Thymus polytrichus* e *Thlaspi praecox*, crescendo bem em áreas poluídas por metais pesados singulares, foram colonizadas por diversos FMAs e que estes, isolados, podem atuar positivamente, regulando a resistência das plantas a esse tipo de estresse (Zarei et al., 2008; Sonjak et al., 2009).

Trabalhos realizados sobre FMAs em áreas preservadas e perturbadas mostram a importância desses fungos nos ambientes estudados (Marinho et al., 2004; Caproni et al., 2005; Silva et al., 2005; Mergulhão et al., 2007). Em caatinga nativa, na região de Xingó - AL, Souza et al. (2003) identificaram 24 táxons de FMAs, com maior representatividade em Acaulosporaceae e Glomaceae. Esses autores também observaram que os fungos formavam associação com a maioria das espécies vegetais encontradas, apesar das limitações climáticas da região.

Estudando a composição das comunidades de FMAs em áreas revegetadas com *Acacia mangium* após a mineração de bauxita na região de Porto Trombetas, no Pará, Caproni et al. (2005) verificaram que *Glomus clarum* Nicolson & Schenck e *Gigaspora margarita* Becker & Hall apresentavam características distintas de esporulação, indicando adaptações aos primeiros estádios de recuperação nas áreas degradadas pela mineração.

Em área de caatinga preservada e em área degradada por mineração de cobre, na Bahia, Silva et al. (2005) identificaram 15 espécies de FMAs e observaram, nas áreas impactadas, forte redução na diversidade vegetal e na comunidade de espécies de FMAs, alterada quantitativa e qualitativamente pela atividade mineradora. Em áreas salinizadas no Vale do São Francisco, em Pernambuco, Yano-Melo et al. (2003) identificaram 21 táxons de FMAs, com destaque para *Glomus mosseae* Gerdemann & Trappe e *Glomus intraradices*; segundo os citados autores, o primeiro ciclo de multiplicação em cultura-armadilha favoreceu a esporulação dos FMAs, que decresceu a partir do segundo ciclo.

GLOMALINA NO SOLO E SUA IMPORTÂNCIA NO SISTEMA SOLO-PLANTA-MICROORGANISMO SOB CONDIÇÕES DE ESTRESSE

Os FMAs também beneficiam as plantas, por alterarem as características físico-químicas do substrato e contribuírem para a formação e manutenção da estrutura do solo, agregando as partículas do solo por meio de hifas extrarradiculares e de seus exsudatos e resíduos. Esses fungos produzem uma glicoproteína de solo correspondente a glomalina (GRSP) e esta desempenha papel fundamental na estabilidade da estrutura do solo (Bedini et al., 2009).

A glomalina contém cerca de 60 % de carboidratos, possui N ligado ao oligossacarídeo, contém Fe, é insolúvel em água e apresenta alta hidrofobicidade, que pode contribuir para iniciar a agregação. A quantidade de glomalina imunorreativa extraível do solo apresenta alta correlação com a estabilidade dos agregados de solos de várias regiões do mundo (Rosier et al., 2006), podendo influenciar, indiretamente, o armazenamento de C do solo por meio da estabilização dos agregados do solo (Zhu & Miller, 2003). Estabilidade de agregados do solo é uma das propriedades mais importantes de controle de crescimento de plantas em ambientes áridos e semiáridos por meio do controle do *status* hídrico solo-planta (Rillig, 2004).

Ao mesmo tempo em que são estabilizados pelas MAs, os agregados tornam-se importante ambiente funcional e de proteção às hifas de FMAs no solo. Esse mecanismo resulta da ação de hifas, da produção de polissacarídeos extracelulares e de glomalina. Em solos degradados em recuperação, a melhoria da agregação é acompanhada pela maior quantidade de raízes finas colonizadas e hifas, que, pela ação agregante, influenciam o diâmetro geométrico dos agregados. Como solos bem agregados são menos alterados pela erosão e mais favoráveis ao desenvolvimento das plantas, os efeitos das MAs na agregação contribuem para a produtividade e sustentabilidade agrícola e para conservação e funcionalidade dos ecossistemas naturais (Finlay, 2004; Purin & Rillig, 2007).

As perdas de C no solo de ecossistemas incluem a lixiviação e erosão (Rillig & Mummey, 2006), e as unidades estruturais de solo estável (agregados) fornecem resistência contra essa erosão. A importância dos FMAs na redução de perdas por erosão está relacionada ao seu papel na agregação do solo (Rillig, 2004) e, conseqüentemente, na ciclagem de nutrientes, pela diminuição da lixiviação de C dos solos.

Metais pesados (MPs) estão associados a uma série de componentes do solo, que determinam seu comportamento e influenciam a sua biodisponibilidade. Dependendo das propriedades condutivas do solo, metais pesados podem ser mantidos em diferentes fases da fração solo, como argilas minerais, ligados a óxidos de Fe e Mg, ligados a carbonatos e complexados à matéria orgânica do solo (MOS).

A fração orgânica do solo é muito complexa, porém o procedimento químico mais comumente aceito para especificação de metais pesados trata-os como um agrupamento. A extração dessa porção em uma única etapa negligencia a distribuição detalhada de metais entre frações orgânicas individuais. Alguns estudos sugerem que MPs ligam-se, predominantemente, aos ácidos fúlvicos, sendo proporcional ao nível de poluição. Em contraste, a ligação é menos pronunciada em ácidos húmicos, em que uma quantidade limitada de sítios de sorção para os metais é assumida (Boruvka & Drabek, 2004). Substâncias húmicas, no entanto, não são a única fração da matéria orgânica com capacidade de ligação a MPs.

Na mistura de material orgânico insolúvel em sistema aquoso (humina) há diversos compostos que podem contribuir significativamente para o fenômeno de ligação de metais (Hayes & Clapp, 2001). Foi sugerido que um desses compostos é a glomalina, a qual foi detectada em grande quantidade em numerosos solos (Nichols, 2003), o que tem sido atribuído ao fato de que os FMAs colonizam as raízes de aproximadamente 80 % das espécies de plantas vasculares e têm distribuição global. Grandes *pools* de glomalina também podem resultar de sua alta persistência no solo (Rillig et al., 2001).

A quantificação de proteínas do solo relacionadas à glomalina (GRSP), um material proteico alcalinossolúvel ligado aos FMAs, é definida pelas condições de extração (Nichols & Wright, 2006), cuja natureza bioquímica ainda não foi elucidada. GRSPs transferidas para o solo por meio do desprendimento de hifas (Driver et al., 2005) parecem ser um complexo de repetidas estruturas monoméricas unidas por interações hidrofóbicas (Nichols, 2003). Elas ligam-se às partículas do solo e ajudam a estabilizar agregados (Rillig & Mummey, 2006). Além disso, contém Fe (0,04-8,8 %) (Nichols, 2003), mas não compostos fenólicos, como os taninos (Rillig et al., 2001).

GRSPs podem estar ligadas a cátions em quantidades que variam em diferentes solos e, também, apresentam alta capacidade de ligação a alguns metais pesados (Cu, Pb e Cd), evidenciando que esse sequestro pode ser importante para a bioestabilização em solos contaminados por MPs (Nichols, 2003; González-Chávez et al., 2004; Chern et al., 2007). Em trabalho realizado por Bedini et al. (2009), foi demonstrado que a quantidade de Cu, Ni, Pb e Co ligada à GRSP foi de, respectivamente, 2, 3, 0,83, 0,24 e 0,24 % do total do teor de MPs em solo contaminado, reduzindo assim a biodisponibilidade de elementos tóxicos e, conseqüentemente, o estresse da planta por esses metais. Em trabalho realizado por Vodnik et al. (2008), foi demonstrado que a GRSP representou 5,4-21,2 % da matéria orgânica do solo contaminado por MPs. Nesse caso, a quantidade de Pb ligado a GRSP variou de 0,69 a 23,4 mg g⁻¹ (massa seca) da GRSP, que representava de 0,8 a 15,5 % do total de Pb no solo.

A hipótese inicial, formulada por Wright & Upadhyaya (1996), foi de que a glomalina é secretada no solo pelos FMAs, onde poderia ajudar na agregação do solo. Esse modelo foi diretamente baseado na correlação observada entre as concentrações de GRSP e a estabilidade de agregados do solo em água. O aumento da agregação do solo beneficiaria tanto o hospedeiro quanto os FMAs associados, o que justificaria o "custo" energético da produção de glomalina.

Evidências experimentais sugerem que as relações entre a produção de glomalina, agregação do solo e melhoria do crescimento das hifas extrarradiculares de FMA podem de fato existir (Bedini et al., 2010). No

entanto, FMAs também parecem produzir GRSP em solos em que a matéria orgânica não é o principal agente de ligação do solo, e onde GRSP e não agregação do solo não são correlacionadas entre si (Rillig et al., 2003). Isso sugere que a promoção da agregação do solo pode não ser a função principal de glomalina. Além disso, as comunidades de FMAs e muitos outros grupos da biota do solo lucram com uma melhor estrutura do solo (Niklaus et al., 2003), o que torna talvez pouco provável que a promoção da agregação do solo seja a função primária da glomalina.

Há poucos relatos da ocorrência de proteínas do choque térmico (Hsp), que incluem chaperonas, em Glomeromycota, além de glomalina. Com o uso da espécie de FMA *G. intraradices*, Porcel et al. (2006) demonstraram a expressão de uma proteína Hsp de baixo peso molecular (30 kDa), que melhorou a tolerância das plantas ao estresse hídrico. Driver et al. (2005), utilizando sistema de cultivo *in vitro*, constataram que 80% da glomalina quantificada estava presente no micélio fúngico em vez de no meio líquido de cultivo. Esse resultado sugere que uma função primária da glomalina pode estar na subsistência do fungo, apesar de o sistema utilizado ser um ambiente artificial. Essa noção é, naturalmente, apoiada pela constatação de que a glomalina é homóloga da proteína putativa do choque térmico.

Com base nas observações anteriores, Purin & Rillig (2007) propuseram um novo modelo de função para a glomalina, o qual possui os seguintes componentes-chave: (a) glomalina tem (ou teve) uma função celular primária, como chaperonas - é sabido que algumas chaperonas têm a capacidade de atuar como sinal, resultando em aumento da termotolerância e controle da viabilidade dos esporos; (b) outra função é a relativa à localização de proteínas de paredes e aos efeitos sobre a compatibilidade do micélio; e (c) a função ambiental no contexto da agregação do solo surgiu secundariamente, como um subproduto da função fisiológica primária.

CONCLUSÕES

1. Sob diversas condições de estresse, a maioria das plantas superiores é colonizada por FMAs, que podem ter vários efeitos benéficos no crescimento da planta.

2. Como as micorrizas são sistemas biológicos compartimentalizados, são bastante influenciadas pelo ambiente e por inúmeros fatores edáficos de cada componente, que influenciam de modo direto ou indireto a formação, o funcionamento e a ocorrência das MAs.

3. Os componentes e os fatores controladores apresentam interação constante e intensa, de modo que alterações em qualquer um deles terá influência sobre as micorrizas.

4. Poucos são os trabalhos que examinam com detalhes os fatores capazes de alterar a sobrevivência de FMAs específicos em seus habitats naturais. Ao contrário, os efeitos de fatores físico-químicos sobre as plantas são amplamente relatados.

5. Estudos sobre os fatores que podem regular o estabelecimento e o funcionamento de MA e as alterações bioquímicas, fisiológicas e moleculares em ambos os simbiontes durante condições de estresse biótico e abiótico têm sido realizados nos últimos anos. Entretanto, a elucidação desses mecanismos ainda está longe de ser concluída. A limitada informação sobre a genética dos FMAs e as dificuldades encontradas para a realização desses estudos, que é dificultado pelo simbiotrofismo obrigatório e pela complexidade genômica dos fungos, têm contribuído para limitação do conhecimento dessa simbiose.

LITERATURA CITADA

- ABDEL LATEF, A.A.H. & CHAOXING, H. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on growth, mineral nutrition, antioxidant enzymes activity and fruit yield of tomato grown under salinity stress. *Sci. Hortic.*, 127:228-233, 2011.
- ÁBRAHÁM, E.; RIGÓ, G.; SZÉKELY, G.; NAGY, R.; KONCZ, C. & SZABADOS, L. Light-dependent induction of proline biosynthesis by abscisic acid and salt stress is inhibited by brassinosteroid in *Arabidopsis*. *Plant Molec. Biol.*, 51:363-72, 2003.
- ALGUACIL, M.M.; HERNÁNDEZ, J.A.; CARAVACA, F.; PORTILLO, B. & ROLDÁN, A. Antioxidant enzyme activities in shoots from three mycorrhizal shrub species afforested in a degraded semi-arid soil. *Physiol. Plant.*, 118:562-570, 2003.
- ANDRADE, S.A.L.; GRATÃO, P.L.; AZEVEDO, R.A.; SILVEIRA, A.P.D.; SCHIAVINATO, M.A. & MAZZAFERA, P. Biochemical and physiological changes in jack bean under mycorrhizal symbiosis growing in soil with increasing Cu concentrations. *Environ. Exper. Bot.*, 68:198-207, 2010.
- ANDRADE, S.A.L.; GRATÃO, P.L.; SILVEIRA, A.P.D.; SCHIAVINATO, M.A.; AZEVEDO, R.A. & MAZZAFERA, P. Zn uptake, physiological response and stress attenuation in mycorrhizal jack bean growing in soil with increasing Zn concentrations. *Chemosphere*, 75:1363-1370, 2009.
- ANDRADE, S.A.L.; SILVEIRA, A.P.D.; JORGE, R.A. & ABREU, M.F. Cadmium accumulation in sunflower plants influenced by arbuscular mycorrhiza. *Intern. J. Phytorem.*, 10:1-13, 2008.
- ARFAOUI, A.; EL HADRAMI, A.; MABROUK, Y.; SIFI, B.; BOUDABOUS, A.; EL HADRAMI, I.; DAAYF, F. & CHÉRIF, M. Treatment of chickpea with *Rhizobium* isolates enhances the expression of phenylpropanoid defense-related genes in response to infection by *Fusarium oxysporum* f. sp. *ciceris*. *Plant Physiol. Biochem.*, 45:470-479, 2007.

- ASGHARI, H.; MARSCHNER, P.; SMITH, S. & SMITH, F. Growth response of *Atriplex nummularia* to inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi at different salinity levels. *Plant Soil*, 273:245-256, 2005.
- AUGÉ, R.M.; MOORE, J.L.; CHO, K.; STUTZ, J.C.; SYLVIA, D.M.; AL-AGELY, A. & SAXTON, A.M. Relating dehydration resistance of mycorrhizal *Phaseolus vulgaris* to soil and root colonization by hyphae. *J. Plant Physiol.*, 160:1147-1156, 2003.
- AUGÉ, R.M.; TOLER, H.D.; SAMS, C.E. & NASIM, G. Hydraulic conductance and water potential gradients in squash leaves showing mycorrhiza-induced increases in stomatal conductance. *Mycorrhiza*, 18:115-121, 2008.
- AVERY, S.V. Metal toxicity in yeasts and the role of oxidative stress. *Adv. Appl. Microbiol.*, 49:111-142, 2001.
- BEDINI, S.; PELLEGRINO, E.; AVIO, L.; PELLEGRINI, S.; BAZZOFFI, P.; ARGESE, E. & GIOVANNETTI, M. Changes in soil aggregation and glomalin-related soil protein content as affected by the arbuscular mycorrhizal fungal species *Glomus mosseae* and *Glomus intraradices*. *Soil Biol. Biochem.*, 41:1491-1496, 2009.
- BEDINI, S.; TURRINI, A.; RIGO, C.; ARGESE, E. & GIOVANNETTI, M. Molecular characterization and glomalin production of arbuscular mycorrhizal fungi colonizing a heavy metal polluted ash disposal island, downtown Venice. *Soil Biol. Biochem.*, 42:758-765, 2010.
- BORDE, M.; DUHRANE, M. & JITE, P. Growth photosynthetic activity and antioxidant responses of mycorrhizal and non-mycorrhizal bajra (*Pennisetum glaucum*) crop under salinity stress condition. *Crop Protec.*, 30:265-271, 2011.
- BOROWICZ, V.A. The impact of arbuscular mycorrhizal fungi on strawberry tolerance to root damage and drought stress. *Pedobiologia*, 53:265-270, 2010.
- BORUVKA, L. & DRABEK, O. Heavy metal distribution between fractions of humic substances in heavily polluted soils. *Plant Soil Environ.*, 50:339-345, 2004.
- BRAY, E.A. Plant responses to water deficit. *Trends Plant Sci.*, 2:48-54, 1997.
- CAPRONI, A.L.; FRANCO, A.A.; BERBARA, R.L.L.; GRANHA, J.R.D.O. & MARINHO, N.F. Fungos micorrizicos arbusculares em estéril revegetado com *Acacia mangium*, após mineração de bauxita. *R. Árvore*, 29:373-381, 2005.
- CHEN, X.; TANG, J.J.; ZHI, G.Y. & HU S.J. Arbuscular mycorrhizal colonization and phosphorus acquisition of plants: effects of coexisting plant species. *Appl. Soil Ecol.*, 28:259-269, 2005.
- CHERN, E.C.; TSAI, D.W. & OGUNSEITAN, O.A. Deposition of glomalin-related soil protein and sequestered toxic metals into watersheds. *Environ. Sci. Technol.*, 41:3566-72, 2007.
- COLLA, G.; ROUPHAEL, Y.; CARDARELLI, M.; TULLIO, M.; RIVERA, C.M. & REA, E. Alleviation of salt stress by arbuscular mycorrhizal in zucchini plants grown at low and high phosphorus concentration. *Biol. Fert. Soils*, 44:501-509, 2008.
- COSTA, M.D. & LOVATO, P.E. Micorrizas arbusculares e a supressão de patógenos. In: KLAUBERG-FILHO, O.; MAFRA, A.L. & GATIBONI, L.C., eds. *Tópicos em ciência do solo*. Viçosa, MG, Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, v. 6, 2011. p.119-139.
- COWEN, L.E. & LINDQUIST, S. Hsp90 potentiates the rapid evolution of new traits: drug resistance in diverse fungi. *Science*, 309:2185-2189, 2005.
- DE GARA, L.; PINTO, M.C. & TOMMASI, F. The antioxidant systems vis-a-vis reactive oxygen species during plant-pathogen interaction. *Plant Physiol. Biochem.*, 41:863-870, 2003.
- DEL RÍO, L.A.; SANDALIO, L.M.; CORPAS, F.J.; PALMA, J.M. & BARROSO, J.B. Reactive oxygen species and reactive nitrogen species in peroxisomes: Production, scavenging, and role in cell signaling. *Physiol. Plant.*, 141:330-335, 2006.
- DRIVER, J.D.; HOLBEN, W.E. & RILLIG, M.C. Characterization of glomalin as a hyphal wall component of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biol. Biochem.*, 37:101-106, 2005.
- EL-KHALLAL, S.M. Induction and modulation of resistance in tomato plants against *Fusarium* wilt disease by bioagent fungi (arbuscular mycorrhiza) and/or hormonal elicitors (jasmonic acid and salicylic acid): 2-changes in the antioxidant enzymes, phenolic compounds and pathogen related-proteins. *Austr. J. Basic Appl. Sci.*, 1:717-732, 2007.
- ELSEN, A.; GERVASIO, D.; SWENNEN, R. & DE WAELE, D. AMF-induced biocontrol against plant parasitic nematodes in *Musa* sp.: a systemic effect. *Mycorrhiza*, 18:251-256, 2008.
- ENTRY, J.A.; RYGIEWICZ, P.T.; WATRUD, L.S. & DONNELLY, P.K. Influence of adverse soil conditions on the formation and function of Arbuscular mycorrhizas. *Adv. Environ. Res.*, 7:123-138, 2002.
- EOM, A.H.; HARTNETT, D.C. & WILSON, G.W.T. Host plant species effects on arbuscular mycorrhizal fungal communities in tallgrass prairie. *Oecologia*, 122:435-444, 2000.
- FARIDUDDIN, Q.; YUSUF, M.; HAYAT, S. & AHMAD, A. Effect of 28-homobrassinolide on antioxidant capacity and photosynthesis in *Brassica juncea* plants exposed to different levels of copper. *Environ. Exper. Bot.*, 66:418-424, 2009.
- FINLAY, R.D. Mycorrhizal fungi and their multifunctional roles. *Mycologist*, 18:91-96, 2004.
- FREY-KLETT, P.; GARBAYE, J. & TARKKA, M. The mycorrhiza helper bacteria revisited. *New Phytol.*, 176:22-36, 2007.
- GARCIA-GARRIDO, J.M. & OCAMPO, J.A. Regulation of the plant defence response in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *J. Exper. Bot.*, 53:1377-1386, 2002.
- GAUR, A. & ADHOLEYA, A. Prospects of arbuscular mycorrhizal fungi in phytoremediation of heavy metal contaminated soils. *Curr. Sci.*, 86:528-534, 2004.

- GIRI, B.; KAPOOR, R. & MUKERJI, K.G. Improved tolerance of *Acacia nilotica* to salt stress by arbuscular mycorrhiza, *Glomus fasciculatum* may be partly related to elevated K/Na ratios in root and shoot tissues. *Microbial Ecol.*, 54:753-760, 2007.
- GÖHRE, V. & PASZKOWSKI, U. Contribution of the arbuscular mycorrhizal symbiosis to heavy metal phytoremediation. *Planta*, 223:1115-1123, 2006.
- GONZÁLEZ-CHÁVEZ, C.; CARRILLO-GONZÁLEZ, R.; WRIGHT, S.F. & NICHOLS, K.A. The role of glomalin, a protein produced by arbuscular mycorrhizal fungi in sequestering potentially toxic elements. *Environ. Poll.*, 130:317-23, 2004.
- GONZÁLEZ-GUERRERO, M.; AZCÓN-AGUILAR, C. & FERROL, N. GintABC1 and GintMT1 are involved in Cu and Cd homeostasis in *Glomus intraradices*. In: INTERNATIONAL CONFERENCE ON MYCORRHIZA, 5., Granada, 2006. Abstracts... Granada, 2006.
- GONZÁLEZ-GUERRERO, M.; AZCÓN-AGUILAR, C.; MOONEY, M.; VALDERAS, A.; MACDIARMID, C.W.; EIDE, D.J. & FERROL, N. Characterization of a *Glomus intraradices* gene encoding a putative Zn transporter of the cation diffusion facilitator family. *Fungal Genet. Biol.*, 42:130-140, 2005.
- GRATÃO, P.L.; MONTEIRO, C.C.; ANTUNES, A.M.; PERES, L.E.P. & AZEVEDO, R.A. Acquired tolerance of tomato (*Lycopersicon esculentum* cv. Micro-Tom) plants to cadmium-induced stress. *Ann. Appl. Biol.*, 153:321-333, 2008.
- GUCWA-PRZEPIÓRA, E.; MALKOWSKI, E.; SASNOWOSIELSKA, A.; KUCHARSKI, R.; KRZYŻAK, J.; KITA, A. & RÖMKENS, P.F.A.M. Effect of chemophytostabilization practices on arbuscular mycorrhiza colonization of *Deschampsia cespitosa* ecotype Warynski at different soil depths. *Environ. Pollut.*, 150:338-346, 2007.
- GUTTENBERGER, M. Arbuscules of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi inhabit an acidic compartment within plant roots. *Planta*, 211:112-118, 2000.
- HAJIBOLAND, R.; ALIASGHARZADEH, A.; LAIEGH, S.F. & POSCHENRIEDER, C. Colonization with arbuscular mycorrhizal fungi improve salinity tolerance of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants. *Plant Soil*, 331:313-327, 2010.
- HARRISON, M.J. Signaling in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Ann. R. Microbiol.*, 59:9-42, 2005.
- HART, M.M. & KLIRONOMOS, J.N. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and ecosystem functioning. In: van der HEIJDEN, M.G.A. & SANDERS, I.R., eds. *Mycorrhizal ecology*. Heidelberg, Springer-Verlag, 2002. p.225-242.
- HART, M.M. & READER, R.J. Host plant benefit from association with arbuscular mycorrhizal fungi: Variation due to differences in size of mycelium. *Biol. Fert. Soils*, 36:357-366, 2002.
- HASEGAWA, P.M.; BRESSAN, R.A.; ZHU, J.K. & BOHNERT, H.J. Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 51:463-499, 2000.
- HAYES, M.H.B. & CLAPP, C.E. Humic substances: Considerations of compositions, aspects of structure, and environmental influences. *Soil Sci.*, 166:723-37, 2001.
- HE, Z.; HE, C.; ZHANG, Z.; ZOU, Z. & WANG, H. Changes of antioxidative enzymes and cell membrane osmosis in tomato colonized by arbuscular mycorrhizae under NaCl stress. *Colloid. Surface. B.*, 59:128-133, 2007.
- HEIJDEN, M.G.A. van der; SCHEUBLIN, T.R. & BRADER, A. Taxonomic and functional diversity in arbuscular mycorrhizal fungi - is there any relationship? *New Phytol.*, 164:201-204, 2004.
- HERNANDEZ, J.A.; TALAVERA, J.M.; MARTINEZ-GOMEZ, P.; DICENTA, F. & SEVILLA, F. Response of antioxidative enzymes to plum pox virus in two apricot cultivars. *Physiol. Plant.*, 111:313-321, 2001.
- HILDEBRANDT, U.; REGVAR, M. & BOTHE, H. Arbuscular mycorrhiza and heavy metal tolerance. *Phytochemistry*, 68:139-146, 2007.
- HINCHA, D.K. & HAGEMANN, M. Stabilization of model membranes during drying by compatible solutes involved in the stress tolerance of plants and microorganisms. *Biochem. J.*, 383:277-283, 2004.
- HUANG, H.; ZHANG, S.; WU, N.; LUO, L. & CHRISTIE, P. Influence of *Glomus etunicatum/Zea mays* mycorrhiza on atrazine degradation, soil phosphatase and dehydrogenase activities, and soil microbial community structure. *Soil Biol. Biochem.*, 41:726-734, 2009.
- INVAM - International culture collection of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi. Disponível em: <<http://invam.caf.wvu.edu>>. Acesso em: 8 de fev. de 2012.
- JAHROMI, F.; AROCA, R.; PORCEL, R. & RUIZ-LOZANO, J.M. Influence of salinity on the in vitro development of *Glomus intraradices* and on the in vivo physiological and molecular responses of mycorrhizal lettuce plants. *Microbial Ecol.*, 55:45-53, 2008.
- JANG, J.Y.; KIM, D.G.; KIM, Y.O.; KIM, J.S. & KANG, H. An expression analysis of a gene family encoding plasma membrane aquaporins in response to abiotic stress in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Molec. Biol.*, 54:713-725, 2004.
- JANSA, J.; MOZAFAR, A.; KUHN, G.; ANKEN, T.; RUH, R.; SANDERS, I.R. & FROSSARD, E. Soil tillage affects the community structure of mycorrhizal fungi in maize roots. *Ecol. Appl.*, 13:1164-1176, 2003.
- JOHNSON, N.C.; GRAHAM, J.H. & SMITH, F.A. Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytol.*, 135:575-585, 1997.
- JUNIPER, S. & ABBOTT, L.K. Soil salinity delays germination and limits growth of hyphae from propagules of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*, 16:371-379, 2006.
- KAFKAS, S. & ORTAS, I. Various mycorrhizal fungi enhance dry weights, P and Zn uptake of four *Pistacia* species. *J. Plant Nutr.*, 32:146-159, 2009.
- KIERS, E.T. & van der HEIJDEN, G.A. Mutualistic stability in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: exploring hypotheses of evolutionary cooperation. *Ecology*, 87:1627-1636, 2006.

- KISHOR, P.B.; HONG, Z.; MIAO, G.H.; HU, C.A. & VERMA, D.P.S. Over expression OF D1-pyrroline-5-carboxylate synthetase increases proline production and confers osmotolerance in transgenic plants. *Plant Physiol.*, 108:1387-94, 1995.
- KLAUBERG-FILHO, O.; SIQUEIRA, J.O. & MOREIRA, F.M.S. Fungos micorrízicos arbusculares em solos de área poluída com metais pesados. *R. Bras. Ci. Solo*, 6:125-134, 2002.
- KLAUBERG-FILHO, O.; SIQUEIRA, J.O.; MOREIRA, F.M.S.; SOARES, C.R.F.S. & SILVA, S. Ecologia, função e potencial de aplicação de FMAs em condições de excesso de metais pesados. In: VIDAL-TORRADO, P.; ALLEONI, L.R.F.; COOPER, M.; SILVA, A.P. & CARDOSO, E.J., eds. *Tópicos em ciência do solo*. Viçosa, MG, Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2005. v.4. p.85-144.
- KLIRONOMOS, J.N.; McCUNE, J.; HART, M. & NEVILLE, J. The influence of arbuscular mycorrhizae on the relationship between plant diversity and productivity. *Ecol. Lett.*, 3:137-141, 2000.
- KOZUTA, S.; CHABAUD, M.; LOUGNON, G.; GOUGH, C.; DENARIE, J.; BARKER, D.G. & BECARD, G.A. Diffusible factor from arbuscular mycorrhizal fungi induces symbiosis-specific MtENOD11 expression in roots of *Medicago truncatula*. *Plant Physiol.*, 131:952-962, 2003.
- KRAJINSKI, F.; HAUSE, B.; GIANINAZZI-PEARSON, V. & FRANKEN, P. Mth1, a plasma membrane H⁺-ATPase gene from *Medicago truncatula*, shows arbuscule-specific induced expression in mycorrhizal tissue. *Plant Biol.*, 4:754-761, 2002.
- KUMAR, K.S.; DAYANANDA, S. & SUBRAMANYAM, C. Copper alone, but not oxidative stress, induces copper-metallothionein gene in *Neurospora crassa*. *FEMS Microbiol. Lett.*, 242:45-50, 2005.
- LAMBAIS, M.R.; RÍOS-RUIZ, W.F. & ANDRADE, R.M. Antioxidant responses in bean (*Phaseolus vulgaris*) roots colonized by arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.*, 160:421-428, 2003.
- LANFRANCO, L.; BOLCHI, A.; ROS, E.C.; OTTONELLO, S. & BONFANTE, P. Differential expression of a metallothionein gene during the presymbiotic versus the symbiotic phase of an arbuscular mycorrhizal fungus. *J. Plant Physiol.*, 130:58-67, 2002.
- LEKBERG, Y.; KOIDE, R.T.; ROHR, J.R.; ALDRICH-WOLFE, L. & MORTON, J.B. Role of niche restrictions and dispersal in the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *J. Ecol.*, 95:95-105, 2007.
- LIU, S.L.; LOU, Y.M.; DING, K.Q.; LI, H.; WU, L.H.; XING, W.Q.; SONG, J. & CAO, Z.H. Enhanced phytoremediation of benzo[a] pyrene contaminated soil with arbuscular mycorrhizal fungi. *Acta Pedol. Sinica*, 41:336-342, 2004.
- MA, Q.Q.; WANG, W.; LI, Y.H.; LI, D.Q. & ZOU, Q. Alleviation of photoinhibition in drought-stressed wheat (*Triticum aestivum*) by foliar-applied glycinebetaine. *J. Plant Physiol.*, 163:165-175, 2006.
- MAHERALI, H. & KLIRONOMOS, J.N. Influence of phylogeny on fungal community assembly and ecosystem functioning. *Science*, 316:1746-1748, 2007.
- MARINHO, N.F.; CAPRONI, A.L.; FRANCO, A.A. & BERBARA, R.L.L. Respostas de *Acacia mangium* Willd e *Sclerobium paniculatum* Vogel a fungos micorrízicos arbusculares nativos provenientes de áreas degradadas pela mineração de bauxita na Amazônia. *Acta Bot. Bras.*, 18:141-149, 2004.
- MARTINEZ, T.N. & JOHNSON, N.C. Agricultural management influences propagule densities and functioning of arbuscular mycorrhizas in low- and high-input agroecosystems in arid environments. *Appl. Soil Ecol.*, 46:300-306, 2010.
- MATAMOROS, M.A.; DALTON, D.A.; RAMOS, J.; CLEMENTE, M.R.; RUBIO, M.C. & BACANA, M. Biochemistry and molecular biology of antioxidants in the rhizobia-legume symbiosis. *Plant Physiol.*, 133:499-509, 2006.
- MERGULHÃO, A.C.E.S.; OLIVEIRA, J.P.; BURITY, H.A. & MAIA, L.C. Potencial de infectividade de fungos micorrízicos arbusculares em áreas nativas e impactadas por mineração gesseira no semi-árido brasileiro. *Hoehnea*, 34:41-348, 2007.
- MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends Plant Sci.*, 7:405-410, 2002.
- MOONS, A. Osgstu3 and osgstu4, encoding tau class glutathione S-transferases, are heavy metal- and hypoxic stress-induced and differentially salt stress-responsive in rice roots. *FEBS Lett.*, 553:427-432, 2003.
- MOREIRA, F.M.S. & SIQUEIRA, J.O. *Microbiologia e bioquímica do solo*. 2 ed. Lavras, Universidade Federal de Lavras, 2006. 729p.
- MUNIER-LAMY, C.; DENEUX-MUSTIN, S.; MUSTIN, C.; MERLET, D.; BERTHELIN, J. & LEYVAL, C. Selenium bioavailability and uptake as affected by four different plants in a loamy clay soil with particular attention to mycorrhizae inoculated ryegrass. *J. Environ. Radioactiv.*, 97:148-158, 2007.
- MUNKVOLD, L.; KJOLLER, R.; VESTBERG, M.; ROSENDAHL, S. & JAKOBSEN, I. High functional diversity within species of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.*, 164:357-364, 2004.
- NICHOLS, K. Characterization of glomalin-a glycoprotein produced by arbuscular mycorrhizal fungi. Maryland, University of Maryland, College Park, 2003. 285p. (Tese de Doutorado)
- NICHOLS, K.A. & WRIGHT, S.F. Carbon and nitrogen in operationally defined soil organic matter pools. *Biol. Fert. Soils*, 43:215-220, 2006.
- NIKLAUS, P.A.; ALPHEI, J.; EBERSBERGER, D.; KAMPICHLER, C.; KANDELER, E. & TSCHERKO, D. Six years of in situ CO₂ enrichment evoke changes in soil structure and soil biota of nutrient-poor grassland. *Glob. Change Biol.*, 9:585-600, 2003.
- OISHI, H. & EBINA, M. Isolation of cDNA and enzymatic properties of betaine aldehyde dehydrogenase from *Zoysia tenuifolia*. *J. Plant Physiol.*, 162:1077-1086, 2005.

- OUZIAD, F.; HILDEBRANDT, U.; SCHMELZER, E. & BOTHE, H. Differential gene expressions in arbuscular mycorrhizal-colonized tomato grown under heavy metal stress. *J. Plant Physiol.*, 162:634-649, 2005.
- OUZIAD, F.; WILDE, P.; SCHMELZER, E.; HILDEBRANDT, U. & BOTHE, H. Analysis of expression of aquaporins and Na⁺/H⁺ transporters in tomato colonized by arbuscular mycorrhizal fungi and affected by salt stress. *Environ. Exper. Bot.*, 57:177-186, 2006.
- PARADI, I.; BRATEK, Z. & LANG, F. Influence of arbuscular mycorrhiza and phosphorus supply on polyamine content, growth and photosynthesis of *Plantago lanceolata*. *Plant Biol.*, 46:563-569, 2003.
- PARNISKE, M. Molecular genetics of the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 7:414-421, 2004.
- PAWLOWSKA, T.E. & CHARVAT, I. Heavy-metal stress and developmental patterns of arbuscular mycorrhizal fungi. *Appl. Environ. Microbiol.*, 70:6643-6649, 2004.
- PENG, Y.L.; GAO, Z.W.; GAO, Y.; LIU, G.F.; SHENG, L.X. & WANG, D.L. Eco-physiological characteristics of alfalfa seedlings in response to various mixed salt-alkaline stresses. *J. Integr. Plant Biol.*, 50:29-39, 2008.
- PORCEL, R.; AROCA, R.; CANO, C.; BAGO, A. & RUIZ-LOZANO, J.M. Identification of a gene from the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* encoding for a 14-3-3 protein that is up-regulated by drought stress during the AM symbiosis. *Microbial Ecol.*, 53:575-582, 2006.
- POUYU-ROJAS, E.; SIQUEIRA, J.O. & SANTOS, J.G.D. Compatibilidade simbiótica de fungos micorrízicos arbusculares com mudas de espécies arbóreas tropicais. *R. Bras. Ci. Solo*, 30:413-424, 2006.
- POZO, M.J.; CORDIER, C.; DUMAS-GAUDOT, E.; GIANINAZZI, S.; BAREA, J.M. & AZCÓN-AGUILAR, C. Localized versus systemic effect of arbuscular mycorrhizal fungi on defense responses *Phytophthora* infection in tomato plants. *J. Exper. Bot.*, 53:525-534, 2002.
- PURIN, S. & RILLIG, M.C. The arbuscular mycorrhizal fungal protein glomalin: Limitations, progress, and new hypothesis for its function. *Pedobiologia*, 51:123-130, 2007.
- RABIE, G.H. & ALMADINI, A.M. Role of bioinoculants in development of salt-tolerance of *Vicia faba* plants. *Afr. J. Biotechnol.*, 4:210-222, 2005.
- REPETTO, O.; BESTEL-CORRE, G.; DUMAS-GAUDOT, E.; BERTA, G.; GIANINAZZI-PEARSON, V. & GIANINAZZI, S. Targeted proteomics to identify cadmium-induced protein modifications in *Glomus mosseae*-inoculated pea roots. *New Phytol.*, 157:555-567, 2003.
- REQUENA, N.; REUNINGER, M.; FRANKEN, P. & OCON, A. Symbiotic status, phosphate, and sucrose regulate the expression of two plasma membrane H⁺-ATPase genes from the mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *Plant Physiol.*, 132:1540-1549, 2003.
- RILLIG, M.C. Arbuscular mycorrhizae, glomalin and soil quality. *Can. J. Soil Sci.*, 84:355-363, 2004.
- RILLIG, M.C. & MUMMEY, D.L. Mycorrhizas and soil structure. *New Phytol.*, 171:41-53, 2006.
- RILLIG, M.C.; RAMSEY, P.W.; MORRIS, S. & PAUL, E.A. Glomalin, an arbuscular-mycorrhizal fungal soil protein, responds to land-use change. *Plant Soil*, 253:293-299, 2003.
- RILLIG, M.C.; WRIGHT, S.F.; NICHOLS, K.A.; SCHMIDT, W.F. & TORN, M.S. Large contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to soil carbon pools in tropical forest soils. *Plant Soil*, 233:167-177, 2001.
- RIVERA-BECERRIL, F.; CALANTZIS, C.; TURNAU, K.; CAUSSANEL, J.P.; BELIMOV, A.A.; GIANINAZZI, S.; STRASSER, R.J. & GIANINAZZI-PEARSON, V. Cadmium accumulation and buffering of cadmium-induced stress by arbuscular mycorrhiza in three *Pisum sativum* L. genotypes. *J. Exper. Bot.*, 53:1177-1185, 2002.
- ROSIER, C.L.; HOYE, A.T. & RILLIG, M.C. Glomalin-related soil protein: Assessment of current detection and quantification tools. *Soil Biol. Biochem.*, 38:2205-2211, 2006.
- RUIZ-LOZANO, J.M. & AZCÓN, R. Effect of calcium application on the tolerance of mycorrhizal lettuce plants to polyethylene glycol-induced water stress. *Symbiosis*, 23:9-22, 1997.
- SALDAJENO, M.G.; CHANDANIE, W.A.; KUBOTA, M. & HYAKUMACHI, M. Effects of interactions of arbuscular mycorrhizal fungi and beneficial saprophytic mycoflora on plant growth and disease protection. In: SIDDIQI, Z.A.; AKHTAR, M.S. & FUTAI, K, eds. *Mycorrhizae: Sustainable agriculture and forestry*. The Netherlands, Springer, 2008. p.211-226.
- SANGSTER, T.A. & QUEITSCH, C. The HSP90 chaperone complex, an emerging force in plant development and phenotypic plasticity. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 8:86-92, 2005.
- SANNAZZARO, A.I.; ECHEVERRÍA, M.; ALBERTÓ, E.O.; RUIZ, O.A. & MENÉNDEZ, A.B. Modulation of polyamine balance in *Lotus glaber* by salinity and arbuscular mycorrhiza. *Plant Physiol. Biochem.*, 45:39-46, 2007.
- SANNAZZARO, A.I.; RUIZ, O.A.; ALBERTO, E.O. & MENENDEZ, A.B. Alleviation of salt stress in *Lotus glaber* by *Glomus intraradices*. *Plant Soil*, 285:279-287, 2006.
- SELOSSE, M.A.; BAUDOIN, E. & VANDENKOORNHUYSE, P. Symbiotic microorganisms, a key for ecological success and protection of plants. *CR Biol.*, 327:639-648, 2004.
- SHENG, M.; TANG, M.; CHEN, H.; YANG, B.; ZHANG, F. & HUANG, Y. Influence of arbuscular mycorrhizae on photosynthesis and water status of maize plants under salt stress. *Mycorrhiza*, 18:287-296, 2008.
- SILVA, G.A.; TRUFEM, S.F.B.; SAGGIN JÚNIOR, O.J. & MAIA, L.C. Arbuscular mycorrhizal fungi in a semiarid copper mining area in Brazil. *Mycorrhiza*, 15:47-53, 2005.
- SMITH, S.E. & READ, D.J. *Mycorrhizal symbiosis*. 3.ed. London, Academic Press, 2008. 785p.
- SMITH, S.E.; SMITH, F.A. & JAKOBSEN, I. Functional diversity in arbuscular mycorrhizal (AM) symbioses: the contribution of the mycorrhizal P uptake pathway is not correlated with mycorrhizal responses in growth and total P uptake. *New Phytol.*, 162:511-524, 2004.

- SONJAK, S.; BEGUIRISTAIN, T.; LEYVAL, C. & REGVAR, M. Temporal temperature gradient gel electrophoresis (TTGE) analysis of arbuscular mycorrhizal fungi associated with selected plants from saline and metal polluted environments. *Plant Soil*, 314:25-34, 2009.
- SOTTOSANTO, J.B.; GELLI, A. & BLUMWALD, E. DNA array analyses of *Arabidopsis thaliana* lacking a vacuolar Na⁺/H⁺ antiporter: impact of AtNHX1 on gene expression. *Plant J.*, 40:752-771, 2004.
- SOUZA, R.G.; MAIA, L.C.; SALES, M.F. & TRUFEM, S.F.B. Diversidade e potencial de infectividade de fungos micorrízicos arbusculares em áreas de caatinga, na região de Xingó, Estado de Alagoas, Brasil. *R. Bras. Bot.*, 26:49-60, 2003.
- STITT, M. Pyrophosphate as an energy donor in the cytosol of plant cells: An enigmatic alternative to ATP. *Bot. Acta*, 111:167-175, 1998.
- STÜRMER, S.L. & SIQUEIRA, J.O. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in Brazilian ecosystems. In: MOREIRA, F.M.S.; SIQUEIRA, J.O. & BRUSSAARD, L., eds. *Soil biodiversity in Amazonian and other Brazilian ecosystems*. Wallingford, CABI-Pub., 2006. p.206-236.
- SUO, Y. & LEUNG, D.W.M. Accumulation of extracellular pathogenesis-related proteins in rose leaves following inoculation of *in vitro* shoots with *Diplocarpon rosae*. *Sci. Hortic.*, 93:167-178, 2002.
- TAIZ, L. & ZEIGER, E. *Fisiologia vegetal*. 3.ed. Porto Alegre, Atmed, 2006.
- TANG, J.; XU, L.; CHEN, X. & HU, S. Interaction between C4 barnyard grass and C3 upland rice under elevated CO₂: Impact of mycorrhizae. *Acta Oecol.*, 35:227-235, 2009a.
- TANG, M.; CHEN, H.; HUANG, J.C. & TIAN, Z.Q. AM fungi effects on the growth and physiology of *Zea mays* seedlings under diesel stress. *Soil Biol. Biochem.*, 41:936-940, 2009b.
- TOLER, H.D.; MORTON, J.B. & CUMMING, J.R. Growth and metal accumulation of mycorrhizal sorghum exposed to elevated copper and zinc. *Water Air Soil Poll.*, 164:155-172, 2005.
- TREBERG, J.R. & DRIEDZIC, W.R. The accumulation and synthesis of betaine in winter skate (*Leucoraja ocellata*). *Comp. Biochem. Phys. A*, 147:475-83, 2007.
- VALLINO, M.; MASSA, N.; LUMINI, E.; BIANCIOTTO, V.; BERTA, G. & BONFANTE, P. Assessment of arbuscular mycorrhizal fungal diversity in roots of *Solidago gigantea* growing in a polluted soil in Northern Italy. *Appl. Environ. Microbiol.*, 8:971-983, 2006.
- VALOT, B.; NEGRONI, L.; ZIVY, M.; GIANINAZZI, S. & DUMAS-GAUDOT, E. A mass spectrometric approach to identify arbuscular mycorrhiza-related proteins in root plasma membrane fractions. *Proteomics*, 6:145-155, 2006.
- VOS, C.; BROUCKE, D.V.D.; LOMBI, V.M.; WAELE, D.D. & ELSEN, A. Mycorrhiza-induced resistance in banana acts on nematode host location and penetration. *Soil Biol. Biochem.* 10:1-7, 2012.
- VODNIK, D.; GRÈMANA, H.; MAÈEKA, I.; van ELTERENB, J.T. & KOVAÈEVIÈC, M. The contribution of glomalin-related soil protein to Pb and Zn sequestration in polluted soil. *Sci. Total Environ.*, 392:130-136, 2008.
- WEISSENHORN, I.; GLASHOFF, A.; LEYVAL, C. & BERTHELIN, J. Differential tolerance to Cd and Zn of arbuscular mycorrhizal (Am) fungal spores isolated from heavy metal-polluted and unpolluted soils. *Plant Soil*, 167:189-196, 1994.
- WEISSENHORN, I.; LEYVAL, C. & BERTHELIN, J. Cd-Tolerant Arbuscular mycorrhizal (Am) fungi from heavy-metal polluted soils. *Plant Soil*, 157:247-256, 1993.
- WRIGHT, S.F. & UPADHYAYA, A. Extraction of an abundant and unusual protein from soil and comparison with hyphal protein of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Sci.*, 161:575-586, 1996.
- WU, Q.S.; ZOU, Y.N. & XIA, R.X. Effects of water stress and arbuscular mycorrhizal fungi on reactive oxygen metabolism and antioxidant production by citrus (*Citrus tangerine*) roots. *Eur. J. Soil Biol.*, 42:166-172, 2006.
- WU, W.Q.; SU, X.Y.; XIA, Y.; WANG, Y.S. & LUAN, L.J. An, *Suaeda liaotungensis* kitag betaine aldehyde dehydrogenase gene improves salt tolerance of transgenic maize mediated with minimum linear length of DNA fragment. *Euphytica*, 159:17-25, 2008.
- XIA, T.; APSE, M.P.; AHARON, G.S. & BLUMWALD, E. Identification and characterization of a NaCl-inducible vacuolar Na⁺/H⁺-antiporter in *Beta vulgaris*. *Plant Physiol.*, 116:206-212, 2002.
- YANG, C.W.; XU, H.H.; WANG, L.L.; LIU, J.; SHI, D.C. & WANG, G.D. Comparative effects of salt-stress and alkali-stress on the growth, photosynthesis, solute accumulation, and ion balance of barley plants. *Photosynthetica*, 47:79-86, 2009.
- YANO-MELO, A.M.; TRUFEM, S.F.B. & MAIA, L.C. Arbuscular mycorrhizal fungi in salinized and surrounded areas at the São Francisco Submedium Valley, Brazil. *Hoehnea*, 30:79-87, 2003.
- YAO, Q.; ZHU, H.H. & CHEN, J.Z. Growth responses and endogenous IAA and iPAs changes of litchi (*Litchi chinensis* Sonn.) seedlings induced by arbuscular mycorrhizal fungal inoculation. *Sci. Hortic.*, 105:145-151, 2005.
- YOSHIBA, Y.; KIYOSUE, T.; KATAGIRI, T.; UEDA, H.; MIZOGUCHI, T.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K.; WADA, K.; HARADA, Y. & SHINOZAKI, K. Correlation between the induction of a gene for D1-pyrroline-5-carboxylate synthetase and the accumulation of proline in *Arabidopsis thaliana* under osmotic stress. *Plant J.*, 7:751-60, 1995.
- ZAREI, M.; KÖNIG, S.; HEMPEL, S.; NEKOUËI, M.K.; SAVAGHEBI, G. & BUSCOT, F. Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi associated to *Veronica rechingeri* at the Anguran zinc and lead mining region. *Environ. Poll.*, 156:1277-1283, 2008.

- ZENG, R.S. Disease resistance in plants through mycorrhizal fungi induced allelochemicals. In: INDERJIT, K.M. & MUKERJI, K.G., eds. Allelochemicals: Biological control of plant pathogens and diseases. Dordrecht, Springer, 2006. p.181-192.
- ZHANG, F-L.; NIU, B.; WANG, Y-C.; CHEN, F.; WANG, S-H.; XU, Y.; JIANG, L-D.; GAO, J.; WU, J.; TANG, L. & JIA, Y-J. A novel betaine aldehyde dehydrogenase gene from *Jatropha curcas*, encoding an enzyme implicated in adaptation to environmental stress. *Plant Sci.*, 174:510-518, 2008.
- ZHONGQUN, H.; CHAOXING, H.; ZHIBIN, Z.; ZHIRONG, Z. & HUAISONG, W. Changes of antioxidative enzymes and cell membrane osmosis in tomato colonized by arbuscular mycorrhizae under NaCl stress. *Colloid. Surface B.*, 59:128-133, 2007.
- ZHU, Y.G. & MILLER, R.M. Carbon cycling by arbuscular mycorrhizal fungi in soil-plant systems. *Trends Plant Sci.*, 8:407-409, 2003.