Ciência Rural, Santa Maria, 21(3):441-455, 1991. 441
Aprov. p/ publicação em 25/03/92.

M I C O R R I Z A S

M Y C O R R H I Z A S

- REVISÃO BIBLIOGRÁFICA -

Zaida Ines Antoniolli* João Kaminski**

RESUMO

As micorrizas são associações entre fungos da clas e Zigomicetes e raízes de plantas vasculares, ocorrendo nos mais diversos ecossistemas terrestres. De acordo com a morfoanatomia podem ser dos tipos ecto, ectoendo e endomicorrizas. Os fungos endomicorrizicos vesículo-arbusculares (fMVA), ordem Glomales, formam associações com penetração inter e intracelular das hifas e produzem estruturas fungicas (arbúsculos e vesículas) na região do córtex das raízes. São simbiontes obrigatórios. Estimulam o crescimento das plantas aumentando substancialmente a absorção de fósforo, zinco e cobre em solos com disponibilidade subótima. O caráter da associação pode ser mutualístico, neutralístico ou, raramente, parasítico, dependendo dos fatores internos, espécies de plantas e fungos, e fatores externos, principalmente os edáficos ligados a disponibilidade de fósforo. Também fatores não nutricionais estão envolvidos no estímulo ao crescimento das plantas colonizadas com fMVA.

Palavras-chave: micorrizas, micorriza vesículo-arbuscular, MVA, taxonomia de micorrizas.

SUMMARY

Mycorrhizas are associations among Zigomicetes fungi and vascular plants roots. They are widespread throughout the plant kingdom over a broad ecological range. Two main groups are involved: ecto and

* Biólogo, M.Sc. Prof. Ass. - Departamento de Solos - Centro de Ciências Rurais - Universidade Federal de Santa Maria

** Engenheiro Agrônomo., D., Professor Titular - Departamento de Solos - Centro de Ciências Rurais - Universidade Federal de Santa Maria - Bolsista CNPq - 97.119 - Santa Maria, RS.

endomycorrhizas, and a thirth type ectoendomycorrhizas because of morfoanatomical features. Vesicular-arbuscular mycorrhizas (VAM), Glomales order, produces fungal structures (vesicles and arbuscules) inter and intracelular in the córtex region of the roots. This fungi are obligate symbionts. VAM fungi could increase plants growth with improving phosphorus, zinc and copper uptake. As a rule, the VAM fungi are strongly or wholly dependent on the higher plants, whereas the plants may or may not benefit from this association. In some instances mycorrhizas are essencial, rarely parasitic. The edaphic conditions, specially phosphorus availlability, controls the association efficiency. Non-nutritional stimulus are expected to benefit plant growth when innoculated with VAM fungi.

Key Words: mycorrhizas, vesicular-arbuscular mycorrhizas, VAM, mycorrhizas taxonomy.

INTRODUÇÃO

O termo micorriza, que significa literalmente "fungo de raiz" (do grego mykes - fungos; rhiza - raiz), foi usado pela primeira vez por Frank, em 1885, para descrever a associação de raízes de plantas superiores e fungos. Estas associações são de caráter simbiótico não antagônicas, que se estabelecem quando o fungo penetra no sistema radicular, invadindo o córtex inter e/ou intracelularmente, estabelecendo relações tróficas com a planta (POWEL & BAGYARAJ, 1984; LOPES, 1986; ZAMBOLIM & SIQUEIRA, 1985).

As micorrizas são agrupadas de acordo com sua morfoanatomia em: **Ectomicorrizas**, em cuja associação os fungos penetram o córtex da raíz intercelularmente, formando uma rede, conhecida como "rede de Harting", e externamente formam um manto de hifas e rizomorfas, com profundas alterações morfoanatômicas na raiz. Ocorrem predominantemente em espécies arbóreas de clima temperado, especialmente coníferas, as quais podem se associar com mais de cinco mil espécies de fungos, na maioria basidiomicotina. **Ectoendomicorrizas**, são associações similares as ectomicorrizas, mas com penetração intracelular mantendo o manto externo de hifas. Distinguem-se em três tipos, com base no hospedeiro: ectoendomicorrizas de **Pinus**, de arbutoides e de monotropoides. Os microbiontes são, na maioria dos casos, basidiomicetos ectomicorrizicos. **Endomicorrizas** - são as associações caracterizadas pela penetração inter e intracelular e ausência de manto externo. Ocorrem com três tipos de diferenciação: as micorrizas ericóides, associadas a raízes de plantas da ordem ericales e os fungos pertencem aos gêneros **Pezizella** e **Clavaria;** as orquidóides, associações entre as orquideaceas e fungos dos gêneros **Rhizoctonia** e **Armillaria;** e as Vesiculo-Arbusculares (**MVA**), As-

sociações de fungos da família Endogonaceae (Zigomicotina) e a maioria das espécies de plantas vasculadas. O processo de penetração celular das endomicorrizas ocorre pela invaginação do plasmalema de célula radicular do hospedeiro e a hifa penetrante fica totalmente envolvida pela matriz, material originado no fitobionte. Após a penetração, ocorre a diferenciação da hifa intracelular, formando espirais, pelotões, arbúsculos e vesículas, sendo que estas últimas são encontradas com maior freqüência no interior das células colonizadas pelo fungo (POWELL & BAGYARAJ, 1984; SIQUEIRA, 1986).

A associação micorrízica, qualquer que seja sua morfoanatomia, promove o crescimento das plantas principalmente porque sua hifa extramatricial aumenta a absorção de água e nutrientes, especialmente daqueles que se aproximam do sistema radicular por difusão, como o fósforo, o zinco e o cobre, de difusividade lenta, por causa do substancial aumento no volume de solo explorado. Estas hifas associadas com as raízes de plantas colonizadas por este tipo de fungos, além do maior volume de solo explorado, promovem uma superfície de absorção muito maior do que são capazes os pêlos radiculares nas plantas não micorrizadas (GERDEMANN, 1968; MOSSE, 1973; RHODES & GERDEMANN, 1975; MIRANDA, 1981; SCHENK, 1982; LOPES et al, 1983; ABBOTT & ROBSON, 1984; DANIELS HETRICK, 1984; POWELL & BAGYARAJ, 1984; ZAMBOLIM & SIQUEIRA, 1985; KRUNGER, 1991).

As micorrizas vesículo-arbusculares (MVA) são as associações fúngicas mutualísticas que mais se tem estudado ultimamente, mas ainda não tem aplicação em larga escala na agricultura, principalmente devido a dificuldade de obtenção de inóculo, pois só se propagam quando associadas a uma planta viva. Por outro lado, os estudos conduzidos com estes fungos empregam espécies com critérios indefinidos, dificultando a geração de informações seguras para recomendá-los de forma generalizada.

Contrariamente ocorre com as ectomicorrizas, cuja produção de inóculo já atingiu escala comercial, mas sua aplicação tem importância ecológica e econômica somente na área florestal. Mesmo assim, o número de pesquisas nessa área é restrita, com também um número limitado de pesquisadores e instituições envolvidas. KRUNGER (1991) apresenta um resumo sobre a pesquisa com ectomicorrizas no Brasil.

A revisão aqui apresentada dedicará atenção às Endomicorrizas Vesículo-Arbusculares (**MVA**).

TAXONOMIA DOS FUNGOS MVA

É importante enfatizar que os fungos que se associam às raízes podem exibir relações diversas, variando de parasíticos a mutualísticos da forma:

a) **Fungos parasíticos** são aqueles causadores de doenças, subdividindo-se em **parasíticos não especializados**, os que atacam plântulas e tecidos jovens de plantas;

os tecidos mais velhos oferecem resistência a essa infecção (**Phytum** e **Rhizoctonia**), e os **parasíticos especializados**, aqueles fitopatógenos que produzem enzimas que degradam a parede celular e produzem substâncias antibióticas e fitotoxinas, sendo subdivididos em dois subgrupos: os que atacam o tecido vascular das plantas, tipo **Fusarium** e **Verticillium** e os ectotróficos e epifíticos, como **Gaemannomyces** que atacam raízes de gramíneas.

b) **Fungos mutualísticos**, são os que formam associações mutualísticas com as raízes, as micorrizas, podendo ser **facultativos**, como os vários fungos ectomicorrízicos, que são cultivados em meios definidos na ausência de planta hospedeira, e os **obrigatórios**, como os que formam micorrizas tipo vesículo-arbuscular, que não podem ser cultivados, pois não esporulam, na ausência da planta hospedeira, também chamados biotróficos obrigatórios (SIQUEIRA & FRANCO, 1988).

A taxonomia dos fungos MVA (fMVA) ainda não está bem definida, pois nenhum destes fungos foi cultivado em cultura pura (MOSSE, 1973) e a classificação taxonômica se baseia totalmente na morfologia dos esporos formados ao redor das raízes pela maioria destes fungos (SCHENK & PEREZ, 1987).

A capacidade de formar este tipo de simbiose restringe-se a um pequeno grupo de fungos, em torno de 150 espécies. Recentemente MORTON & LENNY (1990) propuseram a classificação dos fMVA, Zigomycetes, em ordem **Glomales**, subordem **Glomineae**, famílias; Glomaceae (**Glomus** e **Sclerocystis**), Acaulosporaceae (**Acaulospora** e **Entrospora**); subordem **Gigasporineae**, familia Gigasporaceae (**Gigaspora** e **Scutellospora**); ordem **Endogonales**, família Endogonaceae (**Endogone**).

fMVA E O DESENVOLVIMENTO DAS PLANTAS

As associações entre as plantas vasculares e os fungos MVA ocorrem numa complexa sequência de interações, cuja relação simbiótica resulta numa perfeita integração morfológica, fisiológica e funcional. Mesmo que os aspectos fenológicos desse processo possam ser delineados, os mecanismos bioquímicos e moleculares são pouco conhecidos. Praticamente nada se sabe sobre a genética destes fungos (SIQUEIRA, 1991).

Não existem evidências de especificidade entre os fungos MVA e as plantas no processo de infecção ou colonização, como com as associaçòes entre plantas superiores e organismos fixadores de nitrogênio. Porém parece haver alto grau de compatibilidade entre eles, cuja eficiência da simbiose seria determinada por uma "compatibilidade funcional" controlada concomitantemente pelo genoma do fungo e do hospedeiro e pelos fatores externos. Por isso, uma espécie de fungo MVA pode colonizar eficientemente várias espécies de plantas, ou mesmo uma espécie de planta ser colonizada por várias espécies de fungos,

concomitantemente ou não (POWELL & BAGYARAJ, 1984; SANO, 1988; BAGYARAJ, 1991).

As plantas hospedeiras produzem exsudatos que estimulam o crescimento e ramificações micelial dos fungos MVA, pois embora estes possuam os requisitos biológicos para a germinação dos esporos, o crescimento micelial contínuo e a esporulação não ocorrem em condições assimbióticas. Estes fatores, que agem como indutores de crescimento, seriam "moléculas sinais" que permitiriam, ou estimulariam, o estabelecimento da associação. Os exsudatos radiculares também serviriam como fonte de energia e induziriam as modificações fenológicas para o estabelecimento do biotrofismo. Mas apesar dos indícios da presença dos sinais moleculares, e a identificação de alguns compostos ativos, os mecanismos de ação ainda não são inteiramente conhecidos (SIQUEIRA, 1991).

Portanto, esta associação resulta de uma condição equilibrada entre os fungos e as plantas, mas que sofrem ação do ambiente - principalmente clima e solo. Assim, interferem no estabelecimento, desenvolvimento e multiplicação das MVA nas plantas: a disponibilidade de nutrientes, especialmente fósforo (MOSSE, 1973; COLOZZI-FILHO & SIQUEIRA, 1986), a aeração do solo (SAIF, 1981), o uso de fungicidas (BLUME, 1989) e mais, umidade do solo, luz, temperatura ambiente, fatores genéticos das plantas e dos fungos, manejo dos solos e culturas entre outros (POWELL & BAGYARAJ, 1984). Por tudo isso, esta associação nem sempre representa benefício máximo entre os simbiontes, podendo ela ser de caráter mutualístico, que ocorre na maioria das vezes, neutralístico ou, até, parasítico, constatado em raras ocasiões. Aparentemente o caráter da associação é determinado por fatores externos, principalmente edáficos, como a disponibilidade de fósforo (COLOZZI-FILHO & SIQUEIRA, 1986) e pH (ANNE DAVIS et al, 1983; FRIES, 1989).

A seqüência da formação e funcionamento da simbiose mutualística com fMVA é resumida na Figura 1.

Os efeitos destas associações são normalmente resumidos no estímulo ao crescimento das plantas colonizadas com fMVA. Este estímulo pode ser de ordem nutricional e não nutricional. O efeito nutricional é caracterizado pelo aumento na absorção de nutrientes, especialmente fósforo (MOSSE, 1981; MEDINA et al, 1988a e 1988b), zinco (KOTHARI et al, 1991; SHARMA & SRIVASTAVA, 1991) e cobre (LI et al, 1991). Os incrementos na absorção de outros nutrientes, como potássio, nitrogênio, cálcio, magnésio, ferro, manganês e boro, pode ter efeito indireto, por causa da melhor condição nutricional em fósforo, nutriente que normalmente limita o crescimento e desenvolvimento das plantas devido a sua baixa disponibilidade natural no solo. Os efeitos não nutricionais relatados indicam maior absorção e aproveitamento de água (DANIELS HETRICK, 1984), aumento na produ-

ção de fitormonios e proteção da raíz a penetraçàò de patógenos de solo (LOPES et al, 1980; PAULA & SIQUEIRA, 1987) e maior eficiência no sistema de fixação de nitrogênio por leguminosas (PACOSKY et al, 1991), embora DANIELS HETRICK (1984) admita que estes efeitos possam ser, também, conseqÜência do melhor estado nutricional geral das plantas colonizadas por fMVA.

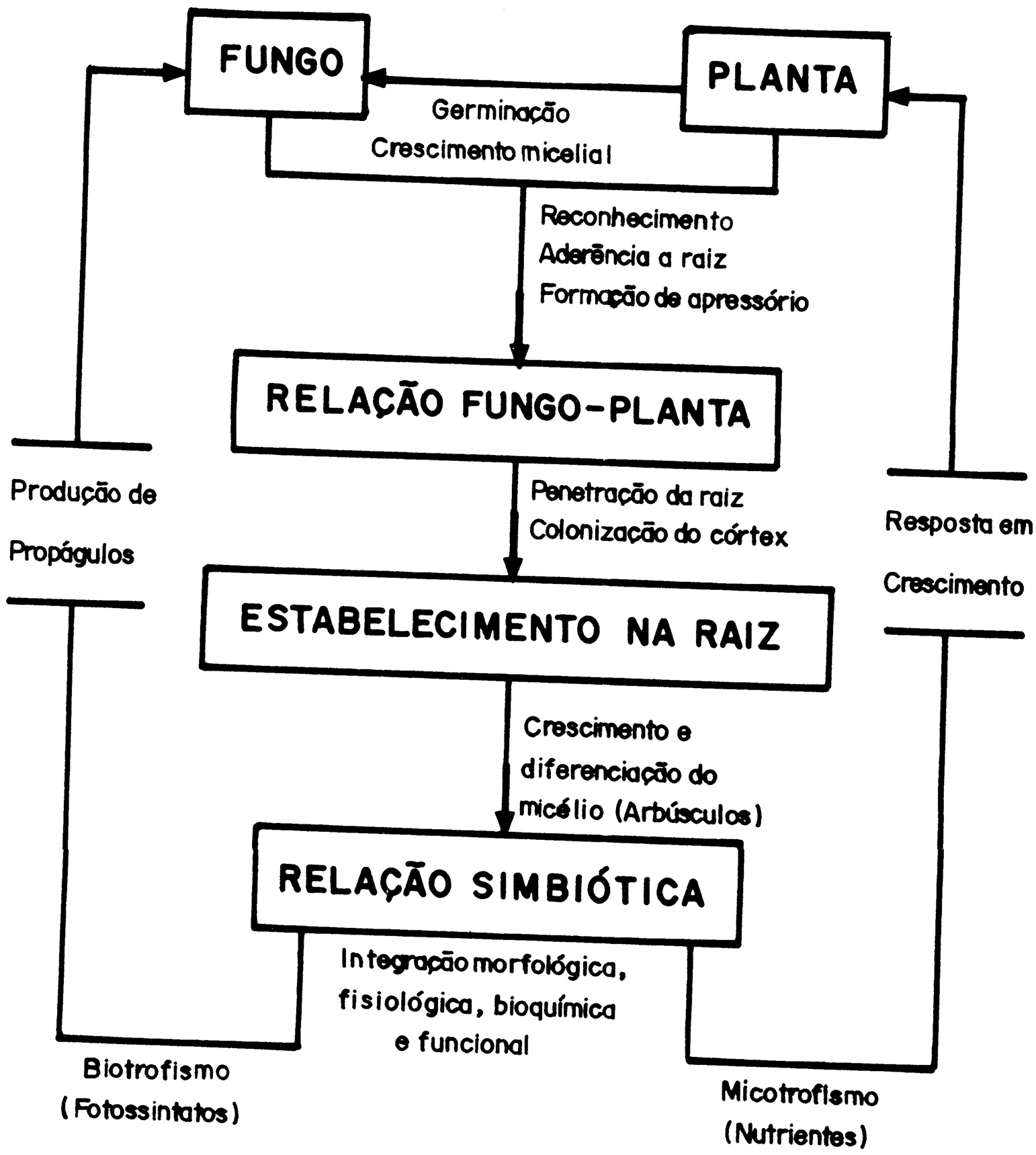

FIGURA 1. Desenvolvimento seqüencial do estabelecimento e funcionamento da associação com fMVA.(Fonte: SIQUEIRA, 1991).

De qualquer modo, vários autores tem demonstrado efeitos benéficos da colonização de raízes de plantas vasculadas de importância econômica com fMVA, como aveia forrageira (COSTA et al, 1989), alface (HEPPER & O'SHEA, 1984), algodão (SIQUEIRA et al, 1986), braquiaria e estilosantes (ALVES, 1988), café (COLOZZI-FILHO & SIQUEIRA, 1986), cebola (SCHUBERT & HAYMAN, 1986), cevada (JENSEN, 1984), citrus (CARDOSO et al, 1986), feijão (PARADA, 1984; PACOSKY et al, 1991), leucena (MALUF et al, 1988), mandioca (HOWELER et al, 1982), milho (JENSEN, 1984; KHAN, 1975; SIMPSON & DAFT, 1990; KOTHARI et al, 1991), pensacola (FRIES, 1989; RHEINHEIMER, 1991), siratro (MEDINA et al, 1988a e 1988b), soja (PAULA et al, 1990), sorgo (SIMPSON & DAFT, 1990), trevo branco (LI et al, 1991), trigo (KHAN, 1975; ISLAM & AYANABA, 1981) e muitas outras.

fMVA E A AQUISIÇÃO DE NUTRIENTES

Se existem limitações de ordem nutricional a determinada planta de algum elemento essencial, quer seja na absorção, assimilação ou translocação, a importância da presença de um endófito, que possa melhorar a suplementação do nutriente, cresce consideravelmente. Quanto maior o aumento na capacidade de absorção ou utilização deste nutriente, por causa da presença do endófito, maior a dependência do hospedeiro pelo microssimbionte (PACOSKY et al, 1991). Por isso, o aumento na utilização do fósforo pelas plantas, em condições subótimas de disponibilidade no solo, que é o mecanismo de resposta mais evidente, mais consistente e mais importante das associações micorrízicas, se constitue no fator edáfico mais importante no efeito desta associação mutualística sobre a planta.

O estado nutricional em fósforo do hospedeiro controla o grau de colonização das raízes pelos fMVA e afeta, também, o desenvolvimento das hifas internas e externas. A adição de pequenas doses de fósforo, em solos com disponibilidade limitante ou muito baixa, aumenta tanto a colonização quanto o micélio externo, pois quando o fósforo é limitante ao desenvolvimento radicular também o é para o desenvolvimento do fungo (COLOZZI-FILHO & SIQUEIRA, 1986; SIQUEIRA & COLOZZI-FILHO, 1986; MEDINA et al, 1988b). No entanto, doses mais elevadas interferem negativamente mais na produção das hifas extramatriciais do que na colonização. Porém há mais diferenças entre as espécies de fMVA quanto a produção de hifas externas, podendo algumas delas apresentar altas taxas de colonização com reduzido crescimento micelial (RHEINHEIMER, 1991). Solos que apresentam altos níveis de fósforo geralmente retardam o estabelecimento da associação, podendo, inclusive, deprimir o crescimento das plantas quando ocorre a colonização por fMVA (SIQUEIRA et al, 1984; FERNANDEZ et al, 1987; PAULA et al, 1988). SIQUEIRA & COLOZZI-FILHO (1986) desenvolveram um modelo conceitual que descreve o caráter

da associação planta-fMVA, no caso **Gigaspora margarita-Coffea arabica**, em função da disponibilidade de fósforo no solo, apresentado na Figura 2. Grande parte dos estudos sobre aumento da absorção de fósforo, quando as plantas se associam a fMVA, indicam que as raízes colonizadas tem acesso as mesmas formas de fósforo alcançadas pelas raízes não micorrizadas, sendo, aparentemente, incapazes de mobilizar fósforo não-lábil do solo. Porém as plantas micorrizadas podem utilizar mais eficientemente o fósforo da solução do solo, executando uma "garimpagem" das pequenas e dispersas quantidades do fósforo na solução muito além da zona radicular, pois a hifas ampliam consideravelmente o volume de solo explorado, podendo acessar regiões afastadas em até 5cm da raiz (LI et al, 1991), sem considerar que os mecanismos de absorção parecem adaptar-se as condições subótimas do nutriente, apresen-

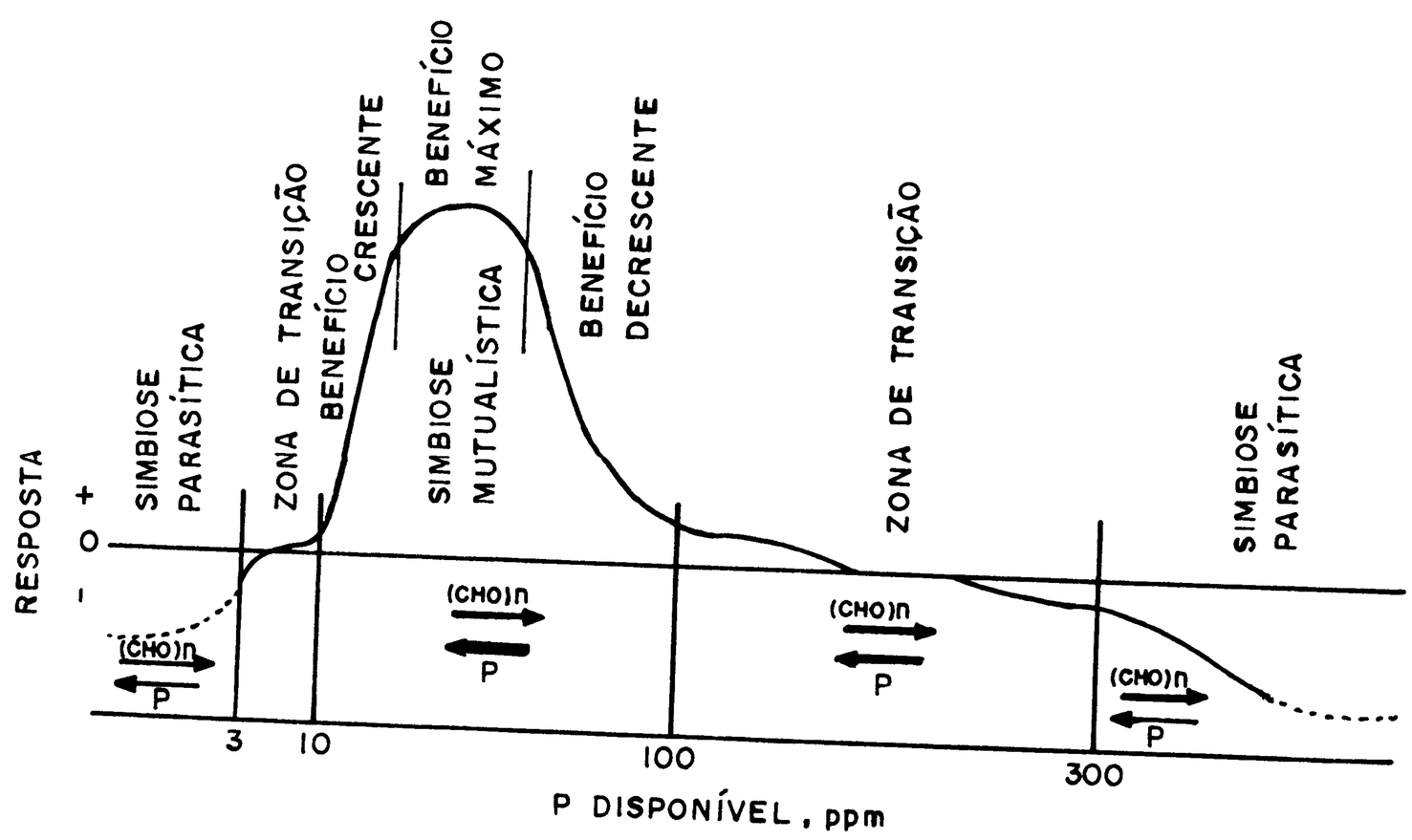

FIGURA 2. Representação esquemática para o modelo conceitual que descreve a natureza das relações fungo-planta na simbiose G. margarita-Coffea arabica em função da disponibilidade de fósforo no solo. As setas representam os fluxos de fotossintatos $(CHO)_n$ e fósforo (P) entre os parceiros da simbiose. (Fonte: SIQUEIRA, COLOZZI-FILHO, 1986.

tando mais sítios de absorção com alta afinidade por fósforo (menor Km), suportando concentrações mínimas (Cmin) menores que as raízes não colonizadas (CRESS et al, 1979) e aumentando a taxa de absorção por unidade radicular (Vmax) (FAQUIN, 1988), aliados às modificações na fisiologia da planta hospedeira de ordem não nutricional. Por isso, as plantas micorrizadas se desenvolvem satisfatóriamente na presença de fosfatos de baixa solubilidade (Fe-P, Al-P), induzindo a um aparente indício de acesso a formas de fósforo normalmente consideradas indisponíveis.

O aumento na absorção de fósforo pelas plantas tem sido apontado como fator que pode induzir a ocorrência de decréscimos na absorção de micronutrientes, como zinco e cobre, especialmente em solos moderadamente ácidos ou neutros. KOTHARI et al (1991) trabalhando com milho em solo neutro, usando uma metodologia de vasos compartimentados, que permitiam o crescimento de hifas e raízes em compartimentos separados, observaram que, independentemente da dose de fósforo usada, as plantas colonizadas absorveram entre 22 e 64% mais zinco que as não micorrizadas. Já a acumulação de cobre ocorreu principalmente nas raízes. As concentrações de manganês permaneceram baixas. SHARMA & SRIVASTAVA (1991), trabalhando com **Vigna radiata** em solos franco arenoso e franco argiloso, observaram que as plantas colonizadas com fMVA absorveram entre 57 e 62% mais zinco que as plantas não micorrizadas.

LI et al (1991) trabalhando com trevo branco em solo calcário neutro, em vasos compartimentados, observaram que o acesso das hifas a compartimentos com raízes ausentes aumentaram a absorção de cobre entre 53 e 62%, independentemente das doses de fósforo usadas. Da mesma forma como verificado por KOTHARI et al (1991), também as maiores acumulações ocorreram nas raízes, mas a translocação à parte aérea esteve associada a doses de fósforo, consequentemente acompanhando a sua translocação.

Parece existir algum grau de correlação entre o pH do solo e a habilidade de endófitos micorrízicos colonizar e/ou estimular o crescimento de plantas infectadas. Vários autores tem estudado o comportamento destas associações, usando fungos provenientes de solos com variação e pH, e verificaram uma grande adaptação ecofisiológica em função das propriedades daqueles solos, destacando que alguns gêneros são melhor adaptados a solos de pH baixo que outros. Na primeira condição se enquadram os gêneros **Acaulospora**, **Gigasporra** e **Scutellospora**, enquanto os fungos do gênero **Glomus** mostram maior eficiência e boa performance em solos moderadamente ácidos a neutros (ANNE DAVIS et al, 1983; SIQUEIRA et al, 1984; HAYMAN & TAVARES, 1985; SIQUEIRA & OLIVEIRA, 1986; PORTER et al, 1987; MALUF et al, 1988; MEDINA et al, 1988a). Por isso, é possível que inóculos originários de solos moderadamente ácidos a neutros não se adaptem em solos ácidos e vi-

ce-versa. Porém, deve ser observado que a associação se dá entre o endófito e o hospedeiro, e ela será inefectiva se os fatores externos forem inadequados para qualquer dos dois participantes. Assim, FRIES (1989) observou uma depressão no rendimento e na acumulação de fósforo da pensacola quando inoculada com fMVA nativos de solo ácido, no mesmo solo com acidez corrigida e nível subótimo de fósforo. Entretanto, mais tarde foi observado que a pensacola apresenta interação negativa com fósforo em solo com pH maior que 5,5, mesmo quando há colonização com fMVA, mostrando que a depressão é muito mais uma reação do hospedeiro do que dos fungos (KAMINSKI e colaboradores, 1991 - dados não publicados)*.

A calagem é uma prática agrícola comum em áreas de ocorrência de solos ácidos. Ela altera as propriedades físicas e químicas de microambientes e influencia a biota nativa. Assim, a alteração do pH do solo, e concomitante modificação das relações catiônicas, parece afetar muito mais os fungos nativos ambientais àquelas condições do que ser um efeito definitivo para a eficiência da associação entre os fMVA e as plantas estudadas. Por isso, há necessidade de cuidadosa seleção de fMVA infectivos para solos com acidez corrigida, quando da ocorrência de uma população nativa que não reage, ou reage negativamente na alteração do pH do solo (MEDINA et al, 1988a).

* Influência do pH, micronutrientes e doses de fósforo no rendimento da pensacola, de autoria de João Kaminski, Danilo dos Santos Rheinheimer e outros (1991 - dados não publicados).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABBOTT, L.K., ROBSON, A.D. The Effect of Mycorrhizae on Plant Growth. In: POWELL, C., BAGYARAJ,8 D.J. **VA Mycorrhiza**. Florida: CRC Press Inc., 1984. Cap. 6, p. 113-130.

ALVES, G.L.N. **Micorriza vesicular-arbuscular no crescimento e utilização de fósforo do solo pela braquiária e estilozantes**. Lavras-MG, 1988. 42 p. Dissertação (Mestrado em Agronomia) - Curso de Pós-Graduação em Agronomia, Escola Superior de Agricultura de Lavras, 1986.

ANNE DAVIS, E., YOUNG, J.L., LINDERMAN, R.G. Soil lime level (pH) and VA-Mycorrhiza effects on growth responses of sweetgum seedlings. **Soil Sci Soc Amer J**, Madison, v. 47, p. 251-256, 1983.

BAGYARAJ, D.J., D.J. Use of VA Mycorrhizal fungi in practical agriculture. In: REUNIÃO BRASILEIRA SOBRE MICORRIZAS, 1991, Mendes-RJ. (**Programa e Resumos**), Mendes, EMBRAPA/CNPBS/Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, 1991, 204 p. p. 81-92.

BLUME, E. **Efeito do controle de doenças e de cultivares sobre a sanidade, a infecção endomicorrizica e o rendimento de trigo (Triticum aestivum L.)**, Santa

Maria-RS, 1989. 72 p. Dissertação (Mestrado em Agronomia) - Curso de Pós-Graduação em Agronomia, Universidade Federal de Santa Maria, 1989.

CARDOSO, E.J.B.N., ANTUNES, V., SILVEIRA, A.P.D. da et al. Eficiência de fungos micorrizicos vesículo-arbusculares em porta-enxerto de citros. **R bras Ci Solo**, Campinas, v. 10, p. 25-30, 1986.

COLOZZI-FILHO, A., SIQUEIRA, J.O. Micorrizas vesiculo-arbusculares em mudas de cafeeiro. In: Efeitos de **Gigaspora margarita** e adubação fosfatada no crescimento e nutrição. **R bras Ci Solo**, Campinas, v. 10, p. 199-205, 1986.

COSTA, N.L., DIONISIO, J.A., ANGHINONI, I. Influência de fungos micorrizicos vesiculo-arbusculares, fontes e doses de fósforo sobre o crescimento de aveia forrageira. **Pesq agropec bras**, Brasília, v. 24, p. 979-986, 1989.

CRESS, W.A., THRONEDERRY, G.O., LINDESEY, D.L. Kinetics of phosphorus absortion by mycorrhizal and nonmycorrhizal tomato roots. **Plant Physiol**, Baltimore, v. 64, p. 484-487, 1979.

DANIELS HETRICK, B.A. Isolation and Culture of VA Mycorrhizal Fungi. In: POWELL, C.L., BAGYARAJ, D.J. (ed.) **VA Mycorrhiza** Florida: CRC Press Inc. 1984. Cap. 3, p. 35-56.

FAQUIN, V. **Cinética de absorção de fosfato, nutrição mineral, crescimento e produção de soja sob influência de micorriza vesiculo-arbuscular (MVA)**. Piracicaba, 1988, 136 p. Tese (Doutorado em Agronomia) - Curso de Pós-Graduação em Agronomia, ESALQ/USP. 1988.

FERNANDES, A.B., SIQUEIRA, J.O., MENEZES, M.A. et al. Efeito diferenciado de fósforo sobre o estabelecimento e efetividade da simbiose endomicorrizica em milho e soja. **R bras Ci Solo**, Campinas. v. 11, p. 101-108, 1987.

FRIES, L.L.M. **Efeito da calagem sobre a eficiência de fungos micorrizicos vesiculo-arbusculares na absorção de fósforo de fosfatos de baixa solubilidade por Paspalum saurae (P.) Parodi.**, Santa Maria-RS, 1989, 61 p. Dissertação (Mestrado em Agronomia), Curso de Pós-Graduação em Agronomia, Universidade Federal de Santa Maria, 1989.

GERDEMANN, J.W. Vesicular-arbuscular mycorrhiza and plant growth **Ann Rev Phytopath**, Palo Alto, v. 6, p. 397-418, 1968.

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

HEPPER, C.M., O'SHEA, J.O. Vesicular-arbuscular mycorrhizal infection on lettuce (**Lactuca sativa**) in relation to calcium suplly. **Plant Soil**, Hague. v. 82, p. 61-88, 1984.

HOWELER, R.H., CADAVID, L.F., BURCKHARDT, E. Response of cassava to VA Mycorrhizal inoculation and phosphorus aplication

in greenhouse and fild experiments. **Plant Soil**, Hague, v. 69, p. 327-339, 1982.

ISLAM, R., AYANABA, A. Growth and yield responses of cowpea and maize to inoculation with **Glomus mosseae** in sterilized soil; under field conditions. **Plant Soil**, Hague, v. 63, p. 505-509, 1981.

JENSEN, A. Responses of barley, pea and maize to inoculation with different vesicular-arbuscular mycorrhizae fungi in irradiated soil. **Plant Soil**, Hague. v. 78, p. 315-323, 1984.

KHAN, A.G. Growth effects of VA mycorrhiza on crops in the field In: SANDERS, F.F., MOSSE, B., TINKER, P.B. (ed.) **Endomycorrhizas**, London, Academic Press, 1975. p. 419-435.

KOTHARI, S.K., MARSCHNER, H., ROMHELD, V. Contribution of the VA mycorrhizal hyphae in acquisition of phosphorus and zinc by maize grown in a calcareous soil. **Plant Soil**, Hague, v. 31, p. 177-185, 1991.

KRUNGER, T.L. A pesquisa em ectomicorrizas no Brasil: limitações e perspectivas. In: REUNIÃO BRASILEIRA SOBRE MICORRIZAS, 1991, Mendes-RJ, (**Programa e Resumos**). Mendes, EMBRAPA/CNPBS/Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, 1991, 204 p. p. 15-31.

LI, Xiao-Lin; MARSCHNER, H., GEORGE, E. Acquisition of phosphorus and copper by VA-mycorrhizal hyphae and root-to-shoot transport in white clover. **Plant Soil**, Hague, v. 136, p. 49-57, 1991.

LOPES, E.S., OLIVEIRA, E., NEPTUNE, A.M.L. Efeito de espécies de micorrizas vesiculares arbusculares no siratro **Macroptilium atropurpureum**. **Bragantia**, Campinas, v. 39, p. 241-245, 1980.

LOPES, E.S. Micorrizas: Produção de inóculo e Inoculação. In: REUNIÃO BRASILEIRA SOBRE MICORRIZAS, 1985, Lavras-MG. (**Programa Resumos**), Lavras, ESAL-FAEPE-CAPES, 1986, p. 28.

LOPES, E.S., SIQUEIRA, J.O., ZAMBOLIM, L. Caracterização das micorrizas vesiculo-arbusculares e seus efeitos no crescimento das plantas. **R bras Ci Solo**, Campinas, v. 7, p. 1-19, 1983.

MALUF, A.M., SILVEIRA, A.P.D., MELO, I.S. Influência da calagem e da micorriza vesiculo-arbuscular no desenvolvimento de cultivares de leucena tolerante e intolerante ao alumínio. **R bras Ci Solo**, Campinas, v. 12, p. 17-23, 1988.

MEDINA, O.A., SYLVIA, D.M., KRETSCHNER Jr., A.E. Response of siratro to vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi: I. Selection of effective vesicular-arbuscular fungi in amended soil. **Soil Sci Soc Am J**, Madison, v. 52, p. 416-419, 1988a.

MEDINA, O.A., SYLVIA, D.M., KRETSCHNER Jr., A.E. Response of siratro to vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi: II. Efficacy of selected vesicular-arbuscular fungi at different phosphorus levels. **Soil Sci Soc Am J**, Madison. v. 52, p. 420-423, 1988b.

MIRANDA, J.C. **Utilização das mi-**

corrizas na agricultura. Planaltina-DF: EMBRAPA/CPAC, 1981, 12p. Boletim Pesquisa, 8.

MORTON, J.B., LENNY, G.L. Revised classification of abuscular mycorrhizae fungi (Zygomycetes): a new order, **Glomales**, two new suborders, **Glomineae** and **Gigasporineae** and two new families, **Acaulosporaceae** and **Gigasporaceae**, with a emendation of **Glomaceae**. **Mycotaxon**, Ithaca, v. 37, p. 471-491, 1990.

MOSSE, B. Advances in the study of vesicular-arbuscular mycorrhiza. **Ann Rev Phytopath**, Palo Alto, v. 11, p. 171-196, 1973.

MOSSE, B. **Vesicular-arbuscular mycorrhizae research for tropical agriculture**. Hawai Institut for Tropical Agriculture and Human Resources, Honolulu, 1981. 82 p. Research Bulletin, 194.

PACOSKY, R.S., SILVA, P. da, CARVALHO, M.T. et al. Growth and nutrient allocation in **Phaseolus vulgaris l**. colonized with endomycorrhizae or Rhizobium. **Plant Soil**, Hague. v. 132, p. 127-137, 1991.

PARADA, A. **Efeito do fósforo e de micorriza vesiculo-arbuscular no feijoeiro**. Piracicaba-SP. 138 p. 1984. Dissertação (Mestrado em Agronomia), Curso e Pós-Graduação em Agronomia, ESALQ/USP, 1984.

PAULA, M.A., SIQUEIRA, J.O. Efeito da umidade do solo sobre a simbiose endomicorrizica em soja. II: crescimento, nutrição e relação água-planta. **R bras Ci Solo**, Campinas, v. 11, p. 289-293, 1987.

PAULA, M.A., SIQUEIRA, J.O., OLIVEIRA, L.H. et al. Efetividade simbiótica relativa em soja de população de fungos endomicorrizicos nativos e isolados de **Glomus macrocarpum** e **Gigaspora margarita. R bras Ci Solo**, Campinas, v. 12, p. 25-31, 1988.

PAULA, M.A., SIQUEIRA, J.O., HOSHIKA, E. Crescimento, nutrição e produção de soma isolada com população de fungos micorrizicos vesiculo-arbusculares. **R bras Ci Solo**, Campinas, v. 14, p. 151-156, 1990.

PORTER, W.M., ROBSON, A.D., ABBOTT, L.K. Field survey of the distribution of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in relation to soil pH. **J Apll Eco**, Oxford, v. 24, p. 659-662, 1987.

POWELL, C.L., BAGYARAJ, D.J. **VA Mycorrhiza**. Florida: CRC Press Inc., 1984. VA Mycorrhizae: Why All the Interest, p. 1-3.

RHEINHEIMER, D. dos S., **Comportamento de fungos micorrizicos vesicular-arbuscular nativos em pensacola com diferentes pH de solo**. Santa Maria-RS. 1991. 69 p. Dissertação (Mestrado em Agronomia), Curso de Pós-Graduação em Agronomia, Universidade Federal de Santa Maria, 1991.

RHODES, L.H., GERDEMANN, J.W. Phosphate uptake zones of mycorrhizae onions. **New Phytol**, Oxford, v. 55, p. 555-561, 1975.

SAIF, S.R. The influence of soil aeration on the efficiency of vesicular-arbuscular mycorrhizae. I: Effect of soil oxigen on the growth and mineral

uptake of **Eupatorium adoratum** inoculated with **Glomus macrocarpus**. **New Phytol**, Oxford, v. 88, p. 649-660, 1981.

SANO, S.M. **Interactions between Acaulospora leavis and Glomus sp in the formation of mycorrhizas**. Adelaide, 1988. 111 p. Thesis (Master of Science in Agronomy) - School Agriculture/University of Western Australia, 1988.

SCHENK, N.C. **Methods and principles of mycorrhizae research**. St. Paul: The American Phytopathological Society, 1982, Introdution: p. IX-X.

SCHENK, N.C., PEREZ, Y. **Manual for the identification of V.A. Mycorrhizae fungi**. Gainesville: INVAM/University of Florida, 1987, 245 p.

SCHUBERT, A., HAYMAN, D.S. Plant groth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. XVI: Effectiveness of diferent endophytes at different levels of soil phosphate. **New Phytol**. Oxford, v. 103, p. 79-90, 1986.

SHARMA, A.K., SRIVASTAVA, P.C. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizae and zinc application on dry matter and zinc uptake of greengram (**Vigna radiata** L. Wilczek). **Biol Fertil Soils**, Berlin, v. 11, p. 52-56, 1991.

SIQUEIRA, J.O. Micorrizas: Forma e Função. In: REUNIÃO BRASILEIRA SOBRE MICORRIZAS, Lavras-MG. (**Programa e Resumos**), ESAL-FEAPE-CAPES, 1986, p. 13-14.

SIQUEIRA, J.O. Fisiologia e bioquímica de micorrizas vesiculo-arbusculares: alguns aspectos da relação fungo-planta e absorção de fósforo. In: REUNIÃO BRASILEIRA SOBRE MICORRIZAS, 1991, Mendes-RJ. (**Programa e Resumos**), EMBRAPA/CNPBS-Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, 1991, 204 p. p. 105-131.

SIQUEIRA, J.O., COLOZZI-FILHO, A. Micorrizas vesiculo-arbusculares em mudas de cafeeiro. II: Efeito do fósforo no estabelecimento e funcionamento da simbiose. **R bras Ci Solo**, Campinas, v. 10, p. 207-211, 1986.

SIQUEIRA, J.O., HUBBELL, D.H., MAHMUD, A.W. Effect of liming on spore germination, germ tube growth and root colonization by vesicular-arbuscular mycorrhizae fungi. **Plant Soil**, Hague, v. 76, p. 115-124, 1984.

SIQUEIRA, J.O., COLOZZI-FILHO, A., FARIA, F.H.S. et al. Efetividade simbiótica de fungos micorrizicos vesiculo-arbusculares para o algodoeiro. **R bras Ci Solo**, Campinas, v. 10, p. 213-218, 1986.

SIQUEIRA, J.O., FRANCO, A.A. **Biotecnologia do Solo**. MEC/ESAL/FAEPE/ABEAS, Brasília, 1988, p. 125-177.

SIQUEIRA, J.O., OLIVEIRA, E. Crescimento, absorção de nutrientes e colonização micorrizica de dois cultivares de feijoeiro (**Phaseolus vulgaris** l.) na presença e ausência de calagem **Ciência e Prática**, Lavras, v. 10, p. 220-225, 1986.

SIMPSON, D., DAFT, M.J. Interactions between water-stress and different mycorrhizae development in maize and sorghum. **Plant Soil**, Hague, v. 121, p.

179-186, 1990.

ZAMBOLIM, L., SIQUEIRA, J.O. **Importância e Potencial das Associações Micorrizicas para a Agricultura**. Belo Horizonte: EPAMIG, 1985, 36 p. Série Documentos, 26.