

SEÇÃO III - BIOLOGIA DO SOLO

TRANSFERÊNCIA DE NITROGÊNIO ENTRE PLANTAS INTERCONECTADAS POR FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES (FMAS)⁽¹⁾

A. F. CRUZ⁽²⁾ & M. A. MARTINS⁽³⁾

RESUMO

Este trabalho, desenvolvido em casa de vegetação da Universidade Estadual do Norte Fluminense (UENF), em Campos (RJ), no primeiro semestre de 1996, objetivou avaliar a importância dos fungos micorrízicos arbusculares (FMAS) no processo de transferência de N do feijão para o milho, utilizando o isótopo ¹⁵N. Foram construídos três tipos de vasos especiais, divididos em três seções, A, B e C, com 2 dm³ de capacidade: sem barreira, com tela de nylon de 40 µm (permitiu a passagem de hifas fúngicas, mas não a de raízes) e com tela de nylon de 1 µm (não permitiu a passagem de hifas e raízes) entre as seções B e C. Adicionaram-se 25 mg kg⁻¹ de N somente na seção A de cada vaso, utilizando-se, como fonte (¹⁵NH₄)₂SO₄. Duas plantas de feijão pré-germinadas e inoculadas com *Rhizobium tropici* foram plantadas com suas raízes divididas entre as seções A e B. Após 10 dias, efetuou-se o plantio do milho, diretamente, na seção C dos vasos, e a inoculação micorrízica nos tratamentos com o FMA foi feita pela adição de propágulos de *Glomus etunicatum* somente na seção C. O experimento foi coletado 35 dias após o transplantio do feijão, e os resultados demonstraram que a colonização micorrízica se mostrou satisfatória, tanto no milho quanto no feijão. A presença da micorriza aumentou a produção de matéria seca, conteúdo de ¹⁵N e P da parte aérea das plantas de milho. A transferência direta de ¹⁵N do feijão para o milho através do micélio fúngico foi de 16,6%; a transferência indireta envolvendo o FMA - ou seja, a absorção do ¹⁵N excretado pelas raízes do feijão na solução do solo que foi absorvido e transferido através do micélio do FMA para o milho - foi de 34,1%; e a transferência indireta não envolvendo o FMA - ou seja, a absorção de ¹⁵N pelas raízes de milho da solução do solo sem envolvimento do FMA - foi de 49,3%.

Termos de indexação: micorriza, feijão, milho, nitrogênio.

⁽¹⁾ Parte da Dissertação de Mestrado do primeiro autor, apresentada à UENF, Campos (RJ). Trabalho financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ) e pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq). Recebido para publicação em outubro de 1996 e aprovado em julho de 1997.

⁽²⁾ Estudante de Mestrado da Universidade Estadual do Norte Fluminense (UENF), Av. Alberto Lamego, 2.000, CEP 28.015-620 Campos (RJ).

⁽³⁾ Professor do Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias da UENF, Setor de Microbiologia do Solo, Av. Alberto Lamego, 2.000, CEP 28.015-620 Campos (RJ). Bolsista do CNPq. E-mail: marco@uenf.br.

SUMMARY: TRANSFER OF NITROGEN BETWEEN PLANTS INTERCONNECTED BY ARBUSCULAR MYCORRHIZAL FUNGI (AMF)

*This work was undertaken at the State University of North Fluminense (UENF), State of Rio de Janeiro, Brazil, under greenhouse conditions, in the first semester of 1996, to evaluate the role of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in the process of nitrogen transfer from bean to maize plants using the isotope ^{15}N . Special pots divided in three sections (A, B and C), were constructed and either no barrier and a nylon mesh screen ($40\ \mu\text{m}$) (which allowed the AMF hyphae to pass but not the plant roots) or $1\ \mu\text{m}$ (which acted as barrier to AM hyphae and plant roots) was inserted between the sections B and C. It was added $25\ \text{mg kg}^{-1}$ of N only into the section A, using as source $(^{15}\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$. Two bean plants pre-germinated and inoculated with *Rhizobium tropici* were planted with their root systems divided between the sections A and B. Ten days later, 2 seeds of maize were sown into the section C and the inoculation was made by adding inoculum (*Glomus etunicatum*) into the substrate. Thirty-five days after the transplanting of the legume plants the experiment was harvested and the results revealed that the mycorrhizal colonization was satisfactory in maize and bean plants. The inoculation with AMF increased the dry weight and the ^{15}N and P content of maize plant shoots. The direct transfer of ^{15}N via AM hyphae was 16.6%; the indirect transfer of ^{15}N mediated by AM mycelium network, was 34.1%, and the indirect transfer not mediated by AM mycelium network was 49.3%..*

Index terms: mycorrhizae, bean, maize, nitrogen.

INTRODUÇÃO

As associações simbióticas entre fungos micorrízicos arbusculares (FMAS) e raízes de plantas apresentam baixa especificidade, ou seja, qualquer espécie de planta capaz de desenvolver a colonização fúngica pode ser colonizada por FMAS (Mosse, 1975). Esse fato faz com que se torne possível que a hifa externa dos FMAS, que se desenvolve no solo e está conectada às estruturas fúngicas dentro da raiz, possa estabelecer interconexões entre plantas de mesma ou de diferentes espécies (Read, 1984; Newman, 1988; Newman & Eason, 1993). Essas interconexões fúngicas permitem a transferência de substâncias entre plantas através da passagem direta pela hifa do fungo, tais como: carbono (Francis & Read, 1984; Martins, 1992a, b, 1993), fósforo (Ritz & Newman, 1985; Martins & Read, 1996) e nitrogênio (Ames et al., 1983; Van Kessel et al., 1985; Haystead et al., 1988).

No consórcio entre gramíneas e leguminosas, o nitrogênio fixado, biologicamente, pela leguminosa pode ser transferido para a gramínea, reduzindo, assim, a utilização de adubação química nitrogenada. Brophy et al. (1987) quantificaram o N transferido da leguminosa para gramíneas em torno de $40\ \text{kg ha}^{-1}$ de N, assim como Rao & Giller (1994), por meio de técnica da diluição isotópica com ^{15}N , observaram maior teor de N em gramíneas, quando em sistema de consórcio com a leguminosa. Resultados semelhantes foram encontrados por Ledgard (1991), que verificou ser a produção de centeio maior, quando associada ao trevo em relação à monocultura, atribuindo tais diferenças à transferência de N para o centeio na faixa de $60\ \text{kg ha}^{-1}\ \text{ano}^{-1}$.

Os principais mecanismos responsáveis pela transferência de N são: (a) excreção direta de N das raízes e folhas das leguminosas; (b) decomposição das folhas das leguminosas que caem e atingem o solo (Burton et al., 1983); (c) decomposição de nódulos mortos (Dubach & Russele, 1994) e tecidos radiculares das

plantas leguminosas (Haynes, 1980). Estudos por meio de métodos de diluição com ^{15}N (Barea et al., 1987), técnicas de raízes subdivididas (Haystead et al., 1988); ou pela aplicação de N marcado na planta leguminosa, avaliando sua presença na gramínea (Hamel & Smith, 1991), têm comprovado que a transferência de N entre plantas tem aumentado com a presença de FMA. Ames et al. (1983) observaram que a maior parte do nitrogênio transferido para o aipo provinha da planta micorrizada.

Há casos em que, apesar de não gerar diferenças na produção de matéria seca da gramínea, o FMA provoca maior absorção de N e ^{15}N nessa planta, quando em consórcio com uma leguminosa (Frey & Schuepp, 1992), bem como este N transferido entre as plantas através de hifas fúngicas pode até ser suficiente para manter a sustentabilidade da planta receptora (Francis et al., 1986). Tal transferência de N entre plantas em sistema de consórcio se torna mais importante, quando os solos estão sob baixos níveis de N (Redmon et al., 1995).

A transferência de N entre plantas, envolvendo FMA, pode ocorrer através de dois processos: (1) transferência direta (TD) por meio da hifa externa do FMA que interconecta as raízes de diferentes plantas; (2) transferência indireta mediada pelo FMAS (TI_M), através da absorção pelo micélio fúngico do N excretado na solução do solo pela leguminosa, o qual é transferido para a gramínea. Existe um terceiro processo que é a transferência indireta de N não mediada pelos FMAS - TI_{NM} , processo no qual o N excretado no solo é absorvido, diretamente, pelas raízes de outra planta. Avaliar a importância de cada um dos três processos na transferência de N entre plantas é muito importante, uma vez que a transferência de N, diretamente, através do micélio fúngico não somente evita as perdas desse elemento no solo (lixiviação, imobilização), como também contribui para a melhor ciclagem do elemento.

Neste contexto, desenvolveu-se um experimento em casa de vegetação, com o objetivo de avaliar a contribuição relativa de cada um dos três possíveis processos de transferência de N entre o feijão (planta doadora) e milho (planta receptora), utilizando-se o isótopo ^{15}N .

MATERIAL E MÉTODOS

Foram construídos três tipos de vasos especiais compartimentalizados, compostos de três seções A; B e C, com 2 dm³ de capacidade por seção (Figura 1): (1) vaso com tela de nylon de 40 μm entre as seções B e C, para permitir a passagem de hifas, mas impedir a de raízes; (2) vaso em tela de 1 μm , para não permitir a passagem de hifas nem de raízes; (3) vaso sem barreiras entre as seções B e C, a fim de promover o “entrelaçamento” dos sistemas radiculares de ambas as plantas. Entre as seções A e B foi colocada uma “placa plástica” que não permitia o contato físico entre elas.

Utilizaram-se o cultivar de feijão (*Phaseolus vulgaris*) “Ouro Negro” (tipo de crescimento determinado), comumente usado em sistema de consórcio na região Norte Fluminense (RJ), e o cultivar de milho (*Zea mays*), “BR 106” (porte baixo).

A estirpe de *Rhizobium tropici* utilizada foi a H-20 (BR 322), proveniente do Centro Nacional de Pesquisa em Agrobiologia (CNPAB) da EMBRAPA, Itaguaí (RJ), que foi crescida em Erlenmeyers com 150 mL de meio extrato de levedura-manitol (YEM). A inoculação se procedeu por meio da submersão de sementes de feijão em uma suspensão de *Rhizobium* com 1% de sacarose.

A espécie fúngica micorrízica arbuscular utilizada foi *Glomus etunicatum* (Becker & Gerdermann). A inoculação desse fungo foi processada por meio da adição no orifício de plantio do milho de amostras de solo que continham esporos e hifas de fungo multiplicados, previamente, em *Brachiaria decumbens* em casa de vegetação. No caso dos tratamentos não inoculados com o fungo, adicionaram-se 25 mL de uma solução filtrada (Papel filtro Whatman n° 1), proveniente de lavagem de raízes, de forma que as plantas-testemunhas fossem inoculadas com uma população de bactérias semelhante à das plantas micorrizadas, porém livres de propágulos de FMA.

As plantas de feijão foram germinadas em bandejas plásticas e, após 7 dias, suas raízes pivotantes foram descartadas, e as plântulas com as raízes secundárias foram transplantadas para os vasos com suas raízes subdivididas entre as seções A e B de cada vaso (Figura 1). O milho foi plantado no compartimento C, 10 dias após o transplante do feijão, por meio da colocação de três sementes por vaso. Quinze dias após, efetuou-se o desbaste, deixando apenas duas plantas por vaso.

O substrato, contendo uma mistura solo:areia (1:2), foi esterilizado com brometo de metila, na dosagem de 90 cm³ m⁻³, a fim de eliminar possíveis FMAS nativos do substrato.

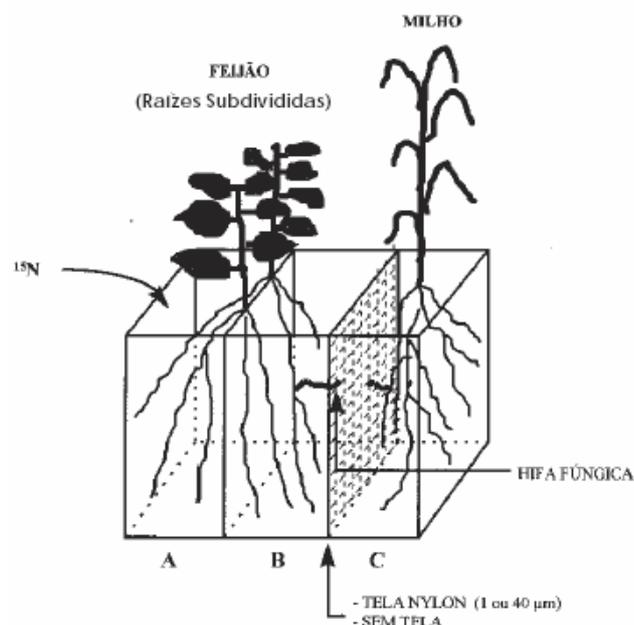


Figura 1. Esquema dos vasos utilizados no experimento.

A adubação de plantio foi composta de 50 mg kg⁻¹ de P na forma de fostato de araxá; 5 mg kg⁻¹ de K na forma de KCl, e uma suplementação de bases de 0,6 t ha⁻¹ de Ca e Mg numa relação de 4:1 na forma de CaSO₄ e MgSO₄. A adubação nitrogenada foi feita, adicionando 25 mg kg⁻¹ de N no compartimento A dos vasos na forma de ($^{15}\text{NH}_4$)₂SO₄ com 10% de ^{15}N , sendo tais aplicações feitas no momento do preparo do solo. Quinze dias após o transplante, foi aplicado nesta mesma seção, 0,5 mg kg⁻¹ de N na forma de ($^{15}\text{NH}_4$)₂SO₄ com 99% de ^{15}N .

A coleta do experimento ocorreu 35 dias após o transplante da leguminosa. Efetuou-se a determinação de percentagem de colonização micorrízica nas amostras conservadas em álcool (50%) pelo método da interseção em placas de Petri reticulada (Giovannetti & Mosse, 1980). As análises de ^{15}N na parte aérea das plantas de milho foram realizadas no Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA) em Piracicaba (SP). O teor de fósforo foi determinado na parte aérea do milho, após digestão sulfúrica, conforme Cataldo et al. (1974), pelo método da colorimetria, em espectrofotômetro.

A contribuição relativa de cada um dos três possíveis mecanismos de transferência de N sobre a quantidade total de ^{15}N transferida para o milho foi estimada pelas expressões abaixo, pressupondo que:

a) Transferência direta (TD): diferença entre a quantidade de ^{15}N nas plantas micorrizadas dos vasos com tela de 40 μm (plantas interconectadas pelo micélio fúngico) menos a quantidade de ^{15}N nas plantas também micorrizadas dos vasos com tela de 1 μm (plantas não interconectadas).

$$\text{TD (\%)} = \frac{(N_{M40} - N_{M1})}{N_{M40}} \times 100$$

em que:

TD = Transferência direta de N pela hifa do FMA.

N_{M40} = Conteúdo de ^{15}N no milho crescido nos vasos com tela de nylon de 40 μm e inoculado com FMA.

N_{M1} = Conteúdo de ^{15}N no milho crescido nos vasos com tela de nylon de 1 μm e inoculado com FMA.

b) Transferência indireta (TI_M): diferença entre a quantidade de ^{15}N nas plantas micorrizadas dos vasos sem tela menos a quantidade de ^{15}N nas plantas não micorrizadas nos vasos sem tela, subtraindo-se, ainda, o valor da transferência direta:

$$TI_M (\%) = \left[\frac{(N_{MO} - N_{NM})}{N_{MO}} \times 100 \right] - TD$$

em que:

TI_M = Transferência indireta de N entre plantas de feijão e milho mediada pelos FMA_s.

N_{MO} = Conteúdo de ^{15}N no milho crescido nos vasos sem tela de nylon e inoculado com FMA.

N_{NMO} = Conteúdo de ^{15}N no milho crescido nos vasos sem tela de nylon, e não inoculados com FMA.

c) Transferência indireta não envolvendo o FMA (TI_{NM}): Subtraindo-se do valor relativo total 100% os valores dos outros dois possíveis mecanismos de transferência de N:

$$TI_{NM} (\%) = 100 - (TD + TI_M)$$

em que:

TI_{NM} = Transferência indireta de ^{15}N entre plantas de feijão e milho não mediada pelos FMA_s.

O delineamento consistiu de um esquema fatorial 3 x 2, formado por três tipos de barreira (1 μm ; 40 μm e sem tela), um tratamento no qual as plantas foram inoculadas com fungo micorrizico e outro não inoculado, dispostos em quatro blocos ao acaso, totalizando 24 unidades experimentais. A análise de variância e a posterior comparação de médias feitas pelo teste de Tukey a 5% foram efetuadas para os dados de matéria seca da parte aérea, colonização micorrizica e conteúdo de ^{15}N e P.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

A colonização micorrizica nas raízes das plantas de milho atingiu níveis satisfatórios (Figura 2). Entretanto, observou-se que a presença da tela de 1 μm entre as plantas ocasionou diminuição significativa nos níveis de colonização micorrizica das raízes do milho. Nos tratamentos não inoculados com o FMA, não se observou colonização micorrizica nas raízes do feijão.

Os diferentes tipos de barreiras impostas (sem tela, tela 40 μm e tela 1 μm) entre as plantas de milho e feijão influenciaram, significativamente, a colonização

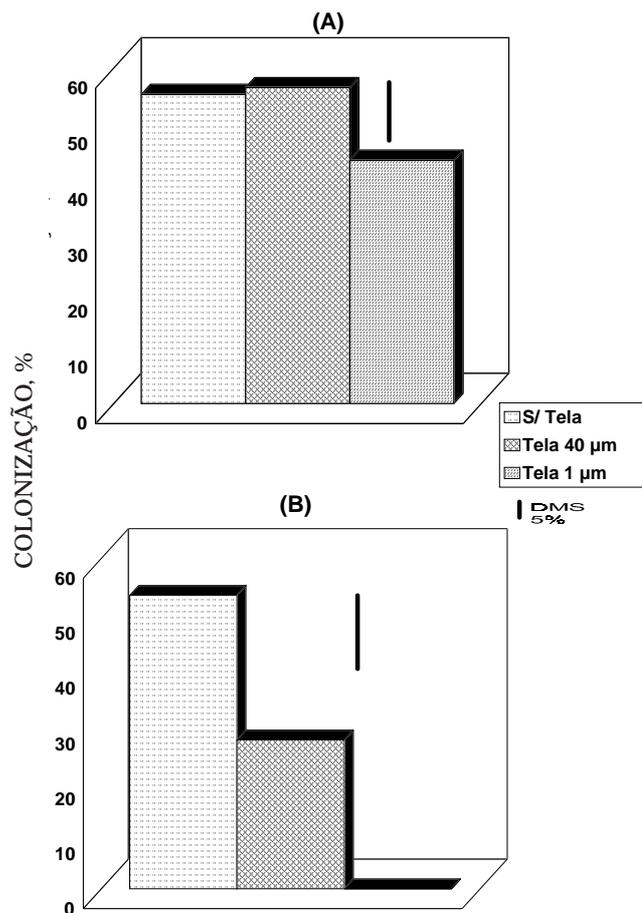


Figura 2. Colonização micorrizica das raízes de milho (A) e feijão (B), inoculadas com *Glomus etunicatum*, nos vasos com tela de 1 μm , 40 μm e sem tela.

micorrizica das raízes do feijão (Figura 2). Observou-se que a colonização do feijão diminuiu com a severidade da barreira imposta, de forma que, como esperado, no tratamento com tela de 1 μm , não se observou colonização nas raízes das leguminosas, indicando que, nesses vasos, as plantas não se encontram interligadas pelo micélio fúngico.

A colonização pelo fungo *G. etunicatum* nas raízes das plantas de milho na seção B dos vasos confirmou a passagem de hifas das raízes do milho (seção C) para o feijão (seção B) (Figura 2A). Segundo Camel et al. (1991) a hifa fúngica pode-se estender de 6 a 9 cm além da superfície radicular. Como a esporulação do FMA requer de quatro a oito semanas para ocorrer, e novos esporos apresentam um ciclo de dormência endógena de seis semanas a seis meses (Tommerup, 1983), a colonização observada no milho pode ser atribuída ao crescimento do micélio da seção C para a B. As leguminosas podem servir de meios eficientes de absorção de nutrientes para as gramíneas, sendo, nesse caso, mais micotróficas (Powell, 1976). A presença da leguminosa em cultivos consorciados pode servir de inóculo para o milho, aumentando o potencial na colonização dessa planta no solo.

O crescimento do micélio da seção C para a seção B, devido à baixa especificidade hospedeira do FMA (Mosse, 1975), faz com que as hifas fúngicas formem interconexões entre as plantas de diferentes espécies. Read et al. (1976) e Read & Birch (1986) observaram que a maioria das plantas em pastagens seminaturais são, rapidamente, colonizadas após a emergência das plântulas. Tais autores atribuíram essa rápida colonização ao contato do sistema radicular com a rede micelial externa dos FMAS visto que as plantas se tornam interconectadas pelo micélio fúngico. Essa interligação entre plantas pode ter diversas funções, tais como: aumentar a longevidade de raízes mortas (Tommerup & Abbott, 1981) e propiciar uma transferência de nutrientes entre plantas (Francis & Read, 1984; Martins, 1992a, b, 1993; Ikram et al., 1994; Martins & Read, 1996). Esse processo não é somente importante para a planta receptora, mas também para a conservação de nutrientes em ecossistemas estáveis, reduzindo a possibilidade de imobilização de nutrientes no solo, bem como suas perdas para a microbiota do solo.

A inoculação com *G. etunicatum* provocou aumento significativo na produção de matéria seca da parte aérea nas plantas de milho em todos os tipos de barreira imposta entre as plantas (Figura 3). É possível que isto se deva à maior absorção de P pelas plantas micorrizadas (Figura 4A). Hamel & Smith (1991), num experimento com milho e soja, inoculadas com FMA, verificaram que o maior crescimento da gramínea pode ter sido decorrência da maior absorção de P pelas plantas micorrizadas e que a transferência de N praticamente não contribuiu para esse crescimento.

O conteúdo de ^{15}N na parte aérea das plantas de milho não foi influenciado pela barreira imposta (Figura 4B), exceto nos vasos sem tela, onde a presença do fungo proporcionou aumento significativo. Isto pode ser devido à maior proximidade entre as raízes das duas plantas que facilitou o fluxo de ^{15}N das plantas de feijão para o milho.

Utilizando-se dos dados contidos na figura 4B (conteúdo de ^{15}N na parte aérea das plantas de milho), estimou-se a contribuição relativa de cada um dos três possíveis mecanismos de transferência de N sobre a quantidade total de ^{15}N que foi transferida para o milho (Quadro 1). A contribuição relativa do FMA na transferência de ^{15}N do feijão para a planta receptora (milho), que se baseia na transferência direta (TD) e indireta (TI_M), foi semelhante ($16,6 + 34,1 = 50,7\%$) à contribuição não mediada pelas micorrizas ($\text{TI}_{\text{NM}} = 49,3\%$), indicando que a principal rota pela qual o N^{15} foi transferido entre as plantas foi através de sua excreção direta das raízes do feijão, sendo, posteriormente, absorvido pelas raízes do milho, através de sua "movimentação" na solução do solo.

A partir do momento em que o FMA forma interconexões entre plantas através de hifas fúngicas, pode haver uma passagem de elementos - como o nitrogênio - através do fungo de uma planta a outra. Tal transferência pode ser bidirecional, dependendo da necessidade da planta receptora (Tomm et al.,

1994). Alguns trabalhos, baseados no transporte de elementos marcados (isótopos) entre plantas micorrizadas, têm evidenciando a importância da hifa fúngica nas interligações entre plantas (Newman & Ritz, 1986). Questiona-se, entretanto, se o nitrogênio transferido é suficiente para garantir a sobrevivência da planta receptora. Os resultados revelaram que o

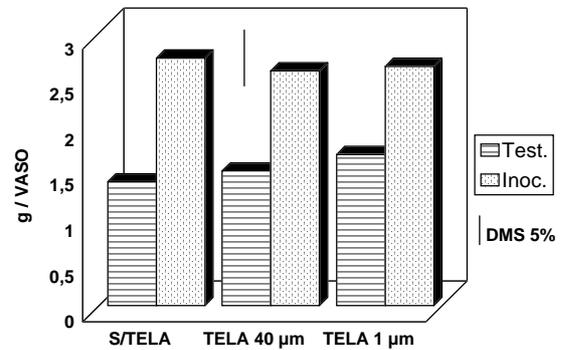


Figura 3. Matéria seca da parte aérea do milho, inoculado (Inoc.) ou não (Test.) com *Glomus etunicatum*, nos vasos com tela de 1 µm, 40 µm e sem tela.

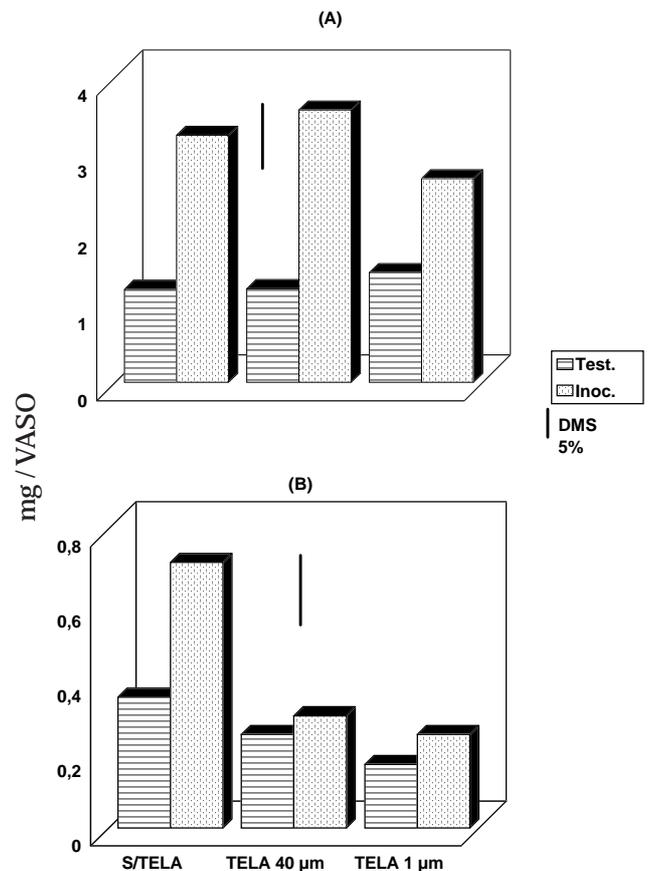


Figura 4. Conteúdo de fósforo (A) e ^{15}N (B) da parte aérea do milho, inoculado (Inoc.) ou não (Test.) com *Glomus etunicatum*, nos vasos com tela de 1 µm, 40 µm e sem tela.

Quadro 1. Contribuição relativa (%) de cada um dos três possíveis mecanismos de transferência de ^{15}N em relação à quantidade total de ^{15}N transferida do feijão para o milho

Mecanismos de transferência	(%)
TD (Transferência Direta por FMAs)	16,6
TI _M (Transferência Indireta por FMAs)	34,1
TI _{NM} (Transferência Indireta sem FMAs)	49,3

em que:
$$TD (\%) = \frac{(0,3 - 0,25)}{0,25} \times 100 = 16,6 \%$$

$$TI_M (\%) = \left[\frac{(0,71 - 0,35)}{0,71} \times 100 \right] - 16,6\% = 34,1\%$$

$$TI_{NM} (\%) = 100 - (16,6 + 34,1) = 49,3\%$$

FMA, através da interconecção entre plantas, propiciou a transferência direta de N entre plantas em sistema de consórcio (Quadro 1), visto que se observou aumento na quantidade de ^{15}N transferida para a planta receptora não somente quando estavam com suas raízes em contato, mas também quando estavam separadas por uma barreira que apenas permitia a passagem de hifas fúngicas (tela de 40 μm).

O envolvimento dos FMAs na transferência de N entre plantas tem gerado controvérsias. Alguns autores têm encontrado efeito positivo do FMA na transferência de N (Kessel et al., 1985; Francis et al., 1986). No entanto, outros pesquisadores não observaram influência da micorriza nesse processo (Ikram et al., 1994). Experimentos com vasos compartimentalizados, comprovaram a ocorrência de maior absorção de ^{15}N pelo pepino, quando inoculado com *G. intraradices*, e que a necessidade do transporte de N via hifa fúngica depende da concentração de N na planta hospedeira (Johansen et al., 1994).

Alguns pesquisadores comprovaram que, embora a hifa fúngica formasse interconecções entre plantas, quase não ocorreu a transferência de N entre plantas e que, para ocorrer esse transporte, a planta receptora deve estar bastante limitada com relação a esse elemento (Hamel & Smith., 1992). Johansen & Jensen (1996) verificaram que a presença do *G. intraradices* aumentou a transferência de N e P da ervilha para o centeio, de modo que o corte da parte aérea da ervilha aumentou em 4% a transferência de N entre plantas. Por esta razão, esses autores concluíram que o FMA pode formar uma extensa rede de fluxo de N e P entre plantas, quando a raiz de uma está em decomposição, porém não detectaram transferência direta através da interconecção de hifas fúngicas.

Para fins práticos, o N transferido entre plantas, no caso do feijão para o milho, pode não ser suficiente

para a nutrição mineral da planta receptora, pois o milho talvez necessite de uma quantidade de N além daquela recebida por meio dos processos de transferência entre plantas. O grande benefício do FMA na cultura do milho talvez ainda esteja mais voltado para a melhor absorção de P (Hamel & Smith, 1991), que, por conseguinte, leva a um aumento na absorção de N.

Este estudo demonstrou que os FMAs são de grande importância para cultivos consorciados por serem capazes de “criar” canais pelos quais a transferência direta de N entre plantas pode ocorrer. Estudos complementares são necessários para tentar quantificar se a quantidade de N transferida é suficiente para estimular o crescimento da planta receptora e verificar o comportamento desses fungos em outras condições experimentais.

CONCLUSÕES

1. A presença do FMA proporcionou maior resposta na produção de matéria seca e no conteúdo de P (em todos os tratamentos) e ^{15}N (apenas no tratamento sem tela) da parte aérea das plantas de milho.

2. O FMA atuou no processo de transferência de ^{15}N entre plantas. Entretanto, a principal “rota” pela qual o elemento foi transferido das plantas de feijão para o milho foi através de sua excreção das raízes das leguminosas, sendo, posteriormente, absorvido pelas raízes do milho por meio de sua “movimentação” na solução do solo (transferência indireta não envolvendo FMA).

AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e à FAPERJ, pelo apoio financeiro.

LITERATURA CITADA

- AMES, R.N.; REID, C.P.P.; PARTER, L.K. & CAMBARDELLA, C. Sources by *Glomus mosseae*, a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytol.*, Sheffield, 95:381-396, 1983.
- BROPHY, L.S.; HEICHEL, G.H. & RUSSELLE, M.P. Nitrogen transfer from forage legumes to grass in a systematic planting design. *Crop. Sci.*, Madison, 27:753-758, 1987.
- BAREA, J.M.; AZCÓN-AGUILAR, C. & AZCÓN, R. Vesicular-Arbuscular mycorrhiza improve both symbiotic N_2 -fixation and N uptake from soil as assessed with a ^{15}N technique under field conditions. *New Phytol.*, Sheffield, 106:717-725, 1987.
- BURTON, J.W.; BRIM, C.A. & RAWLINGS, J.O. Performance of non-nodulating and nodulating soybean isolines in mixed culture with nodulating cultivars. *Crop Sci.*, Madison, 23:469-473, 1983.

- CAMEL, S.B.; REYES-SOLIS, M.G.; FERRERA-CERRATO, R.; FRANSON, R.L.; BROWN, M.S. & BETHLENFALVAY, G.J. Growth of VA mycorrhizal mycelium through bulk soil. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, Madison, 55:389-393, 1991.
- CATALDO, D.A.; SCHRADER, L.E. & YOUNGS, V.L. Analysis by digestion and colorimetric assay of total nitrogen in plant tissues high in nitrate. *Crop. Sci.*, Madison, 14:854-856, 1974.
- DUBACH, M. & RUSSELLE, M.P. Forage legumes roots and nodules and their role in the nitrogen transfer. *Agron. J.*, Madison, 86:259-266, 1994.
- FRANCIS, R. & READ, D.J. Direct transfer of carbon between plants connected by VA mycorrhizal mycelium. *Nature*, London, 307:53-56, 1984.
- FRANCIS, R.; FINLAY, R.D. & READ, D.J. Transfer of nutrients in inter and intra-specific combination of host plants: Vesicular-Arbuscular mycorrhiza in natural vegetation systems. *New Phytol.*, Sheffield, 102:103-111, 1986.
- FREY, B. & SHUEPP, H. Transfer of symbiotically fixed nitrogen from berseen (*Trifolium alexandrinum* L.) to maize via VA mycorrhizal hyphae. *New Phytol.*, Sheffield, 122:447-454, 1992.
- GIOVANNETTI, M. & MOSSE, B. An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytol.*, Sheffield, 84:489-500, 1980.
- HAMEL, C. & SMITH, D.L. Interspecific N-transfer and plant development in a mycorrhizal field-grown mixture. *Soil Biol. Biochem.*, Oxford, 23:661-665, 1991.
- HAMEL, C. & SMITH, D.L. Mycorrhizae-mediated ¹⁵N transfer from soybean to corn in field-grown intercrops. Effect of component crop spatial relationships. *Soil Biol. Biochem.*, Oxford, 24:499-501, 1992.
- HAYNES, R.J. Competitive aspects of the grass-legume association. *Adv. Agron.*, New York, 33:227-261, 1980.
- HAYSTEAD, A.; MALAJCZUK, N. & GROVE, T.S. Underground transfer of nitrogen between pasture plants infected with VA mycorrhizal fungi. *New Phytol.*, Sheffield, 108:417-423, 1988.
- IKRAM, A.; JENSEN, E.S. & JAKOBSEN, I. No significant transfer of N and P from *Pueraria phaseoloides* to *Hevea brasiliensis* via hyphal links of arbuscular mycorrhiza. *Soil Biol. Biochem.*, Oxford, 26:1541-1547, 1994.
- JOHANSEN, A. & JENSEN, E.S. Transfer of N and P from intact or decomposing roots of pea to barley interconnected by an arbuscular mycorrhizal fungus. *Soil Biol. Biochem.*, Oxford, 28:73-81, 1996.
- JOHANSEN, A.; JAKOBSEN, I. & JENSEN, E.S. Hyphal N transport by a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus associated with cucumber grown at 3 nitrogen levels. *Plant Soil*, The Hague, 160:1-9, 1994.
- KESSEL, C.V.; SINGLETON, P.W. & HOBEN, H.J. Enhanced N-transfer from a soybean to maize. *Plant Physiol.*, Bethesda, 79:562-563, 1985.
- LEDGARD, S.F. Transfer of fixed nitrogen from white clover to associated grasses in swards grazed by dairy cows, estimated using ¹⁵N methods. *Plant Soil*, The Hague, 131:215-223, 1991.
- MARTINS, M.A. The role of the external mycelial network of VA mycorrhizal fungi. A study of carbon transfer between plants interconnected by a common mycelium. *Mycorrhiza*, Berlin, 2:69-73, 1992a.
- MARTINS, M.A. Interactions between plants with special reference to the role of the external mycelium of VA mycorrhizal fungi. Sheffield, The University of Sheffield, England, 1992b. 171p. (Tese de Doutorado)
- MARTINS, M.A. The role of the external mycelial network of arbuscular mycorrhizal fungi in the carbon transfer process between plants. *Mycol. Res.*, Cambridge, 97:807-810, 1993.
- MARTINS, M.A. & READ, D.J. The role of the external mycelial network of VA mycorrhizal fungi. II. A study of phosphorus transfer between plants interconnected by a common mycelium. *R. Microb.*, São Paulo, 27: 30-35, 1996.
- MOSSE, B. Specificity in VA mycorrhizas. In: SANDERS, F.E.; MOSSE, B. & TINKER, P.B., eds. *Endomycorrhizas*. London, Academic Press, 1975. p. 469-484.
- NEWMAN, E.I. Mycorrhizal links between plants: their functioning and ecological significance. *Adv. Ecol. Res.*, London, 18:243-270, 1988.
- NEWMAN, E.I. & RITZ, K. Evidence on the pathway of phosphorus transfer between VA mycorrhizal plants. *New Phytol.*, Sheffield, 104:77-87, 1986.
- NEWMAN, E.I. & EASON, W.R. Rates of phosphorus transfer within and between ryegrass (*Lolium perenne*) plants. *Funct. Ecol.*, Sheffield, 7:242-248, 1993.
- POWELL, C.L. Development of mycorrhizal infection from endogone spores infected root segments. *Trans Br. Mycol. Soc.*, London, 66:439-445, 1976.
- RAO, A.V. & GILLER, K.E. Nitrogen fixation and its transfer from *Leucaena* to Grass using N¹⁵. *Ecol. Manag.*, 61:221-227, 1994.
- READ, D.J. The structure and function of the vegetative mycelium of mycorrhizal roots. In: JENNINGS, D.H. & RAYNER, A.D.M. eds. *The ecology and physiology of the fungal mycelium*. Cambridge, Cambridge University Press, 1984. p.215-240.
- READ, D.J. & BIRCH, C.P.D. The effects and implications of disturbance of mycorrhizal mycelial systems. *Proc. Royal Soc. Edinb.*, Edinburg, 94:13-24, 1986.
- READ, D.J.; KOUCHECKI, H.K. & HODGSON, J. VA mycorrhiza in natural vegetation systems. I. The occurrence of infection. *New Phytol.*, Sheffield, 77:641-653, 1976.
- REDMON, L.A.; ROUQUETE, F.M.; SMITH Jr., G.R. & STUTH, J.W. Nitrogen transfer from warm-season annual legumes to pearl millet. *J. Plant Nut.*, New York, 18:803-813, 1995.
- RITZ, K. & NEWMAN, E.I. Evidence for rapid cycling of phosphorus from dying roots to living plants. *Oikos*, Copenhagen, 45:174-180, 1985.
- TOMM, G.O.; KESSEL, G.V. & SLINKARD, A.E. Bidirectional transfer of nitrogen between alfafa and bromegrass: Short and long term evidence. *Plant Soil*, The Hague, 164:77-86, 1994.
- TOMMERUP, I.C. Spore dormancy in VA mycorrhizal fungi. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, Cambridge, 81:37-45, 1983.
- TOMMERUP, I.C. & ABBOTT, L.K. Prolonged survival and viability of VA mycorrhizal hyphae after root death. *Soil Biol. Biochem.*, Oxford, 13:431-433, 1981.
- VAN KESSEL, C.; SINGLETON, P.W. & HOBEN, H. Enhanced N-transfer from a soybean to maize by VA mycorrhizal fungi. *Plant Physiol.*, Bethesda, 79:562-563, 1985.