

# DIVISÃO 2 - PROCESSOS E PROPRIEDADES DO SOLO

## Comissão 2.1 - Biologia do solo

### FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES NA RECUPERAÇÃO DE FLORESTAS CILIARES E FIXAÇÃO DE CARBONO NO SOLO<sup>(1)</sup>

Felipe Luiz Braghirolli<sup>(2)</sup>, Andressa Franzoi Sgrott<sup>(2)</sup>, Rosete Pescador<sup>(3)</sup>, Alexandre Uhlmann<sup>(4)</sup> & Sidney Luiz Stürmer<sup>(5)</sup>

#### RESUMO

A associação micorrízica arbuscular estabelecida entre os fungos micorrízicos arbusculares (FMAs - Filo Glomeromycota) e as raízes das plantas tem papel fundamental na sobrevivência e nutrição das plantas. Nesta revisão, é salientado que a tríade floresta ciliar-fixação de carbono-fungos micorrízicos arbusculares deve ser considerada uma estratégia ambientalmente correta para recuperar áreas outrora ocupadas por florestas ciliares. São apresentadas brevemente as classes de solos que ocorrem em ambientes ripários e a entrada de carbono (C) nos ecossistemas terrestres. Posteriormente, é enfatizado que os fungos micorrízicos arbusculares possuem papel importante no processo de fixação de carbono no solo, visto seus efeitos na absorção de nutrientes pelas plantas e aumento na produção de biomassa vegetal em espécies arbóreas, principalmente espécies pioneiras e secundárias iniciais, utilizadas na recuperação de florestas ciliares. Outrossim, as hifas externas desses fungos impactam a estrutura do solo tanto fisicamente, pela ação física das hifas, como bioquimicamente, pela produção de uma glicoproteína. As estruturas diferenciadas pelos fungos, como esporos e hifas, também servem como via de entrada de C no solo, por meio de componentes celulares ricos em C. A recuperação de florestas ciliares pelo plantio de espécies arbóreas resulta na emergência de um novo serviço ambiental: a fixação de C, a qual pode ser incrementada quando no processo de recuperação seja considerada a inoculação com fungos micorrízicos arbusculares.

**Termos de indexação:** micorriza, classes de solo, micélio extrarradicular, crescimento vegetal, agregação do solo.

---

<sup>(1)</sup> Recebido para publicação em 4 de abril 2011 e aprovado em 20 de março de 2012.

<sup>(2)</sup> Programa de Pós-Graduação em Engenharia Ambiental, Universidade Regional de Blumenau – FURB. Caixa Postal 1507, CEP 89012-900 Blumenau (SC). E-mails: felipejba@gmail.com; dessa.biologia@gmail.com

<sup>(3)</sup> Professora do Departamento de Fitotecnia, Universidade Federal de Santa Catarina – UFSC. Caixa Postal 476, CEP 88040-900 Florianópolis (SC). E-mail: rosete@cca.ufsc.br

<sup>(4)</sup> Pesquisador da Embrapa Florestas. Estrada da Ribeira, km 111, Caixa Postal 319, CEP 83411-000 Colombo (PR). E-mail: alexandre@cnpf.embrapa.br

<sup>(5)</sup> Professor do Departamento de Ciências Naturais (DCN), FURB. E-mail: sturmer@furb.br

**SUMMARY: ARBUSCULAR MYCORRHIZAL FUNGI IN RIPARIAN FOREST RESTORATION AND SOIL CARBON FIXATION**

*The arbuscular mycorrhizal association established between arbuscular mycorrhizal fungi (AMF-*phylum Glomeromycota*) and plant roots plays an essential role in plant survival and nutrition. In this review, the idea is outlined that the triad “riparian forest-carbon sequestration-arbuscular mycorrhizal fungi” should be taken into consideration as an environmentally compatible strategy for the recovery of areas formerly covered by riparian forests. We briefly discuss the soil classes found in riparian areas and the C input in terrestrial ecosystems. AMF play an important role in the carbon sequestration process, in view of their effects on plant nutrient uptake and biomass increase in woody species, mainly of those pioneer and late secondary species used in the revegetation of riparian forests. Moreover, external AMF hyphae affect the soil structure physically, through the physical binding of soil particles by hyphae, and biochemically, by the production of a glycoprotein. The structures differentiated by AMF as spores and hyphae also represent a C input in the soil by C-rich cell compounds. The restoration of riparian forests with woody species results in the emergence of a new environmental service: C fixation incremented with mycorrhizal inoculation of the seedlings for revegetation.*

*Index terms: mycorrhiza, soil classes, extraradical mycelium, plant growth, soil aggregation.*

## INTRODUÇÃO

Desde o início da Revolução Industrial, a composição da atmosfera tem sido alterada pelo aumento na concentração de gases como o dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>) e metano (CH<sub>4</sub>) (Houghton et al., 1990), os quais possuem papel-chave no balanço energético da Terra; o CO<sub>2</sub>, por exemplo, é responsável por aproximadamente 60 % do potencial de aquecimento global do planeta (Desjardins et al., 2005). As atividades humanas têm aumentado os níveis de CO<sub>2</sub> de concentrações abaixo de 300 µL L<sup>-1</sup> na era pré-industrial para os atuais de 370 µL L<sup>-1</sup> (Rees et al., 2005), os quais, segundo projeções, devem aumentar para 670-760 µL L<sup>-1</sup> pelo ano 2075, devido à contínua queima de combustíveis fósseis (Baker & Allen Jr., 1993). Para minimizar os impactos das mudanças climáticas na biosfera, cerca de 170 países ratificaram o Protocolo de Kyoto em 1997 e, mais recentemente, em Durban, na África do Sul (COP17), a fim de evitar esforços para reduzir a emissão de gases de efeito estufa na atmosfera, visando diminuir os impactos das emissões antropogênicas no sistema climático global. Dessa forma, é importante aumentar nosso conhecimento sobre os processos que contribuem para a fixação de carbono (C) no solo, o que envolve um esforço conjunto de cientistas, socioeconomistas e políticos, para reavaliar as práticas agrícolas modernas e tradicionais, bem como os princípios de proteção ambiental e manejo sustentável dos recursos não renováveis (Rees et al., 2005).

Os ecossistemas florestais são considerados extremamente importantes em nível global no

ciclo do C (Caldeira et al., 2002), e o desmatamento contribui para o efeito estufa pela liberação de C na atmosfera por causa da queima ou pelo decréscimo da biomassa vegetal, que funciona como um sumidouro do C atmosférico (Marcene et al., 2006). A expressão ‘florestas ciliares’ envolve todos os tipos de vegetação vinculada à dinâmica fluvial, ou seja, à margem de rios, lagos e nascentes (Ab’Saber, 2000), e estas sofrem influência da geologia, da geomorfologia, do solo e do clima da bacia hidrográfica (Naiman & Décamps, 1997; Ab’Saber, 2000; Lima & Zakia, 2000). As florestas ciliares são importantes não apenas pela produção de biomassa vegetal, mas também por proverem uma série de serviços ecológicos (Kozłowski, 2002). Por exemplo, florestas ciliares influenciam os processos hidrológicos do solo, por aumentarem os processos de infiltração e percolação, diminuindo o escoamento superficial e dissipando energia das gotas da chuva sobre a superfície do solo, prevenindo assim o processo de erosão (Bigarella, 2003). Igualmente, considerando a tipologia dessas florestas, elas funcionam como corredores ecológicos, favorecendo a sobrevivência e o fluxo gênico entre populações de plantas e animais (Macedo, 1993; Durigan, 1994). Do ponto de vista antropológico, essas florestas são importantes para aumentar a qualidade da água e diminuir os efeitos da poluição aérea e hídrica (Kozłowski, 2002).

Devido aos seus férteis solos aluviais, as áreas de florestas ciliares são frequentemente exploradas para agricultura e criação de gado, levando à perda da vegetação original. Assim, muitas áreas ao longo dos rios encontram-se dominadas por espécies invasoras (exóticas ou nativas) de rápido

crescimento, ocupadas por atividades pecuárias e agrícolas, pela expansão urbana e alteradas pela implantação de usinas hidrelétricas (Rodrigues & Leitão Filho, 2000). Os processos de recuperação dessas florestas ciliares necessitam observar as particularidades morfológicas, fisiológicas e reprodutivas das espécies vegetais utilizadas, a influência da geomorfologia, dos solos e das condições hídricas sobre o desenvolvimento dessas espécies (Rodrigues, 1992; Naiman & Decamps, 1997; Jacomine, 2000; Lobo & Joly, 2000), bem como as interações simbióticas estabelecidas entre as espécies vegetais e os microrganismos do solo, como bactérias diazotróficas e fungos micorrízicos arbusculares.

A regeneração das florestas ciliares em si significa melhor cobertura do solo, maior estabilidade dos taludes, possibilidade de estabelecer maior conectividade entre os fragmentos florestais, além de oferecer condições para o incremento do conteúdo de C armazenado na forma de biomassa vegetal e no solo. Dessa forma, técnicas de recuperação de ambientes fluviais têm o potencial de promover não apenas a sua recuperação por meio da revegetação, mas também servir como um dreno de C atmosférico – aliar essas duas funções no processo de recuperação de ambiente fluvial requer, no entanto, uma abordagem multidisciplinar e necessita de uma técnica inovadora do processo.

Nesta revisão, tem-se como objetivo transmitir o conceito de que a tríade revegetação de florestas ciliares - fixação de C - fungos micorrízicos arbusculares deve ser considerada como uma estratégia ambientalmente correta para o processo de recuperação de florestas ciliares. O artigo apresenta brevemente os solos e a entrada de C em ecossistemas terrestres e, posteriormente, são apresentadas as evidências de como os fungos micorrízicos arbusculares (FMAs) contribuem para a entrada e fixação de C no solo e na biomassa vegetal.

### **Solos de Ambientes Fluviais e Entrada de Carbono no Solo**

O desenvolvimento dos solos nos ambientes fluviais está condicionado a uma série de processos, que variam de acordo com o compartimento da paisagem, geologia, geomorfologia, além dos processos fluviais envolvidos com a erosão, transporte e deposição de sedimentos (Christofolletti, 1981; Cunha, 1994; Ab'Sáber, 2000; Curcio, 2006). Os solos de planície dos ambientes fluviais são muito variáveis em função dos depósitos que propiciaram seu desenvolvimento, da energia envolvida na construção da feição de paisagem, da alteração temporal do nível de base, entre outros. Os diques

marginais, por exemplo, podem ter alturas variáveis de acordo com a energia envolvida nas cheias para efetuar os depósitos, mas, de modo geral, serão constituídos por material mais grosseiro que aquele da bacia de inundação (Curcio, 2006). Com isso, alteram-se características como a permeabilidade e a CTC dos solos e demais características que recebem influência direta ou indireta destas. Espera-se, nesse caso, o predomínio de Neossolos Flúvicos e Cambissolos Flúvicos. Por outro lado, material mais fino, depositado principalmente nas porções mais interiores da planície, pode gerar impermeabilização dos solos e, somado à subida do nível do lençol freático, levar à formação de Gleissolos e Organossolos (Curcio, 2006). Descrição dos principais solos observados em ambientes fluviais e de suas características pode ser encontrada em Jacomine (2000).

Para maximizar a entrada de C no solo, necessita-se maximizar a produtividade vegetal (Rees et al., 2005), uma vez que a produção primária acima do solo é a única fonte de matéria orgânica para a maioria dos solos (van de Geijn & van Veen, 1993). O aumento da biomassa vegetal representa um dos principais mecanismos de fixação de C atmosférico pelas plantas, e a incorporação desse C no solo ocorre após os resíduos vegetais serem metabolizados pela biota e convertidos em matéria orgânica do solo (MOS). Esse acúmulo de C é influenciado por todos os fatores que alteram a fotossíntese e a respiração, além das relações que existem com os organismos do solo. Aspectos internos – que incluem a idade das folhas, sua estrutura e disposição, teor de clorofila – também têm influência na acumulação de biomassa da planta e na própria disposição do C no solo (Kerbaudy, 2008). A relação entre a taxa de fotossíntese e o crescimento não é direta, e sim de retroalimentação, na qual não só a taxa fotossintética pode modificar o crescimento, mas também a taxa de crescimento influencia a taxa fotossintética (Kerbaudy, 2008). A base desse mecanismo é que a alta concentração de fotoassimilados aumenta a capacidade dos drenos já existentes e estimula a formação de novos drenos. A incapacidade da planta em criar novos drenos (ou aumentar os existentes) leva ao acúmulo de carboidratos nas folhas, o que resulta na inibição da taxa fotossintética (Paul & Foyer, 2001).

A entrada de C no *pool* da MOS ocorre via deposição de serapilheira, incorporação de resíduos vegetais ao solo após a colheita e via sistema radicular (van de Geijn & van Veen, 1993). Estima-se que aproximadamente 50 % do C fixado na fotossíntese seja alocado para a parte subterrânea e repartido entre crescimento radicular, respiração da rizosfera e adição à MOS (Nguyen, 2003). A rizodeposição – o processo de entrada de C no solo a partir do

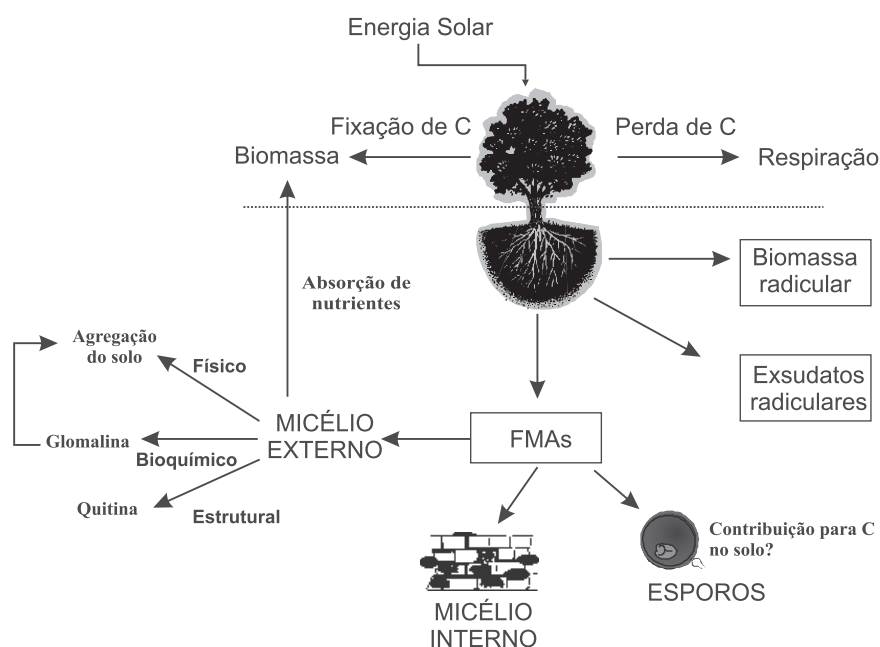
sistema radicular – envolve processos variados, como exsudação de açúcares, aminoácidos e ácidos orgânicos, secreção de enzimas como fosfatases, perda das células da coifa, bem como degeneração e morte de células, tecidos ou raízes inteiras (Rees et al., 2005). O processo de rizodeposição depende do crescimento e da senescência radicular, sendo, dessa forma, influenciado por diferentes fatores, como compactação do solo e suprimento de nutrientes (principalmente nitrogênio) (Nguyen, 2003; Rees et al., 2005). O C alocado para as raízes também é utilizado para manutenção das simbioses estabelecidas pelas plantas com microrganismos do solo, principalmente as bactérias fixadoras de nitrogênio (N) e os fungos micorrízicos arbusculares (FMAs). Vários estudos estimam que o C alocado para os FMAs variam de 5 a 20 % dos fotossintatos da planta hospedeira (Snellgrove et al., 1982; Douds et al., 1988; Jakobsen & Rosendahl, 1990; Pearson & Jakobsen, 1993), demonstrando a importância desses fungos e da simbiose micorrízica como via de entrada de C no solo.

### Micorrizas arbusculares e fixação de carbono

Os fungos micorrízicos arbusculares (FMAs - filo Glomeromycota) são encontrados nos solos de diversos ecossistemas naturais e agrícolas, estabelecendo uma associação simbiótica com as plantas, conhecida como micorriza arbuscular (MA) (Smith & Read, 2008). Os FMAs produzem três tipos

de propágulos, os quais podem iniciar a colonização de uma planta hospedeira para o estabelecimento da MA: os esporos assexuados, a rede de hifas presente no solo e estruturas fúngicas contidas em fragmentos de raízes no solo. Esses propágulos presentes no solo, quando estimulados pelas raízes de uma planta hospedeira, iniciam a MA pela formação de um apressório na epiderme radicular e posterior penetração e colonização do córtex (Smith & Read, 2008), onde diferenciam estruturas como vesículas, arbusculos, hifas enveloadas e micélio intrarradicular. Uma vez estabelecida a MA, hifas micorrízicas extrarradiculares (HME) expandem-se no solo e absorvem nutrientes de baixa mobilidade, como fósforo (P) e zinco (Zn), translocando-os para o hospedeiro, influenciando assim o crescimento e desenvolvimento vegetal. Por outro lado, as HMEs contribuem para o estoque de C e N no solo via produção de glomalina (Wright et al., 1996) e pelos efeitos na formação de agregados no solo (Rillig & Mummey, 2006).

O papel que os FMAs possuem no processo de fixação de C em florestas ciliares pode ser compreendido em uma perspectiva hierárquica (O'Neill et al., 1991), observando a influência desses fungos e da simbiose em diferentes escalas: nas plantas hospedeiras e nos efeitos das HMEs e dos esporos no solo (Rillig & Mummey, 2006). As diferentes rotas pelas quais os FMAs influenciam a fixação de C em ecossistemas terrestres (Figura 1) servirão de modelo para as discussões seguintes.



**Figura 1. Modelo dos fluxos de carbono entre o solo e a atmosfera, enfatizando o papel das estruturas formadas pelos fungos micorrízicos arbusculares (FMAs) na fixação de carbono no solo. (Modificado de Zhu & Miller, 2003).**

## FMA e crescimento de espécies arbóreas

Está bem estabelecida na literatura a habilidade dos FMAs em influenciar o crescimento, o desenvolvimento e a nutrição de espécies vegetais, traduzindo-se em aumento na fixação de C na biomassa vegetal acima do solo (Smith & Read, 2008). A importância ecológica desse papel dos FMAs pode ser mais bem compreendida quando se considera que a recuperação de uma floresta ciliar em um ambiente ripário tem início pelo transplante de plântulas de espécies arbóreas (Kageyama & Gandara, 2000), processo que precisa considerar as particularidades de cada espécie vegetal e sua relação com os fatores físicos, químicos e biológicos do solo. Diversos modelos de restauração de florestas ciliares têm sido propostos, entre os quais o modelo de plantio ao acaso, o modelo sucessional, o plantio por sementes, o modelo com espécies raras e comuns e a restauração em ilhas (Kageyama & Gandara, 2000). O papel dos FMAs em contribuir para a fixação de C no solo é evidenciado quando modelos que enfatizem o uso de espécies pioneiras, como o modelo sucessional, são aplicados. Neste modelo, a revegetação artificial simula as condições que ocorrem naturalmente numa floresta, separando as espécies vegetais em grupos ecológicos. Nele, as espécies pioneiras e secundárias iniciais fornecem condições de diferentes graus de sombreamento para que espécies secundárias tardias e climácicas possam se estabelecer (Kageyama et al., 1990).

Nos últimos 15 anos, no Brasil, muitos estudos avaliaram a relação dos FMAs na produção de biomassa vegetal e absorção de nutrientes por várias espécies arbóreas tropicais pertencentes a diferentes estádios sucessionais. Carneiro et al. (1996) avaliaram a interação entre a inoculação de FMAs e adição de superfosfato no crescimento de 31 espécies arbóreas e demonstraram que ambos (FMAs e P) atuaram sinergicamente no crescimento inicial de 90 % das espécies estudadas e, em alguns casos, aumentaram a produção de biomassa aérea em até 30.500 %, relativo ao controle não inoculado. Siqueira et al. (1998) estudaram o crescimento micotrófico e a resposta ao superfosfato simples de 28 espécies arbóreas pertencentes a diferentes estádios sucessionais. Os autores avaliaram oito espécies pioneiras, cinco secundárias iniciais, quatro secundárias tardias e 11 climácicas e observaram que as pioneiras foram marcadamente mais responsivas à inoculação micorrízica e adição de P do que as climácicas. Em relação ao tratamento controle, a resposta micorrízica das plantas pioneiras e das climácicas em termos de produção de biomassa aérea foi de 813 e 0 %, respectivamente, demonstrando a elevada dependência das plantas pioneiras à simbiose micorrízica. Siqueira &

Saggin Junior (2001) estudaram a dependência e resposta micorrízica de 29 espécies arbóreas e observaram que, assim como a colonização micorrízica e absorção de P, houve efeito dos níveis desse nutriente na solução do solo. Zangaro et al. (2000) observaram que a colonização micorrízica em casa de vegetação e em campo tendeu a ser maior em espécies pioneiras e secundárias iniciais (variação de 25–70 %) do que em secundárias tardias e climácicas (variação de 2–22 %). Estes autores demonstraram que a dependência micorrízica das espécies pioneiras foi de 90 %, comparada à das espécies secundárias iniciais (48 %), secundárias tardias (12 %) e climácicas (14 %) e que a resposta micorrízica foi inversamente correlacionada com o estágio sucessional. Da mesma maneira, Pasqualini et al. (2007) estudaram a resposta de crescimento de quatro espécies arbóreas pioneiras utilizadas na recuperação de ambientes fluviais e quatro espécies secundárias tardias à inoculação com FMAs provenientes de Cambissolo e Neossolo e a adição de P no solo. Estes autores constataram que as espécies pioneiras foram categorizadas como altamente responsivas e muito altamente responsivas, enquanto as secundárias tardias foram independentes, marginal ou moderadamente responsivas, independentemente da classe de solo em que as plantas foram mantidas. Corroborando os resultados de Siqueira et al. (1998) e Zangaro et al. (2000), Pasqualini et al. (2007) também observaram que a dependência micorrízica foi inversamente correlacionada com o tamanho da semente: espécies com sementes menores tenderam a ser mais responsivas à micorriza do que aquelas com sementes maiores.

Os estudos descritos, embora realizados em condições controladas, demonstram claramente o efeito que os FMAs possuem no acúmulo de biomassa aérea para diferentes espécies arbóreas, e somente alguns estudos têm demonstrado o efeito desses fungos em plantas arbóreas em campo. Pouyú-Rojas & Siqueira (2000) inocularam sete espécies arbóreas com FMAs e observaram que a inoculação aumentou a resposta de crescimento das plantas no viveiro e após o transplante para o campo. Carneiro et al. (2004) observaram que plântulas micorrizadas de *Cecropia pachystachya*, uma espécie pioneira, tiveram maiores taxas de sobrevivência e crescimento após o transplante, comparadas com plântulas não micorrizadas. Estudo de compatibilidade FMAs-hospedeiros foi realizado por Pouyú-Rojas et al. (2006), utilizando espécies arbóreas tropicais, e os resultados indicaram que isolados fúngicos de *Rhizophagus clarus* (= *Glomus clarum*), *Acaulospora colombiana* (= *Entrophospora colombiana*), *Scutellospora pellucida* e *Claroideoglomus etunicatum* (= *Glomus*

*etunicatum*) beneficiaram 80 % das 16 espécies estudadas. Esses resultados indicam que certas combinações entre fungos micorrízicos e plantas hospedeiras foram mais eficientes em aumentar a produção de biomassa aérea e que a amplitude da eficiência simbiótica dos isolados fúngicos deve ser considerada em programas de revegetação.

Os estudos apresentados ilustram o efeito dos FMAs nas plantas hospedeiras em nível de indivíduo: aumento na produção de biomassa vegetal e, conseqüentemente, na fixação de C na parte aérea. A magnitude desse efeito é maior em plantas pioneiras e secundárias iniciais, as quais são geralmente utilizadas como componentes importantes nos distintos modelos de recuperação de florestas ciliares (Kageyama & Gandara, 2000). Além da maior resposta de crescimento da parte aérea e radicular à inoculação micorrízica, comparativamente às plantas de estádios mais avançados de sucessão, as pioneiras e secundárias iniciais apresentam maior colonização e dependência micorrízica (Zangaro et al., 2000; Siqueira & Saggin Junior, 2001), bem como maiores valores de comprimento radicular, densidade de tecidos radiculares e área de superfície de raiz (Zangaro et al., 2007). Esses efeitos, em cada indivíduo, refletem numa escala maior na comunidade vegetal, visto que o desenvolvimento diferencial de espécies arbóreas traduz-se em diferentes composições da comunidade vegetal (van der Heijden et al., 1998), alterando a produtividade primária líquida, a qual por sua vez também controla a quantidade de C que entra no sistema (Rillig & Mummey, 2006).

### Efeitos de HMEs e esporos no carbono do solo

Os FMAs, como membros ubíquos da biota do solo, formam um importante componente da matéria orgânica no solo, e as estruturas formadas por esses fungos podem contribuir significativamente com a quantidade de C fixada no solo. Os FMAs podem contribuir para 20-30 % da biomassa microbiana no solo (Leake et al., 2004). A contribuição relativa das estruturas fúngicas, quais sejam os esporos, o micélio intrarradicular e as HMEs, na fixação de C no solo não está totalmente elucidada, embora a maioria dos dados na literatura enfatize o papel da HME nesse processo (Miller et al., 1995; Rillig et al., 2001).

A quantidade de C no solo pode ser influenciada diretamente pelo crescimento e *turnover* das HMEs no solo e pelo efeito destas tanto na estabilidade dos agregados (processo físico) quanto nas quantidades de glomalina e quitina (processo bioquímico) no solo. As estimativas do comprimento das HMEs no campo apresentadas em vários trabalhos mostram que esse valor é bastante variado. Em pradarias americanas,

Miller et al. (1995) estimaram que o comprimento de HME foi de 45 m g<sup>-1</sup> de solo, resultando em peso de hifa seca de 0,5 mg g<sup>-1</sup>, e Lutgen et al. (2003) encontraram valores de 50 m g<sup>-1</sup>. Em áreas recém-mineradas sem reabilitação e em áreas recém-mineradas cobertas com braquiária e feijão-guandu, Melloni et al. (2003) mensuraram valores de zero a 13 m g<sup>-1</sup> de micélio total de FMAs. Neste mesmo trabalho, o comprimento total de micélio em áreas ocupadas por bracatinga (*Mimosa scabrella*) variou de 44 a 60 m g<sup>-1</sup> solo. Utilizando análise de ácidos graxos fosfolipídicos, Olsson et al. (1999) calcularam que o peso de hifa seca variou de 0,03 a 0,35 mg g<sup>-1</sup> solo em um campo cultivado com linhaça e concluíram que os FMAs tiveram a maior contribuição para a biomassa microbiana no solo. Considerando um conteúdo de C de 50 % para essas estimativas do peso de hifa seca, para uma profundidade de 30 cm e densidade do solo de 1,2 g cm<sup>-3</sup>, a contribuição das HMEs para a MOS é estimada em 54 a 900 kg ha<sup>-1</sup> (Zhu & Miller, 2003). Esses valores são significativos mesmo considerando o rápido *turnover* das HMEs no solo, as quais foram estimadas ser de cinco a seis dias, mesmo quando estas hifas estavam associadas a raízes fisiologicamente ativas (Staddon et al., 2004).

Esse *turnover* das HMEs no solo representa uma contribuição direta para os estoques de C no solo, uma vez que as hifas possuem, na parede celular, glomalina e quitina. A primeira é uma glicoproteína produzida por FMAs e quantificada operacionalmente nos solos como “proteínas do solo relacionadas com glomalina” (PSRG) (Rillig, 2004) por meio do ensaio de Bradford após sua extração de amostras de solo sob autoclave ou usando ELISA com um anticorpo monoclonal produzido contra esporos de *Rhizophagus intraradices* (= *Glomus intraradices*) (Driver et al., 2005). A glomalina pode ser depositada no solo pelas HMEs em duas vias diferentes: 1) secreção pelas hifas diretamente no ambiente e 2) incorporação na parede celular das hifas, com subsequente liberação quando da sua degradação (Driver et al., 2005). Usando como modelo experimental raízes transformadas de cenoura *in vitro*, Driver et al. (2005) demonstraram que a maioria (> 80 %) da glomalina produzida por *Rhizophagus intraradices* estava incorporada na parede celular das hifas e dos esporos. Nesse experimento, a quantidade de glomalina incorporada no micélio e secretada foi de 1,4 e 0,3 µg mg<sup>-1</sup> de micélio, respectivamente. Assim, considerando a quantidade de glomalina associada à parede celular das hifas fúngicas, a decomposição das hifas de FMAs no solo representa um processo importante de fixação de C no solo, embora seja um processo pouco estudado. Friese & Allen (1991) foram os primeiros

a estimar a taxa de decomposição das HMEs no solo; estes autores observaram que, a partir de um ponto de colonização na raiz, uma hifa se desenvolvia no solo, se ramificava dicotomicamente e, após 5–7 dias, essa unidade de infecção iniciava um declínio até a senescência. Steinberg & Rillig (2003) incubaram solos no escuro e acompanharam o declínio no comprimento de HME e glomalina como estimativas de decomposição. Após 150 dias, o comprimento de HME diminuiu 60 %, enquanto o de glomalina decresceu apenas 25 %. Rillig et al. (2001) demonstraram, para solos tropicais, que a concentração de glomalina é muito maior do que os valores registrados em solos temperados. Neste estudo, foram detectados até 60 mg cm<sup>-3</sup> de glomalina total no horizonte A de um dos solos estudados, equivalente a > 100 mg g<sup>-1</sup> de glomalina no solo, contribuindo com ca. 4–5 % do C e N totais do solo. Estes autores concluíram que os FMAs podem contribuir como drenos de C em ecossistemas terrestres de maneira mais significativa do que tem sido assumido com base apenas na biomassa da HME e da colonização radicular.

Os fungos do solo têm sido considerados importantes na estabilização da estrutura do solo, pelo envolvimento direto do micélio fúngico nesse processo. Em particular para os FMAs, a importância das HMEs na formação de micro e macroagregados é bem estabelecida na literatura (Rillig, 2004). A agregação do solo é um fator importante em áreas agrícolas e naturais, visto que influencia os processos bióticos, físicos e químicos que ocorrem no solo, os quais estão relacionados diretamente com fertilidade, disponibilidade de água e estoques de C no solo (Six et al., 2004). Do ponto de vista operacional, os agregados são definidos de acordo com o tamanho em microagregados (< 250 µm) e macroagregados (> 250 µm) (Rillig & Mummey, 2006). Miller & Jastrow (1990), utilizando solos de pradarias e campos cultivados, demonstraram que comprimento radicular e comprimento das HMEs foram fortemente correlacionados com o diâmetro geométrico médio de agregados do solo estáveis em água. O resultado desse estudo confirmou o modelo hierárquico da formação de agregados do solo proposto por Tisdall & Oades (1982), enfatizando o mecanismo físico pelo qual raízes e hifas de FMAs contribuem para a formação de microagregados em macroagregados. Jastrow et al. (1998) e Barto et al. (2010) demonstraram que as HMEs dos fungos micorrízicos arbusculares contribuíram significativamente para agregação do solo em relação a outros fatores bióticos. Wright & Upadhyaya (1998) demonstraram haver forte relação entre as quantidades de glomalina produzidas pelas HMEs de FMAs com estabilidade dos agregados, em estudo realizado em vários tipos de solo.

Estudos têm demonstrado haver correlação positiva entre a quantidade de HME, agregação e estoques de C no solo. Em comunidades de “chaparral” expostas a doses elevadas de CO<sub>2</sub> (250–650 µL L<sup>-1</sup>), Treseder et al. (2003) observaram relação entre as concentrações de CO<sub>2</sub> e o comprimento de hifas totais (r<sup>2</sup> = 0,578, p = 0,011) e comprimento de hifas associadas a agregados estáveis em água (r<sup>2</sup> = 0,635, p = 0,006). Nesse mesmo estudo, as quantidades de C encontradas nos agregados estáveis em água representaram 2–4 % da quantidade de C total no solo. Em plantações de *Populus* crescidas em níveis de CO<sub>2</sub> normalmente encontrados na atmosfera (380 µL L<sup>-1</sup>) ou elevados (580 µL L<sup>-1</sup>), em sistemas FACE (Free Air Carbon Enrichment), Godbold et al. (2006) observaram que as HMEs responderam por 62 % da entrada de C na matéria orgânica do solo, excedendo a contribuição via serapilheira e *turnover* de raízes. Em solos de pradarias, o comprimento de HME (m g<sup>-1</sup> solo) correlacionou-se positivamente com a proporção de macroagregados (> 250 µm), embora a correlação com microagregados tenha sido negativa (Wilson et al., 2009). Da mesma maneira, a quantidade de HME correlacionou-se positivamente com C (r = 0,38; p = 0,005) e N orgânico (r = 0,46, p = 0,0008) no solo. A agregação do solo é um dos processos que protegem compostos ricos em C da degradação microbiana; dessa forma, o papel das HME em aumentar a proporção de macroagregados representa um mecanismo importante para a fixação de C no solo (Rillig & Mummey, 2006). Em ambientes fluviais, onde a agregação do solo pode ser alterada pelas condições de saturação hídrica em decorrência do transbordamento do nível do rio, o papel das HMEs na formação e estabilidade de agregados pode não apenas representar uma via de fixação de C no solo, mas também contribuir para diminuir o processo de erosão.

A contribuição dos esporos de FMAs para o estoque de C no solo não tem sido mensurada adequadamente. Os esporos produzidos pelos FMAs variam de tamanho em média de 45–50 até 700 µm de diâmetro; sua quantidade no solo também é bastante variável e influenciada por fatores como planta hospedeira, sazonalidade e tipo de solo. Por exemplo, Siqueira et al. (1989) encontraram, em média, 44 e 71 esporos/50 mL para ecossistemas não cultivados e agrossistemas, respectivamente. Em dunas, *Acaulospora scrobiculata* produziu em média 161 esporos/100 g de solo no inverno e apenas 60 esporos/100 g de solo na primavera (Stürmer & Bellei, 1994). Os esporos são de importância para a sobrevivência das espécies e para que o fungo complete seu ciclo de vida. A parede celular dos esporos é rica em quitina, um polímero de N-acetilglucosamina derivativo da glucose, e, dessa forma, possui C em sua estrutura molecular. Bonfante-Fasolo & Grippiolo (1984) quantificaram a quitina

como sendo o mais importante componente (47 %) da parede celular. Além da parede celular rica em C, o citoplasma dos esporos possui estruturas de armazenamento contendo lipídios, corpos proteicos e glicogênio, moléculas estas também ricas em C (Bonfante et al., 1994). Considerando os componentes estruturais e de estocagem dos esporos, pode-se perceber como estes contribuem para o C no solo. Primeiramente, uma alta produção de esporos por parte das espécies que compõem uma comunidade micorrízica em um determinado solo pode armazenar C na parede celular e no conteúdo citoplasmático; assim, técnicas de manejo do solo que têm como objetivo aumentar a fixação de C devem considerar também condições que favoreçam a esporulação dos FMAs. Em segundo lugar, após o processo de germinação, a parede do esporo permanece no solo, e, considerando a espessura dessa parede em alguns esporos (p.ex., até 40 µm em média em *Glomus halonatum* – Goto et al., 2009) e a quantidade de polissacarídeos presentes, ela representa um reservatório de C até ser totalmente degradada por microrganismos. Evidências recentes da literatura demonstram haver correlação ( $r^2 = 0,28$ ,  $p < 0,0001$ ) entre o conteúdo de C orgânico no solo e o número de esporos de FMAs (Yang et al., 2011). No entanto, o quão representativa é a contribuição dos esporos em relação ao C orgânico total do solo e a taxa de degradação dos esporos necessita ainda ser avaliado.

## CONCLUSÕES

1. O processo de regeneração das florestas ciliares permite um novo serviço ambiental a esses sistemas, qual seja o potencial para a fixação de C. Uma das estratégias para recuperação de áreas outrora ocupadas por florestas ciliares é o transplante de espécies arbóreas pioneiras – um processo que deve considerar as particularidades de cada espécie vegetal e suas relações com fatores edáficos. A inoculação dessas espécies pioneiras com fungos micorrízicos arbusculares representa uma estratégia ambientalmente amigável para aumentar o crescimento vegetal e, dessa forma, os estoques de C no sistema via produção de biomassa vegetal.

2. Além dos efeitos no crescimento e desenvolvimento das plantas, os FMAs podem representar importantes vias de entrada para a fixação de C em solos ocupados por florestas ciliares, por meio dos processos de *turnover* das hifas, produção de glomalina, aumento da agregação do solo e como fonte de quitina e outros compostos de C presente nos esporos e nas hifas. Outrossim, alguns solos de ambientes fluviais possuem textura arenosa, e as hifas fúngicas podem ajudar na formação de agregados estáveis em água e, assim, auxiliar a estrutura do solo.

3. Os estudos no Brasil têm enfatizado os efeitos da associação micorrízica arbuscular no desenvolvimento de espécies arbóreas. O País acumula conhecimento considerável dos efeitos da inoculação micorrízica no aumento de biomassa aérea e radicular, bem como na nutrição mineral de espécies arbóreas nativas. No entanto, estudos em campo, em áreas de recuperação de ambientes fluviais, enfatizando a sobrevivência de plantas inoculadas, o acompanhamento do seu desenvolvimento por períodos mais longos, o papel das hifas micorrízicas extrarradiculares na agregação do solo e o potencial de inóculo micorrízico do solo, são escassos. Estudos dessa natureza, juntamente com o conhecimento já acumulado, são importantes para o desenvolvimento de inoculantes microbianos e tecnologias de inoculação de espécies arbóreas que visem à recuperação mais eficiente de florestas fluviais.

## AGRADECIMENTOS

Felipe Luiz Braghirolli e Andressa Franzoi Sgrott agradecem ao CNPq e à CAPES, respectivamente, pela bolsa no Programa de Pós-Graduação em Engenharia Ambiental. Sidney Luiz Stürmer agradece ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de Produtividade (Processo 302667/2009-1). Os autores agradecem os comentários e sugestões de três revisores anônimos.

## LITERATURA CITADA

- AB'SABER, A.N. O suporte geocológico das florestas beiradeiras (Ciliares). In: RODRIGUES, R.R. & LEITÃO-FILHO, H.F. eds., Matas ciliares: Conservação e recuperação. São Paulo, USP-Fapesp, 2000. p.15-25.
- BAKER, J.T. & ALLEN Jr., L.H. Contrasting crop species responses to CO<sub>2</sub> and temperature: Rice, soybean and citrus. *Vegetatio*, 104/105:239-260, 1993.
- BARTO, E.K.; ALT, F.; OELMANN, Y.; WILCKE, W. & RILLIG, M.C. Contributions of biotic and abiotic factors to soil aggregation across a land use gradient. *Soil Biol. Biochem.*, 42:2316-2324, 2010.
- BIGARELLA, J.J. Estrutura e origem das paisagens tropicais e subtropicais. Florianópolis, Editora da UFSC, 2003. 1436p.
- BONFANTE-FASOLO, P. & GRIPPIOLO, R. Cytochemical and biochemical observations on the cell wall of the spore of *Glomus epigaeum*. *Protoplasma*, 123:140-151, 1984.
- BONFANTE, P.; BALESTRINI, R. & MENDGEN, K. Storage and secretion processes in the spore of *Gigaspora margarita* Becker & Hall as revealed by high-pressure freezing and freeze-substitution. *New Phytol.*, 128:93-101, 1994.



- CALDEIRA, M.V.W.; WATZLAWICK, L.F.; SCHUMACHER, M.V.; BALBINOT, R. & SANQUETTA, C.R. Carbono orgânico em solos florestais. In: SANQUETTA, C.R.; WATZLAWICK, L.F.; BALBINOT, R.; ZILLOTTO, M.A.B. & GOMES, F.S., orgs. As florestas e o carbono. Curitiba, Universidade Federal do Paraná, 2002. p.191-213.
- CARNEIRO, M.A.C.; SIQUEIRA, J.O.; DAVIDE, A.C.; GOMES, L.J.; CURI, N. & VALE, F.R. Fungo micorrízico e superfosfato no crescimento de espécies arbóreas tropicais. *Sci. For.*, 50:21-36, 1996.
- CARNEIRO, M.A.C.; SIQUEIRA, J.O. & DAVIDE, A.C. Fósforo e inoculação com fungos micorrízicos arbusculares no estabelecimento de mudas de embaúba (*Cecropia pachystachya* Trec). *Pesq. Agropec. Trop.*, 34:119-125, 2004.
- CHRISTOFOLETTI, A. Geomorfologia fluvial: O canal fluvial. São Paulo, Edgard Blücher, 1981. 313p.
- CUNHA, S.B. Geomorfologia fluvial. In: GUERRA, A.J.T. & CUNHA, S.B. eds. Geomorfologia: Uma atualização de bases e conceitos. 3.ed. Rio de Janeiro, BCD União de Editoras, 1994. p.211-252.
- CURCIO, G.R. Relações entre geologia, geomorfologia, pedologia e fitossociologia nas planícies fluviais do Rio Iguaçu, Paraná, Brasil. Curitiba, Universidade Federal do Paraná, 2006. (Tese de Doutorado)
- DESJARDINS, R.L.; SMITH, W.; GRANT, B.; CAMPBELL, C. & RIZNEK, R. Management strategies to sequester carbon in agricultural soils and to mitigate greenhouse gas emissions. *Climatic Change*, 70:283-297, 2005.
- DOUDS, D.D.; JOHNSON, C.R. & KOCH, K.E. Carbon cost of the fungal symbiont relative to net leaf P accumulation in a split-root VA mycorrhizal symbiosis. *Plant Physiol.*, 86:491-496, 1988.
- 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.
- DURIGAN, G. Florística, fitossociologia e produção de folheto em matas ciliares da região oeste do Estado de São Paulo. Campinas, Universidade Estadual de Campinas, 1994. 149p. (Tese de Doutorado)
- FRIESE, C.F. & ALLEN, M.F. The spread of VA mycorrhizal fungal hyphae in soil: Inoculum types and external hyphal architecture. *Mycologia*, 83:409-418, 1991.
- GODBOLD, D.L.; HOOSBEEK, M.R.; LUKAC, M.; COTRUFO, M.F.; JANSSENS, I.A.; CEULEMANS, R.; POLLE, A.; VELTHORST, E.J.; SCARASCIA-MUGNOZZA, G.; ANGELIS, P.D.; MIGLIETTA, F. & PERESSOTTI, A. Mycorrhizal hyphal turnover as a dominant process for carbon input into soil organic matter. *Plant Soil*, 281:15-24, 2006.
- GOTO, B.T.; COSTA, C.M.C. & MAIA, L.C. *Glomus halonatum* Rose & Trappe (Glomeromycota) in South America: Comments on the morphological characteristics of the species. *Acta Bot. Bras.*, 23:1167-1170, 2009.
- HOUGHTON, J.T.; JENKINS, G.J. & EPHRAUMS, J.J. Climate change. The IPC Assessment. Cambridge, Cambridge University, 1990. 410p.
- JACOMINE, P.K.T. Solos sob matas ciliares. In: RODRIGUES, R.R. & LEITÃO-FILHO, H.F. eds. Matas ciliares: Conservação e recuperação. São Paulo, USP/Fapesp, 2000. p.27-31.
- JAKOBSEN, I. & ROSENDAHL, L. Carbon flow into soil and external hyphae from root of mycorrhizal cucumber plants. *New Phytol.*, 115:77-83, 1990.
- JASTROW, J.D.; MILLER, R.M. & LUSSENHOP, J. Contributions of interacting biological mechanisms to soil aggregate stabilization in restored prairie. *Soil Biol. Biochem.*, 30:905-916, 1998.
- KAGEYAMA, P. & GANDARA, F.B. Recuperação de áreas ciliares. In: RODRIGUES, R.R. & LEITÃO-FILHO, H.F., eds. Matas ciliares: Conservação e recuperação. São Paulo, USP/Fapesp, 2000. p.249-269.
- KAGEYAMA, P.Y.; BIELLA, L.C. & PALERMO Jr., A. Plantações mistas com espécies nativas com fins de proteção a reservatório. In: CONGRESSO FLORESTAL BRASILEIRO, 6, Campos do Jordão, São Paulo, 1990. Anais... São Paulo, Sociedade Brasileira de Silvicultura, 1990. p.109-112.
- KERBAUY, G.B. Fisiologia vegetal. Rio de Janeiro, Guanabara Koogan, 2008. 452p.
- KOZLOWSKI, T.T. Physiological-ecological impacts of flooding on riparian forest ecosystems. *Wetlands*, 22:550-561, 2002.
- LEAKE, J.; JOHNSON, D.; DONNELLY, D.; MUCKLE, G., BODDY, L. & READ, D. Networks of power and influence: The role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystems functioning. *Can. J. Bot.*, 82:1016-1045, 2004.
- LIMA, W.P. & ZAKIA, M.J.B. Hidrologia de Matas Ciliares. In: RODRIGUES, R.R. & LEITÃO-FILHO, H.F. eds. Matas ciliares: Conservação e recuperação. São Paulo, USP-Fapesp, 2000. p.33-44.
- LOBO, P.C. & JOLY, C.A. Aspectos ecofisiológicos da vegetação de Mata ciliar do Sudeste do Brasil. In: RODRIGUES, R.R. & LEITÃO-FILHO, H.F., eds. Matas ciliares: Conservação e recuperação. São Paulo, USP/Fapesp, 2000. p.143-157.
- LUTGEN, E.R.; MUIR-CLAIRMONT, D.; GRAHAM, J. & RILLIG, M.C. Seasonality of arbuscular mycorrhizal hyphae and glomalin in a western Montana grassland. *Plant Soil*, 257:71-83, 2003.
- MACEDO, A.C. Revegetação: Matas ciliares e de proteção ambiental. São Paulo, Fundação Florestal, 1993. 24p.
- MARCENE, E.A.; DALLA CORTE, A.P.; SANQUETTA, C.R. & SCHNEIDER, C.R. Variações nos teores e estoques individuais de carbono fixado com o crescimento de *Gmelina arborea* Rosb. na região litorânea do Paraná, Brasil. *R. Sci. Flor.*, 71:55-63, 2006.
- MELLONI, R.; SIQUEIRA, J.O. & MOREIRA, F.M.S. Fungos micorrízicos arbusculares em solos de área de mineração de bauxita em reabilitação. *Pesq. Agropec. Bras.*, 38:267-276, 2003.
- MILLER, R.M.; REINHART, D.R. & JASTROW, J.D. External hyphal production of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in pasture and tallgrass prairie communities. *Oecologia*, 103:17-23, 1995.

- MILLER, R.M. & JASTROW, J.D. Hierarchy of roots and mycorrhizal fungal interactions with soil aggregation. *Soil Biol. Biochem.*, 5:579-584, 1990.
- NAIMAN, R.J. & DÉCAMPS, H. The ecology of interfaces: Riparian zones. *Ann. Rev. Ecol. System.*, 28:621-658, 1997.
- NGUYEN, C. Rhizodeposition of organic C by plants: Mechanisms and controls. *Agronomie*, 23:375-396, 2003.
- OLSSON, P.A.; THINGSTRUP, I.; JAKOBSEN, I. & BÅÅTH, E. Estimation of the biomass of arbuscular mycorrhizal fungi in a linseed field. *Soil Biol. Biochem.*, 31:1879-1887, 1999.
- O'NEILL, E.G.; O'NEILL, R.V. & NORBY, R.J. Hierarchy theory as a guide to mycorrhizal research on large-scale problems. *Environ. Poll.*, 73:271-284, 1991.
- PASQUALINI, D.; UHLMANN, A. & STÜRMER, S.L. Arbuscular mycorrhizal fungal communities influence growth and phosphorus concentration of woody plants species from the Atlantic rain forest in South Brazil. *For. Ecol. Manag.*, 245:148-155, 2007.
- PAUL, M.J. & FOYER, C.H. Sink regulation of photosynthesis. *J. Exper. Bot.*, 52:1383-1400, 2001.
- PEARSON, J.N. & JAKOBSEN, I. Symbiotic exchange of carbon and phosphorus between cucumber and three arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.*, 124:481-488, 1993.
- POUYÚ-ROJAS, E. & SIQUEIRA, J.O. Micorriza arbuscular e fertilização do solo no desenvolvimento pós-transplante de mudas de sete espécies florestais. *Pesq. Agropec. Bras.*, 35:103-114, 2000.
- POUYÚ-ROJAS, E.; SIQUEIRA, J.O. & SANTOS, J.G.D. Compatibilidade simbiótica de fungos micorrízicos arbusculares com espécies arbóreas tropicais. *R. Bras. Ci. Solo*, 30:413-424, 2006.
- REES, R.M., BINGHAM, I.J., BADDELEY, J.A. & WATSON, C.A. The role of plants and land management in sequestering soil carbon in temperate arable and grassland ecosystems. *Geoderma*, 128:130-154, 2005.
- RILLIG, M.C. Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation. *Can. J. Soil Sci.*, 84:355-363, 2004.
- RILLIG, M.C. & MUMMEY, D.L. Mycorrhizas and soils structure. *New Phytol.*, 171:41-53, 2006.
- RILLIG, M.C.; WRIGHT, S.F.; NICHOLS, K.A.; SCHMIDT, W.F. & TORN, M.S. Large contributions of arbuscular mycorrhizal fungi to soil carbon pools in tropical forest soils. *Plant Soil*, 23:167-177, 2001.
- RODRIGUES, R.R. Análise de um remanescente de vegetação natural às margens do Rio Passa-Cinco, Ipeúna, SP. - Campinas, Universidade de Campinas, 1992. 373p. (Tese de Doutorado)
- RODRIGUES, R.R. & LEITÃO FILHO, H.F. Matas ciliares: Conservação e recuperação. São Paulo, Edusp-Fapesp, 2000. 320p.
- SIQUEIRA, J.O.; COLOZZI-FILHO, A.; OLIVEIRA, E. & SCHENCK, N.C. Ocorrência de micorrizas vesículo-arbusculares em agro e ecossistemas naturais do Estado de Minas Gerais. *Pesq. Agropec. Bras.*, 24:1499-1506, 1989.
- SIQUEIRA, J.O. & SAGGIN-JUNIOR, O. Dependency of arbuscular mycorrhizal fungi and responsiveness of some Brazilian native woody species. *Mycorrhiza*, 11:245-255, 2001.
- SIQUEIRA, J.O.; CARNEIRO, M.A.C.; CURI, N.; ROSADO, S.C.S. & DAVIDE, A.C. Mycorrhizal colonization and mycotrophic growth of native woody species as related to successional groups in Southeastern Brazil. *For. Ecol. Manag.*, 107:241-252, 1998.
- SIX, J.; BOSSUYT, H.; DEGRYZE, S. & DENEFF, K. A history of research on the link between (micro) aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. *Soil Tillage Res.*, 79:7-31, 2004.
- SMITH, S.E. & READ, D.J. Mycorrhizal symbiosis. London, Academic Press, 2008. 787p.
- SNELGROVE, R.C.; SPLITTSTOESSER, W.E.; STRIBLEY, D.P. & TINKER, P.B. The distribution of carbon and the demand of the fungal symbiont in leek plants with vesicular-arbuscular mycorrhizas. *New Phytol.*, 92:75-87, 1982.
- STADDON, P.L.; GREGERSEN, R. & JAKOBSEN, I. The response of two *Glomus* mycorrhizal fungi and a fine endophyte to elevated atmospheric CO<sub>2</sub>, soil warming and drought. *Global Change Biol.*, 10:1909-1921, 2004.
- STEINBERG, P.D. & RILLIG, M.C. Differential decomposition of arbuscular mycorrhizal fungal hyphae and glomalin. *Soil Biol. Biochem.*, 35:191-194, 2003.
- STÜRMER, S.L. & BELLEI, M.M. Composition and seasonal variation of spore populations of arbuscular mycorrhizal fungi in dune soils on the island of Santa Catarina, Brazil. *Can. J. Bot.*, 72:359-363, 1994.
- TISDALL, J.M. & OADES, J.M. Organic matter and water-stable aggregates in soils. *J. Soil Sci.*, 33:141-163, 1982.
- TRESEDER, K.K.; EGERTON-WARBURTON, L.M.; ALLEN, M.F.; CHENG, Y. & OECHEL, W.C. Alteration of soil carbon pools and communities of mycorrhizal fungi in chaparral exposed to elevated carbon dioxide. *Ecosystems*, 6:786-796, 2003.
- van de GEIJN, S.C. & van VEEN, J.A. Implications of increased carbon dioxide levels for carbon input and turnover in soils. *Vegetatio*, 104/105:283-292, 1993.
- van der HELJDEN, M.G.A.; KLIRONOMOS, J.N.; URSIC, M.; MOUTOGLIS, P.; STREITWOLD-ENGEL, R.; BOLLER, T.; WIEMKEN, A. & SANDERS, I.R. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 396:69-72, 1998.
- WILSON, G.W.T.; RICE, C.W.; RILLIG, M.C.; SPRINGER, A. & HARTNETT, D.C. Soil aggregation and carbon sequestration are tightly correlated with the abundance of arbuscular mycorrhizal fungi: Results from long-term field experiments. *Ecol. Letters*, 12:452-461, 2009.
- WRIGHT, S.F.; FRANKE-SNYDER, M.; MORTON, J.B. & UPADHYAYA, A. Time-course study and partial characterization of a protein on hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi during active colonization of roots. *Plant Soil*, 181:193-203, 1996.

- WRIGHT, S.F. & UPADHYAYA, A. A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil*, 198:97-107, 1998.
- ZANGARO, W.; BONONI, V.L.R. & TRUFEM, S.B. Mycorrhizal dependency, inoculum potential and habitat preference of native woody species in South Brazil. *J. Trop. Ecol.*, 16:603-622, 2000.
- ZANGARO, W.; NISHIDATE, F.R.; VANDRESEN, J.; ANDRADE, G. & NOGUEIRA, M.A. Root mycorrhizal colonization and plant responsiveness are related to root plasticity, soil fertility and successional status of native woody species in southern Brazil. *J. Trop. Ecol.*, 23:53-62, 2007.
- ZHU, Y.G. & MILLER, R.M. Carbon cycling by arbuscular mycorrhizal fungi in soil-plant systems. *Trends Plant Sci.*, 8:407-409, 2003.
- YANG, H.; YUAN, Y.; ZHANG, Q.; TANG, J.; LIU, Y. & CHEN, X. Changes in soil organic carbon, total nitrogen, and abundance of arbuscular mycorrhizal fungi along a large-scale aridity gradient. *Catena*, 87:70-77, 2011.

