CINÉTICA DA ABSORÇÃO DE FÓSFORO E ESTADO NUTRICIONAL DO FEIJOEIRO SOB INFLUÊNCIA DE MICORRIZA VESÍCULO-ARBUSCULAR

ADRIANA PARADA DIAS DA SILVEIRA

Orientadora: Dra. Elke J.B.N. Cardoso

Tese Apresentada à Escola Superior de
Agricultura "Luiz de Queiroz", da Univer-
sidade de São Paulo, para Obtenção do
Título de Doutor em Agronomia, área de
Concentração: Solos e Nutrição de Plantas.

PIRACICABA

Estado de São Paulo - Brasil

Novembro - 1990

Ficha catalográfica preparada pela Seção de Livros da
Divisão de Biblioteca e Documentação - PCAP/USP

Silveira, Adriana Parada Dias

S587c Cinética de absorção de fósforo e estado nutri-
cional do feijoeiro sob influência de micorriza ve-
sículo-arbuscular. Piracicaba, 1990.
130p. ilus.

Tese - ESALQ
Bibliografia.

1. Feijão - Micorriza 2. Feijão - Nutrição 3. Fós-
foro em feijão - Absorção 4. Micorriza I. Escola Su-
perior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba.

CDD 635.652

CINÉTICA DA ABSORÇÃO DE FÓSFORO E ESTADO NUTRICIONAL DO
FEIJOEIRO SOB INFLUÊNCIA DE MICORRIZA VESÍCULO-ARBUSCULAR

ADRIANA PARADA DIAS DA SILVEIRA

Aprovada em: 13.12.1990

Comissão Julgadora:

Prof ^a . Dr ^a . Elke J.B. Nogueira Cardoso	ESALQ/USP
Dr ^a . Angela Maria Cangiani Furlani	IAC
Dr. Eli Sidney Lopes	IAC
Prof. Dr. Toshiashi Kinjo	ESALQ/USP
Prof. Dr. Takashi Muraoka	CENA/USP

Prof^a. Dr^a. Elke J.B.N. Cardoso
Orientadora

Aos meus avós,
Olga e Agostinho,
pelo exemplo de vida,

OFEREÇO.

Aos meus pais
e ao meu marido,

DEDICO.

AGRADECIMENTOS

A Prof^a. Elke Cardoso pela orientação, estímulo e amizade que têm sido demonstrados nesses dez anos de convivência.

Ao Departamento de Solos, Geologia e Fertilizantes da ESALQ, pela oportunidade de trabalho e pelos serviços prestados.

A FAPESP pela concessão de Bolsa de doutorado e subvencionamento do projeto de pesquisa realizado.

Ao Instituto de Botânica e Instituto Agrônomo pelas ~~fer~~ilidades concedidas para finalização deste trabalho.

Aos colegas da pós-graduação pela amizade, colaboração e sugestões, e em especial ao colega Valdemar Faquim, pela orientação e auxílio nos ensaios de cinética, e Edgar Moreira Brandão e Rosângela Navarro pelo companheirismo demonstrado.

Aos laboratoristas, Waldemir Martinelli, Denise L.C. Nescolotti e Fernando Baldesin, pelos auxílios prestados.

Ao Prof. Virgílio Nascimento F^o, da Seção de Radioisótopos do CENA, pelo auxílio no manuseio do material radioativo.

Ao Wanderley, meu marido, pela compreensão, estímulo e ajuda prestada.

A todos aqueles que de alguma forma contribuíram para realização deste trabalho.

SUMÁRIO

RESUMO.....	vi
SUMMARY.....	viii
1 - INTRODUÇÃO.....	1
2 - REVISÃO DA LITERATURA.....	4
2.1 - Fisiologia da absorção de nutrientes em Micorriza vesículo-arbuscular.....	4
2.2 - Cinética da Absorção de Fosfato.....	14
3 - MATERIAL E MÉTODOS.....	24
3.1 - Crescimento e Nutrição Mineral.....	24
3.1.1 - Descrição dos Experimentos.....	24
EXPERIMENTO I	24
EXPERIMENTO II.....	24
EXPERIMENTO III.....	25
3.1.2 - Material e Procedimentos Gerais.....	25
3.1.3.- Avaliação estatística.....	29
3.2 - Cinética da Absorção do Fosfato.....	29
4 - RESULTADOS.....	32
4.1 - EXPERIMENTO I.....	32
4.2 - EXPERIMENTO II.....	43
4.3 - EXPERIMENTO III.....	58
5 - DISCUSSÃO.....	72
5.1 - Cinética da Absorção de Fosfato.....	72
5.2 - Crescimento e Nutrição Mineral.....	83
6 - CONCLUSÕES.....	98
7 - LITERATURA CITADA.....	99
8 - APÊNDICE.....	125

**Cinética da Absorção de Fósforo e Estado
Nutricional do Feijoeiro sob Influência de
Micorriza Vesículo-arbuscular**

**Autora: Adriana P.D. Silveira
Orientadora: Elke J.B.M. Cardoso**

Resumo

Com o objetivo de estudar o efeito da micorrização do feijoeiro nos parâmetros cinéticos da absorção radicular de P (V_{max} , K_m , C_{min}), no influxo de P, no crescimento e nutrição mineral do feijoeiro conduziram-se três experimentos, em casa de vegetação e em laboratório. Foi empregado como substrato areia lavada e sílica moída, irrigado com solução nutritiva, sendo que todas as plantas foram inoculadas com uma suspensão de cultura de *Rhizobium leguminosarum* biovar phaseoli. No primeiro experimento, em esquema fatorial 2X3, empregou-se a cultivar IAC-Carioca, e compararam-se dois níveis de P (0,3 e 3,0 ppm), dois fungos micorrízicos vesículo-arbusculares, *Glomus etunicatum* e *Scutellospora heterogama* e uma testemunha (ausência de fungo micorrízico). No segundo, conduzido em esquema fatorial 2X4, empregaram-se duas cultivares, IAC-Carioca e Negro Argel, dois fungos, *Glomus etunicatum* e *Scutellospora heterogama*, e duas testemunhas com diferentes níveis de P adicionado: P₁-0,3 e P₂-3,0 ppm P. No terceiro experimento, foram avaliados dois estádios do ciclo da planta: início do florescimento (35 dias após semeadura, DAS) e enchimento das vagens (50 DAS), empregando-se a cultivar IAC-Carioca, colonizada pelo fungo *Glomus etunicatum*.

Por ocasião da colheita, procedeu-se ao

ensaio de cinética de absorção de P. Empregaram-se plantas inteiras e foi realizado pelo método de esgotamento do ^{32}P da solução nutritiva em função do tempo de absorção (curva de depleção), por um período de 12 horas.

Os resultados permitiram observar que:

- A micorrização do feijoeiro influenciou os parâmetros cinéticos da absorção radicular de P.

- As plantas micorrizadas, no menor nível de P (0,3 ppm) apresentaram maior $V_{\max}$ e influxo líquido e menor K_m e $C_{\min}$ do que as não micorrizadas, ocorrendo uma inversão nestes resultados com o aumento no nível de P (3,0 ppm), principalmente nas plantas em simbiose com *G. etunicatum*.

- As plantas colonizadas por *G. etunicatum*, em ambas as doses de P, as colonizadas por *S. heterogama* na maior dose de P apresentaram maior eficiência simbiótica e maiores índices de eficiência na utilização dos nutrientes.

- Houve relação entre o micotrofismo e os parâmetros cinéticos de absorção de P, sugerindo que a cinética de absorção pode ser empregada como critério de seleção de fungos eficientes.

- Maior influxo e $V_{\max}$, menor K_m e $C_{\min}$, além de maior crescimento e melhor estado nutricional foram observados nas plantas colonizadas por *G. etunicatum*, em ambas as cultivares.

- Nos dois estádios de desenvolvimento do feijoeiro, a micorrização causou aumento na $V_{\max}$ e diminuiu K_m , além de aumentar o influxo e influxo líquido por planta.

- O estabelecimento da micorriza pode causar alteração no estado nutricional da planta e nas relações entre os nutrientes, aumentando a eficiência de utilização dos nutrientes pela planta, em condições de baixa disponibilidade de P.

**Kinetics of Phosphorus Uptake and Nutrient
Status of Common Bean under Influence of
Vesicular -Arbuscular Mycorrhiza**

Author: Adriana P.D. Silveira

Adviser: Elke J.B.N. Cardoso

Summary

The effect of mycorrhiza on the kinetics parameters of ^{32}P uptake ($V_{\max}$, K_m , $C_{\min}$), P influx, growth and nutrient status of common bean plants was evaluated. Three experiments, performed under greenhouse and laboratory conditions, were conducted. All plants were inoculated with *Rhizobium leguminosarum* biovar *phaseoli* and grown in sand culture. The first experiment, in a factorial design 2×3 , was conducted with the cultivar IAC-Carioca and consisted of two P levels, 0.3 and 3.0 ppm, two mycorrhizal fungi, *Glomus etunicatum* and *Scutellospora heterogama*, and a control (without mycorrhizal fungi). The second experiment had a factorial design 2×4 and the treatments consisted of two bean cultivars, IAC Carioca and Negro Argel, two mycorrhizal fungi, *G. etunicatum* and *S. heterogama*, and controls fertilized with two P levels, P_1 - 0.3 ppm and P_2 - 3.0 ppm. In the third one, plants of cultivar IAC-Carioca colonized with *G. etunicatum* were harvested at two stages of plant cycle, 35 and 50 days after sowing.

^{32}P uptake was determined by measuring its depletion from nutrient solution, using intact plants,

From the results of the experiments, the following conclusions were drawn:

- The establishment of the mycorrhiza on bean plants affected the kinetics parameters of P uptake and P influx.

- Plants colonized with *G. etunicatum*, grown in the lower P level, presented higher V_{max} and Net influx, and lower K_m and C_{min} . Increasing the P level to the substrate, V_{max} decreased and K_m and C_{min} increased.

- There was correlation between mycotrofism and the kinetics parameters of P uptake, suggesting that it may be used as a criterion to select efficient fungi.

- The *G. etunicatum* - bean symbiosis, both cultivars, exhibited high V_{max} and P influx, low C_{min} and high root affinity for P (low K_m).

- The mycorrhiza improved plant growth and nutrient uptake only after 50 days from sowing, but mycorrhizal plants presented high V_{max} and low K_m at both plant stages.

- The establishment of mycorrhiza on bean plants altered the plant nutrient status, the relations between nutrients in the shoot and the efficiency of nutrient utilization.

1- INTRODUÇÃO

A absorção de nutrientes do solo pelas raízes depende do movimento de íons no solo e da capacidade absorptiva da raiz. Esta, por sua vez, é função da morfologia e fisiologia do sistema radicular que são diretamente influenciados pelos microrganismos da rizosfera, que podem estar tanto em contato superficial como dentro dos tecidos (BAREA e AZCON-AGUILAR, 1983). A maioria das leguminosas, como o feijoeiro, possui em suas raízes dois tipos de microrganismos simbióticos, bactérias fixadoras do N atmosférico e fungos micorrízicos, estabelecendo uma associação tríplice capaz de suprir as plantas principalmente quanto as suas exigências de N e P (MOSSE, 1981; HAYMAN, 1986).

Do ponto de vista nutricional, a grande importância das micorrizas vesículo-arbusculares (MVA) está, justamente, em aumentar a absorção de nutrientes como K, Ca, Mg e S (ROSS e HARPER, 1970; ROSS, 1971; GRAY e GERDEMANN, 1973; MOJALLALI e WEED, 1978; RHODES e GERDEMANN, 1978; SILVEIRA e CARDOSO, 1987b) e, em especial, os de baixa mobilidade, como Cu e Zn, com destaque ao P (GILMORE, 1971; LAMBERT et alii, 1979; CARDOSO, 1986; PACOVSKY, 1986; PACOVSKY et alii, 1986a,b; BELL et alii, 1989; LU e MILLER, 1989). Como consequência dessa melhora no estado nutricional da planta, vários trabalhos têm demonstrado que a micorrização de leguminosas tem promovido aumentos significativos na nodulação e fixação do N₂ (DAFT e EL-GIAHMI, 1974 e 1975; CARLING et alii, 1978; BETHLENFALVAY et alii, 1982a,b,c; PACOVSKY et alii, 1986c; FERREIRA, 1987; PAULA e SIQUEIRA, 1987; VEJSADOVA et alii, 1989), gerando incrementos consideráveis no crescimento da planta e na produção de grãos (ROSS e HARPER, 1970; SILVEIRA e CARDOSO, 1987a; FAQUIM, 1988).

O efeito benéfico da micorriza é mais

acentuado em condições de baixa disponibilidade de P no solo (MOSSE, 1973; SMITH et alii, 1981; SIQUEIRA e PAULA, 1986), como é o caso da grande maioria dos solos tropicais, caracterizados pela baixa fertilidade e alta acidez, nos quais um acentuado processo de fixação reduz ainda mais as formas disponíveis de P às plantas (BIELESKI, 1973). Isto evidencia a importância e mesmo a necessidade de haver um manejo adequado da cultura, visando estabelecer uma simbiose eficiente e que, portanto, permita redução na adubação fosfática e, ao mesmo tempo, aumento no aproveitamento do fosfato adicionado (LOPES et alii, 1983).

A despeito da constatação de que as plantas micorrizadas apresentam um maior acúmulo de P nos tecidos do que as não micorrizadas, muito pouco se conhece a respeito dos mecanismos envolvidos na absorção de P pela micorriza (COOPER, 1984). A hipótese mais aceita é que as hifas externas do microsimbionte agem como uma extensão do sistema radicular, promovendo uma superfície de absorção de nutrientes mais extensa e melhor distribuída, conferindo-lhe maior capacidade de exploração do solo para além da zona de depleção de P e maior absorção de íons (RHODES e GERDEMANN, 1975; TINKER, 1978; OWUSU-BENNOAH e MOSSE, 1979).

Alguns trabalhos envolvendo cinética de absorção radicular de P têm sido realizados para esclarecer se essa maior absorção ocorre em função de um aumento no número de sítios de absorção promovido pela hifa e/ou maior afinidade da hifa ou da raiz colonizada ao P. Os resultados, no entanto, parecem ser conflitantes: KARUNARATNE et alii (1986) e FAQUIM (1988) obtiveram aumento na absorção de P decorrente do maior número de sítios de absorção promovido pela hifa (maior V_{max}), enquanto CRESS et alii (1979) constataram que, em baixa concentração de P na solução, a absorção do elemento pela planta micorrizada estava associada a um menor valor de K_m , ou seja, maior afinidade das raízes colonizadas e/ou hifa ao P.

Assim, os objetivos desse trabalho foram

avaliar o efeito da associação micorrízica vesículo-arbuscular e de alguns aspectos que interferem no seu estabelecimento e desempenho, tais como o nível de P no substrato, combinação hospedeiro-fungo micorrízico e o estágio de desenvolvimento da planta, nos parâmetros cinéticos de absorção radicular de P , no crescimento e nutrição mineral do feijoeiro em simbiose com *Rhizobium*.

2 - REVISÃO DE LITERATURA

2.1 - Fisiologia da absorção de nutrientes em Micorriza vesículo-arbuscular

Das associações mutualísticas que se estabelecem nas plantas, as micorrizas vesículo-arbusculares (MVA) são as mais comuns, pois são encontradas nas riófitas e Pteridófitas bem como nas Gimnospermas e Angiospermas, sendo de ocorrência generalizada nos mais diversos habitats (MOSSE, 1981). São associações estabelecidas entre alguns fungos filamentosos do solo e raízes de plantas, caracterizadas, basicamente, por três componentes: as raízes do hospedeiro, as hifas do fungo que penetram inter e intracelularmente no córtex da raiz, nas quais pode haver a formação de estruturas típicas, denominadas arbúsculos e vesículas, e as hifas externas que se estendem além da rizosfera.

Embora os resultados da interação hospedeiro-fungo sejam, usualmente medidos em termos de crescimento da planta, a associação contribui para ambos os simbiossiontes. Segundo SMITH e GIANINAZZI-PEARSON (1988), dois aspectos contribuem para esse mutualismo: a persistência da fase biotrófica, que é uma consequência da compatibilidade fisiológica e estrutural entre os simbiossiontes, e a habilidade de ambos em favorecer a adequada nutrição da associação.

Segundo COOPER (1984), os experimentos de fisiologia envolvendo MVA são de difícil interpretação por cinco razões principais: 1- a falta de conhecimento sobre a fisiologia do fungo micorrízico, em decorrência da impossibilidade de cultivo axênico, faz com que as informações a seu respeito sejam obtidas indiretamente, sem considerar as diferenças fisiológicas existentes entre as estruturas externas e internas do fungo; 2- dificuldade na

distinção entre a resposta do hospedeiro ao estabelecimento da simbiose e de outros fatores decorrentes de um melhor suprimento de P; 3- o ajuste do nível de P adicionado ao substrato deve ser tal que permita às plantas não micorrizadas terem o mesmo tamanho, grau de desenvolvimento e teor de P que as plantas micorrizadas, possibilitando uma comparação direta entre elas (PACOVSKY et alii, 1986a); 4- em estudos, nos quais o objetivo é detectar as mudanças fisiológicas que ocorrem em função do estabelecimento e desenvolvimento da associação no decorrer do ciclo da planta, é necessário que os aspectos da biologia e fisiologia da infecção e colonização das raízes sejam considerados, pois diferem com o hospedeiro e o endófito (SANDERS et alii, 1977); 5- falta de informação sobre a quantidade de micélio metabolicamente ativo que deve ser alcançada para que a simbiose atinja seu máximo de eficiência.

A maioria dos trabalhos sobre a fisiologia de MVA está relacionada à absorção de P, já que, sem dúvida, o maior benefício da simbiose está em aumentar o teor deste elemento na planta. TINKER (1975) propôs algumas hipóteses para explicar os mecanismos de aumento na absorção de P, devido ao estabelecimento da micorriza. A mais aceita é que o fungo micorrízico, por um mecanismo físico, através do desenvolvimento do micélio externo, é capaz de explorar um maior volume de solo, aumentando, portanto, a superfície de absorção das raízes. Considerando-se que: 1- o P é um elemento de baixa mobilidade no solo (LEWIS e QUIRK, 1967), necessitando difundir pela solução do solo até atingir a raiz, 2- que as formas disponíveis de P no solo ocorrem em concentrações bastante reduzidas (RAIJ, 1981) e, que, 3- em consequência desses dois fatores, sua absorção pela planta gere o rápido aparecimento de uma região em torno das raízes e pelos radiculares, denominada de zona de depleção de P (CLARKSON, 1985), é fácil compreender que o crescimento das hifas externas, através e além da zona de depleção,

permite que atuem de forma mais eficiente que as raízes na absorção desse nutriente (HAYMAN, 1983).]

As hifas externas dos fungos micorrízicos podem atingir comprimentos relativamente grandes, quando comparados ao tamanho de um pelo radicular, alcançando até 7 cm de comprimento (RHODES e GERDEMANN, 1975). De acordo com ABBOTT e ROBSON (1985), em trevo subterrâneo ocorreu uma relação de 250-1400 cm de hifa por cm de raiz, sendo que essa razão depende da espécie fúngica.

Mudanças fisiológicas que ocorrem na planta micorrizada também devem estar envolvidas nos mecanismos responsáveis pelo aumento na absorção de P. Assim, raízes micorrizadas permanecem ativas por mais tempo (BOWEN et alii, 1975) e ainda possuem maior disponibilidade de energia metabólica para absorver P contra um gradiente de concentração de 1-10 μM de P no solo para 1-10 mM dentro da raiz (BIELESKI, 1973). Segundo TINKER (1975), o acúmulo de P no interior da hifa é de 2-4 mM.

Onde as taxas de absorção de P do solo por raízes não micorrizadas são limitadas pela lenta difusão do elemento, as taxas de absorção de raízes micorrizadas podem ser substancialmente elevadas, permitindo maior crescimento das plantas. Assim, soja não micorrizada foi mais dependente do teor de P disponível no solo do que a micorrizada (PACOVSKY e FULLER, 1986). BOLAN et alii (1983) observaram que plantas não micorrizadas não cresceram abaixo de um certo limiar de concentração de P no solo e mostraram um crescimento sigmóide, enquanto que as micorrizadas tiveram crescimento exponencial. Menor limiar de P no solo foi também constatado para plantas micorrizadas de *Centrosema pubescens* e *Paspalum notatum* (MOSSE et alii, 1973). Resultados semelhantes foram obtidos por FAQUIM (1988) que constatou uma redução de 62% na $C_{\min}$ alcançada por plantas de soja micorrizadas, e por SILVEIRA e CARDOSO (1990a) que também obtiveram menor $C_{\min}$ em soja colonizada por *Glomus macrocarpum*. Segundo PACOVSKY e FULLER (1986), a planta

micorrizada é capaz de absorver o P lábil do solo.

Essas alterações fisiológicas, que certamente influenciam a absorção iônica pela planta micorrizada, têm conduzido à realização de estudos de cinética de absorção de P, com a finalidade de determinar se o aumento da absorção é devido somente ao aumento da superfície de absorção dado pelo fungo (mecanismo físico) ou devido a uma maior afinidade dos sítios de absorção do íon (menor K_m) pelo fungo e/ou raiz colonizada, ou uma combinação de ambos.

CRESS et alii (1979), utilizando raiz destacada de tomateiro, observaram que em baixas concentrações de P na solução (1-20 μM), as raízes micorrizadas apresentaram menor K_m que as não micorrizadas, enquanto que V_{max} não diferiu. Concluíram que a maior contribuição das micorrizas no aumento da absorção de P foi devido a maior afinidade das raízes ao H_2PO_4^- . Entretanto, KARUNARATNE et alii (1986), empregando plantas inteiras de soja, constataram que as micorrizadas esgotaram o P da solução 3 vezes mais rápido e tiveram um efluxo aparente de P menor que as não micorrizadas. Observaram ainda, que a colonização das raízes não aumentou a afinidade pelo P, mas proporcionou maior V_{max} , ou seja, a maior absorção de P foi decorrência do aumento no número de sítios de absorção por unidade de área de raiz. FAQUIM (1988) obteve resultados semelhantes também em plantas inteiras de soja; observou que plantas micorrizadas apresentaram maior K_m e V_{max} que não micorrizadas e que as maiores diferenças entre elas ocorreram quando a soja foi cultivada com uma solução nutritiva diluída (1/5 da solução completa).

O emprego de ^{32}P nos estudos envolvendo MVA já foi realizado por GRAY e GERDEMANN (1969), HATTING et alii (1973), RHODES e GERDEMANN (1975), FERREIRA (1987), FAQUIM (1988), que também constataram um aumento na absorção de ^{32}P por plantas micorrizadas. A utilização de radioisótopos foi importante para demonstrar que tanto as plantas micorrizadas como as não micorrizadas extraem P do

mesmo reservatório no solo, ou seja, a micorriza não se utiliza de formas de P não disponíveis e parece não solubilizar fosfatos insolúveis (SANDERS e TINKER, 1971; HAYMAN e MOSSE, 1972a,b; POWELL, 1975; GIANINAZZI-PEARSON et alii, 1981; FERREIRA, 1987). O melhor aproveitamento de fosfatos insolúveis por plantas micorrizadas, observado por diversos autores e em várias culturas (MURDOC et alii, 1967; ROSS e GILLIAN, 1973; PAIRUNAM et alii, 1980; AZCON-AGUILAR et alii, 1986; CARDOSO, 1985 e 1986) pode ser atribuído ao maior contato físico das hifas com as partículas de fosfato, o que as tornam mais aptas a absorver os íons fosfatos, à medida que estes se dissociam quimicamente (HAYMAN, 1983). Também há que se considerar a presença de microrganismos da rizosfera solubilizadores de fosfatos que, atuando em conjunto com os fungos micorrízicos, promovem maior crescimento e absorção de P pela planta micorrizada (AZCON et alii, 1976; MANJUNATH et alii, 1981). Finalmente, já se observou que a atividade específica do ^{32}P nas plantas micorrizadas pode ser menor que nas não micorrizadas, indicando que a micorriza estaria absorvendo P de outras fontes que não o ^{32}P - lábil (OWUSU-BENNOAH e WILD, 1980). Isto ocorre devido a dissolução de fosfatos não lábeis, em decorrência de uma redução na concentração de Ca e P da solução, como consequência da maior e mais rápida absorção do P disponível, pela micorriza.

Recentemente, BOLAN et alii (1987) e JAYACHANDRAN et alii (1989) discutiram a hipótese da produção de sideróforo na micorrizosfera, seja pela própria micorriza, pelo fungo micorrízico ou ainda por algum outro microrganismo do solo. Isso poderia aumentar o P disponível em solos de pH baixo, o que seria, então, um dos mecanismos pelos quais as plantas micorrizadas teriam acesso a fontes de P não disponíveis às não micorrizadas. Além disso, a micorriza pode interagir com organofosfatos do solo e aumentar a mineralização destes compostos por hidrólise enzimática (JAYACHANDRAN et alii, 1990).

O influxo de P (taxa de absorção por unidade de comprimento ou peso de raiz) do solo para a raiz colonizada é maior do que o das raízes não colonizadas, sob as mesmas condições ambiente. Segundo SMITH (1980), uma das principais dificuldades na determinação do influxo é medir a real contribuição do fungo no processo de absorção, e, relacionar tal absorção com a porção da raiz colonizada e do micélio externo que realmente está ativa. SANDERS e TINKER (1973) constataram que nas raízes de cebola micorrizadas, o influxo de P foi 18.10^{-4} moles.cm⁻¹.s⁻¹, ou seja, 6 vezes maior que o obtido nas raízes não micorrizadas. Em trevo, HALE e SANDERS (1982) comprovaram que o influxo de P ocorre devido a atividade do fungo e SMITH (1982) constataram que o influxo de P nas plantas micorrizadas foi superior ao das não micorrizadas, em todos os níveis de P adicionado. Em soja, FAQUIM (1988) observou que a micorrização promoveu um aumento no influxo líquido de P por grama de raiz fresca por hora, KARUNARATNE et alii (1986) obtiveram maior influxo líquido por área de raiz e, SILVEIRA e CARDOSO (1990b) observaram um aumento no influxo de P, mesmo com adição de Al ao substrato. JAKOBSEN (1986) constatou, em ervilha, que o influxo de P pela hifa foi de $6.3.10^{-4}$ moles.cm⁻¹ de raiz infectada.

Além do P, outros nutrientes, principalmente os de baixa mobilidade no solo, são mais absorvidos pela planta micorrizada. Maior absorção de Zn por micorrizas estabelecidas em feijão (McILVEEN et alii, 1975; KUCEY e JANZEN, 1987), soja (PACOVSKY, 1986), milho, trigo e batata (SWAMINATHAN e VERMA, 1979; THOMPSON, 1990), frutíferas (GILMORE, 1971; LAMBERT et alii, 1979), amendoim (BELL et alii, 1989) tem sido relatada. O S, fornecido em solução nutritiva, também foi mais absorvido por plantas micorrizadas de milho e trevo (GRAY e GERDEMANN, 1973). COOPER e TINKER (1978) demonstraram que o Zn e o S, assim como o P, são absorvidos e translocados pela hifa externa, sendo que a proporção de fluxo foi de 50:8:1 para ³²P, ³⁴S e

^{65}Zn , respectivamente. O Ca também pode ser translocado para a planta via hifa, conforme observado por RHODES e GERDEMANN (1978). Maior absorção de Cu pela micorriza já foi constatado em soja (PACOVSKY et alii, 1986a,b; CARDOSO, 1986; FAQUIM, 1988) e frutíferas (TIMMER e LEYDEN, 1978). Com relação ao Mg e K, a literatura tem mostrado resultados bastante variáveis, conforme revisado por CARDOSO (1986). Outros elementos, como Cs (McGRAW et alii, 1979), brometo e cloreto (BUWALDA et alii, 1983; GRAHAM e SYVERTSEN, 1989), Sr (JACKSON et alii, 1973) foram também mais absorvidos por plantas micorrizadas.

PACOVSKY (1986) observou interações complexas entre o P e a absorção de micronutrientes, concordando com LAMBERT et alii (1979) e LAMBAIS (1987). O aumento da concentração de micronutrientes em plantas micorrizadas pode ser devido à retenção de nutrientes nos órgãos de armazenamento do fungo. Nesse aspecto, pouco é conhecido sobre os mecanismos de exclusão seletiva dos elementos por fungos micorrízicos (HAYMAN, 1982), sendo que uma das vantagens adaptativas de tais fungos é a de evitar a toxicidade por metais pesados (HAYMAN, 1983). Isto tem sido observado para Al (MALUF et alii, 1988; MELO et alii, 1987) e Mn (CARDOSO, 1986; LAMBAIS, 1987; PACOVSKY, 1986; PACOVSKY et alii, 1986a,b; BETHLENFALVAY e FRANSON, 1989; ARINES et alii, 1989), cujos teores foram reduzidos em plantas micorrizadas, sugerindo ser um possível mecanismo de defesa para a planta.

Recentemente, empregando-se técnicas de diluição isotópica (^{15}N), constatou-se que o N também é absorvido e translocado pela hifa de fungo micorrízico VA (AMES et alii, 1983 e 1984; SMITH et alii, 1986; BAREA et alii, 1987).

Segundo BAREA e AZCON-AGUILAR (1983), há mais de um século se constatou que no sistema radicular de leguminosas se estabelece, com frequência, uma associação simbiótica tríplice, devido a presença de fungos

micorrízicos e bactérias fixadoras de N_2 . Inúmeros são os trabalhos realizados com a finalidade de demonstrar a relação existente entre o desenvolvimento e a produção de uma leguminosa, o estabelecimento da micorriza e o aumento na eficiência da fixação biológica do N_2 , como pode ser constatado na revisão de HAYMAN (1986). Observações como aumento no crescimento da planta, no número e peso de nódulos, na taxa de redução de acetileno, na atividade da nitrogenase, no teor de leghemoglobina e conteúdo de proteína nos grãos decorrentes da micorrização foram feitas, entre outros, por DAFT e EL-GIAHMI (1974), SILVEIRA e CARDOSO (1987a,b), FERREIRA (1987) em feijão; CARLING et alii (1978), ASIMI et alii (1980), GANRY et alii (1982), HALOS et alii (1982), BETHLENFALVAY et alii (1982a,b,c), CARDOSO (1986), FAQUIM (1988), VEJSADOVA et alii (1989) em soja; DAFT e EL-GIAHMI (1975), BAREA et alii (1980) em *Medicago sativa*; DAFT e EL-GIAHMI (1976) em amendoim; BONETTI (1984) em siratro; MANJUNATH et alii (1984) em leucena e por EL-HASSANIN e LIND (1985) em *Vicia faba*.

A eficiência da fixação do N_2 por rizóbio pode ser aumentada pelo estabelecimento de uma associação micorrízica eficiente. GANRY et alii (1985), utilizando ^{15}N , mostraram que soja nodulada e micorrizada por *Glomus mosseae* foi capaz de fixar 75% de N a mais que a soja só nodulada. Em trevo, SCHOENEBERGER et alii (1989a,b) também demonstraram que o N derivado da atmosfera é aumentado na presença da dupla simbiose.

Em leguminosas duplamente infectadas por rizóbio e fungo micorrízico, acredita-se que o aumento na fixação do N seja a resultante do fornecimento de P extra pelo fungo (BETHLENFALVAY e YODER, 1981), pois esse nutriente é limitante ao desenvolvimento da leguminosa (LEME ROCHA, 1971) além de imprescindível à nodulação e ao processo de fixação (DEMETRIO et alii, 1972; FRANCO, 1978). Esse efeito indireto da micorriza tem sido constatado por DAFT e EL-GIAHMI (1974), CARLING et alii (1978), CARDOSO

(1986), que simularam o efeito do fungo, empregando fosfato solúvel. Aumento na absorção de nutrientes como Cu, Zn, S, Mo e outros também favorece a nodulação e fixação (PACOVSKY et alii, 1986b; SMITH et alii, 1979), pois são requeridos pelas plantas em maiores quantidades, quando o processo da fixação está ativo (LOPES et alii, 1983).

Alguns resultados, entretanto, têm sugerido que a micorrização pode causar efeitos secundários que favoreçam a nodulação e fixação do N₂, como também o desenvolvimento da planta. Segundo MOSSE (1973), pode haver alteração na permeabilidade da raiz e na produção de exsudatos, afetando o ambiente rizosférico de modo a torná-lo mais adequado ao estabelecimento do rizóbio. Resultados de SMITH e DAFT (1977) e SMITH et alii (1979) indicaram que a inoculação de alfafa e trevo com fungos micorrízicos aumentou a nodulação e atividade da nitrogenase, não ocorrendo, entretanto, correlação deste aumento na atividade da enzima com o teor de P no nódulo, indicando que outros nutrientes e/ou mecanismos estejam envolvidos. GODSE et alii (1978), comparando plantas de *Vigna unguiculata* de mesmo peso e proporção raiz:parte aérea, observaram que as micorrizadas tinham maior conteúdo de P na raiz, nodulação e atividade da nitrogenase, que as não micorrizadas. Resultados semelhantes foram obtidos por PACOVSKY e FULLER (1986) em soja, empregando plantas adubadas com fosfato como testemunha. Em *Lotus pedunculatus*, a colonização por *Gigaspora margarita* beneficiou o crescimento da planta, mas esse efeito não foi devido a maior absorção de P (SCHOENEGER et alii, 1989b).

De acordo com BAREA e AZCON-AGUILAR (1982) esses efeitos não nutricionais da MVA poderiam estar envolvidos com a produção de reguladores de crescimento, como constatado por ALLEN et alii (1980 e 1982), que observaram maior produção de citocininas e substâncias semelhantes a giberelinas e ácido abscísico em *Bouteloua gracilis* micorrizada. Isso, portanto, promoveria mudanças

fisiológicas e morfológicas no hospedeiro, que favoreceriam tanto o estabelecimento como o desempenho da simbiose.

Outras alterações bioquímicas oriundas da micorrização também já foram constatadas. O incremento no teor ou aparecimento de ácidos graxos, lipídeos e fitosteróis específicos de plantas micorrizadas foram relatados por HO (1977), COOPER e LOSEL (1978), NAGY et alii (1980), NORDBY et alii (1981), PACOVSKY e FULLER (1988) e SELVARAJ e SUBRAMANIAN (1990). Além disso, a composição de amino ácidos e proteínas em citros (NEMEC e MEREDITH, 1981), soja (PACOVSKY, 1989), alho e trigo (HEPPER et alii, 1986) micorrizados, é qualitativa e quantitativamente diferente de plantas não micorrizadas, mas similares no estágio de desenvolvimento e acúmulo de matéria seca.

A micorrização ainda pode induzir alterações anatômicas e histoquímicas em folhas devido ao aumento do tecido vascular da planta, as quais acarretariam mudanças na fisiologia da translocação de água e de nutrientes (KRISHNA et alii, 1981). Vários processos podem estar envolvidos: diminuição na resistência ao transporte de água, atribuído pelo melhor estado nutricional da planta micorrizada (SAFIR et alii, 1972); maior eficiência na utilização da água absorvida e, portanto, resistência ao estresse hídrico (SIEVERDING, 1981); maior taxa de transpiração e diminuição da resistência das folhas à difusão do vapor de água com aumento na condutividade hidráulica das raízes micorrizadas (ALLEN et alii, 1981; HARDIE e LEYTON, 1981); maior resistência à seca, devido regulação da abertura estomatal (ALLEN e BOOSALIS, 1983).

A micorriza influenciando a rizosfera da planta pode, portanto, alterar significativamente a sua fisiologia, e assim, mudar aspectos de seu desenvolvimento. A ocorrência de alteração no balanço hormonal, variação no estado nutricional, na permeabilidade das membranas e nos constituintes químicos dos tecidos levam a um aumento na taxa fotossintética e na eficiência da alocação de C na

planta, trazendo como consequência mudanças na sua capacidade de suportar condições ambientes de estresse (LINDERMAN, 1990).

Os estudos da fisiologia da associação, nos mais diversos aspectos, tem, portanto, como objetivo buscar o esclarecimento sobre os mecanismos pelos quais o estabelecimento da simbiose favorece o desenvolvimento e produção da planta, principalmente em condições sub-ótimas de P disponível no substrato. Por sua vez, esse conhecimento tem como fim gerar aumentos de produtividade, também pelo manejo adequado da microbiota do solo. No caso das leguminosas, uma maior e mais efetiva interação entre as bactérias fixadoras do N_2 e os fungos micorrízicos poderia significar maior fornecimento de N à planta por P adicionado, resultando, assim, em melhor aproveitamento das adubações fosfáticas.

2.2 - CINÉTICA DA ABSORÇÃO IÔNICA

A taxa de absorção de uma espécie iônica depende da concentração desse íon na solução, sendo que essa relação não é linear, mas segue uma curva assintótica similar à cinética enzimática descrita por Michaelis-Menten e que supõe a existência de um carregador que transporta o íon através da membrana (EPSTEIN e HAGEN, 1952). Assim, a velocidade de absorção de um determinado íon aumenta rapidamente com o aumento na concentração externa deste íon, quando esta ainda é baixa; à medida que a concentração aumenta os incrementos na velocidade de absorção diminuem, chegando a zero nas concentrações mais altas, daí a denominação de cinética de saturação (EPSTEIN, 1975). A hipérbole equilátera que descreve o processo é expressa matematicamente como: $V = \frac{V_{max} \cdot C}{K_m + C}$. V representa a

... velocidade, taxa de absorção ou influxo (I) e diz respeito à velocidade de transporte do íon por meio de um carregador, e, depende de dois fatores: capacidade e intensidade. $V_{\max}$ é a taxa máxima de absorção e representa o fator capacidade, pois é atingida quando todos os sítios carregadores estão ocupados pelo íon; é o produto da concentração total dos sítios carregadores presentes e a velocidade de renovação dos mesmos carregadores dentro da membrana (EPSTEIN, 1975). O K_m é a constante de dissociação do complexo íon-carregador, representando o fator de intensidade, o qual reflete a fração dos sítios do carregador que está sendo ocupada pelo íon, em uma determinada concentração externa deste íon; é denominado constante de Michaelis-Menten, e seu valor corresponde à concentração do íon na qual se obtém a metade da velocidade máxima de absorção. Quanto menor o valor de K_m , ou seja, menor a concentração do íon que fornece metade de $V_{\max}$, tanto maior a afinidade dos sítios do carregador pelo íon. De acordo com Fried e Broeshart (1967) citado por JUNGK e BARBER (1975), os valores de K_m estão entre 1 e 6 μM , quando a concentração de P na solução é baixa. A estimativa do K_m em um experimento de absorção iônica depende das condições ambientes da raiz, incluindo força iônica da solução (LEE, 1982). C é a concentração do íon em solução, na superfície da raiz.

Quando as raízes estão em solução nutritiva, os íons podem se mover para dentro ou fora da raiz, descrevendo um movimento de influxo - da solução externa para dentro da raiz ou efluxo - de dentro da raiz para a solução externa, sendo que esse movimento é expresso em taxa ou velocidade de influxo (I) ou efluxo (E) por unidade de comprimento, área ou peso de raiz. A diferença entre o

influxo e o efluxo fornece o influxo líquido, o qual iguala-se a zero, quando se alcança uma determinada concentração do íon na solução, chamada de concentração mínima, C_{min} , na qual $I = E$ (CLAASSEN e BARBER, 1974). Assim :

$$\text{Influxo líquido} = \frac{V_{max} \cdot C}{K_m + C} - E.$$

Estes autores consideram que a absorção de nutrientes, como P, K e outros, é um mecanismo ativo que opera contra um gradiente eletroquímico e, portanto o efluxo, que opera na direção oposta, deve ser passivo e constante, apesar de não ser medido diretamente (ROVIRA, 1969).

Levando em consideração o valor da C_{min} , Barber (1979) citado por MENGEL e KIRKBY (1987) propôs a seguinte equação para estimativa do influxo líquido:

$$\text{Influxo líquido} = \frac{V_{max} (C - C_{min})}{K_m + (C - C_{min})}$$

A C_{min} é geralmente baixa (menor que 5 μM) e depende das condições metabólicas da planta, podendo estar relacionada à desnutrição da planta em P, a qual, em uma condição de baixa concentração do íon na solução, desenvolveria maior capacidade de absorção de P (JUNGK e BARBER, 1975). Um valor baixo de C_{min} caracteriza a capacidade da planta em manter a concentração do íon extremamente baixa na zona da raiz (CANAL e MIELNICZUK, 1983). Isso é particularmente importante para plantas de cerrado, onde a disponibilidade de P é bastante reduzida.

A V_{max} não é uma constante, e como foi demonstrado por CLAASSEN e BARBER (1976) para o K, depende do teor do elemento na planta, ou seja, quanto maior o teor, menor é o valor de V_{max} . No caso do P, JUNGK e BARBER (1974) demonstraram que o influxo do elemento, bem como sua demanda pela planta foram aumentados com a redução do sistema radicular. Essas observações ressaltam a importância de se empregar plantas inteiras e não raízes destacadas no estudo da cinética de absorção iônica radicular, já que o transporte entre parte aérea e raiz coordena a atividade da

raiz com a demanda da parte aérea, sendo que este controle deve ser hormonal (CLARKSON e HANSON, 1980).

A idade da planta ou o seu estágio de desenvolvimento pode afetar a relação entre a demanda de P pela planta e o influxo de P. WARNCKE e BARBER (1974) mostraram que o influxo de P (taxa de absorção por metro de raiz) em raiz de milho foi maior em plantas novas. JUNGK e BARBER (1975), também em milho, constataram que, enquanto o valor de K_m foi pouco alterado, V_{max} decresceu com idade da planta (atingiu maior valor em plantas com 28 dias), provavelmente, porque a taxa de absorção diminui em raízes velhas (BAR-YOSEF e KAFKAFI, 1971), ou seja, raízes com mais de 7 dias. O efluxo de P das raízes, a C_{min} e o influxo líquido também diminuíram com a idade da planta. A razão para diminuição do E pode ser devida ao fato de que com o envelhecimento, as raízes passam a perder pouco P ou há uma redução no conteúdo de P na raiz ou ainda pode haver uma redução no influxo. Estes autores ainda constataram que uma redução no sistema radicular não aumentou a absorção por unidade de raiz.

EDWARDS e BARBER (1976) constataram que os parâmetros cinéticos da absorção de P por raiz de soja são influenciados pela idade da planta e pelo desbaste da raiz, de forma diferente do observado por JUNGK e BARBER (1975) em milho, sugerindo que o manejo de aplicação de fosfato, visando maior eficiência de uso do fertilizante, deve diferir para cada cultura. Assim, os autores observaram que com o envelhecimento houve diminuição na V_{max} e influxo líquido e aumento nos valores de K_m e C_{min} , enquanto o E não se alterou. Isso significa que as plantas mais velhas foram menos eficientes em absorver P e não puderam reduzi-lo na solução a níveis tão baixos quanto as plantas jovens. O fizeram, ou seja, maior concentração de P na solução seria necessária para que as plantas velhas tivessem a mesma taxa de absorção de P que as mais jovens. O desbaste das raízes aumentou V_{max} e o influxo líquido nas plantas com até 46

dias, sendo que a absorção de P por planta, K_m e E não se alteraram. Uma diminuição no influxo líquido, de até 5 vezes, foi observado por Barber (1974) citado por EDWARDS e BARBER (1976), quando as plantas passaram de 8 para 18 dias.

Por outro lado, DREW et alii (1984) não constatarem diminuição na V_{max} em plantas de cevada mais velhas, sendo que em condições de deficiência de P, estas apresentaram maior incremento em V_{max} do que as plantas mais jovens. Segundo os autores, isso pode indicar que o sistema radicular como um todo mantém seu potencial de transporte de P a uma taxa elevada, apesar das mudanças anatômicas e fisiológicas que acompanham o envelhecimento.

As plantas que se desenvolvem com um fornecimento mínimo de nutrientes minerais, ou seja, em condições de deficiência, posteriormente absorvem mais rapidamente e em maior quantidade os nutrientes, do que as plantas que cresceram sob um fornecimento contínuo e adequado de sais minerais, (Broyer e Hoagland, 1943 citado por LEE, 1982). Segundo EDWARDS e BARBER (1976), possivelmente, as plantas deficientes em P desenvolvam um mecanismo mais eficiente de absorção do nutriente do que as plantas bem supridas em P.

Em cevada, LEE (1982) observou que V_{max} foi fortemente influenciada pelo nível de fornecimento do nutriente durante o crescimento da planta, a qual foi duas vezes maior em plantas deficientes em P, enquanto o valor de K_m , apesar de menor nas plantas deficientes, mostrou-se menos suscetível de alteração. Já CARTWRIGHT (1972) constatarem que a deficiência de P não alterou o valor de V_{max} , enquanto que o K_m diminuiu três vezes em relação às plantas bem supridas. DREW et alii (1984) observaram que diminuição no fornecimento de P para plantas de cevada ocasionou um incremento de quatro vezes no I_{max} , sem, entretanto, ocorrer alteração no K_m , que permaneceu entre 5 e 7 μM . Em milho, ANGHINONI e BARBER (1980) também observaram aumento de V_{max} mas não alteração do K_m , em

plantas deficientes em P. Já em tomateiro, ambos, V_{max} e K_m , aumentaram em raízes deficientes em P (Jungk, 1974 citado por DREW et alii, 1984). De acordo com McLACHLAN et alii (1987), tanto em trigo como trevo, as plantas deficientes em P tiveram maiores taxas iniciais de absorção e menor K_m do que as bem supridas, ocorrendo diferenças significativas entre as cultivares.

DREW e SAKER (1984) constataram que diferença na absorção entre plantas deficientes e bem supridas também ocorre se o sistema radicular da planta for segmentado, ou seja, o segmento do sistema radicular, que recebe um baixo suprimento do íon, apresenta um incremento compensatório na absorção deste íon. Segundo Nye e Tinker (1978) citado por DREW et alii (1984), tais mudanças, induzidas por estresse, na habilidade das raízes em absorver íons pode ser de grande importância ecológica, pois modifica, efetivamente, o modo como as raízes aproveitam os nutrientes do solo.

Considerando-se a hipótese do carregador, mudanças na V_{max} podem indicar alterações na concentração de carregadores a nível de plasmalema, ou seja, aumento ou diminuição no número de sítios ativos transportadores de um determinado íon, ou, variação no número de giros do carregador. Isso ocorreria devido a diferença na taxa de síntese e quebra de tais sítios, ocasionando mudanças na capacidade de transporte máximo na raiz. Alterações no valor do K_m , havendo ou não mudanças na V_{max} , podem indicar o desenvolvimento de um outro tipo de sítio de transporte, com uma diferente afinidade pelo íon, envolvendo, portanto, biossíntese (LEE, 1982; DREW et alii, 1984), ou regulação alostérica da afinidade da molécula do carregador já existente, devido a presença de um modulador na célula (JENSEN e PETERSON, 1978). Segundo LEE (1982), o controle alostérico envolve somente mudanças conformacionais dos sítios de transporte já existentes, sendo difícil distinguir entre a regulação alostérica e as mudanças no número e/ou estrutura dos sítios de transporte.

A natureza do modulador, que eventualmente controle a absorção iônica, é desconhecida, havendo evidências de que formas inorgânicas dos principais nutrientes estejam envolvidas. NASSERY (1971) constatou que a concentração de P inorgânico variou muito mais do que a de P orgânico, quando ocorreram mudanças na concentração externa de P. Ainda, LEFEBVRE e GLASS (1982) observaram que, em cevada deficiente em P, a taxa de absorção de P diminuiu com o acúmulo de P inorgânico na célula, o qual, possivelmente, tenha atuado como um modulador alostérico. Entretanto, DREW et alii (1984) não identificaram nenhuma concentração endógena de P que pudesse induzir alguma mudança nos parâmetros cinéticos. O mesmo foi constatado por DREW e SAKER (1984), que observaram um grande estímulo na absorção e transporte de P em cevada, após um período de deficiência deste nutriente, sem entretanto ocorrer mudança na concentração do íon dentro da raiz. Esses autores sugerem que, nesse caso, o controle da absorção e transporte do íon não tenha ocorrido por um processo alostérico regulado pela concentração interna do íon na raiz, mas sim, por um outro mecanismo. O influxo seria, então, regulado pelo efluxo do íon no xilema, talvez controlado pela concentração do íon que é reciclado no floema, da parte aérea para a raiz.

Segundo CASTELLS et alii (1985), a determinação dos parâmetros cinéticos de absorção iônica tem sido realizada visando caracterizar a eficiência diferencial das plantas quanto à absorção de nutrientes, facilitar a caracterização de variedades de uma mesma cultura quanto à tolerância ao Al tóxico e, obter informações que permitam a formulação de modelos que simulem a absorção de nutrientes, para esclarecimento sobre os mecanismos envolvidos no processo. Portanto, o estudo da cinética de absorção iônica pode ser encarado como um instrumento de trabalho para o melhorista de planta e o fisiologista vegetal.

As plantas, não só a nível de espécie como também de cultivar, diferem nas características de absorção

de um dado íon, em função da variação na morfologia da raiz, como também nos mecanismos de absorção do íon (BALIGAR e BARBER, 1979; CLARK, 1983). BALIGAR (1985) comparou os parâmetros cinéticos de absorção de Ca, Mg, Na e P em plantas inteiras de milho e cebola, e constatou que cebola apresentou maior afinidade ao Ca, Mg e Na e maior eficiência na absorção desses nutrientes, enquanto o milho teve maior I_{max} , menor K_m e C_{min} do que a cebola, em relação ao P. Da mesma forma, EDWARDS e BARBER (1976) discutem que comparando-se plantas de mesma idade, o milho apresentou um influxo de P cinco vezes maior que a soja, além da capacidade de absorver P mais rapidamente, em um curto intervalo de tempo.

Variações nos parâmetros cinéticos de absorção de P já foram observados em diferentes genótipos de milho (NIELSEN e BARBER, 1978; SCHENK e BARBER, 1979; BALIGAR e BARBER, 1979; ANGHINONI et alii, 1989), de trigo e trevo (McLACHLAN et alii, 1987), de soja (VILELA e ANGHINONI, 1984; CASTELLS, 1984) e de arroz (FURLANI, 1988; ANGHINONI et alii, 1989).

Idealmente, uma planta eficiente na utilização de P seria aquela que tivesse uma alta taxa inicial de absorção de P, que fosse mantida pela alta afinidade das raízes ao P, ou seja, apresentasse baixo K_m e atingisse uma concentração mínima baixa, indicando que a planta foi capaz de extrair o máximo possível do P da solução (NIELSEN e BARBER, 1978; McLACHLAN et alii, 1987). Entretanto, os resultados têm mostrado que há grande dificuldade em se obter uma planta com todas as características desejáveis, em relação à absorção de nutrientes. Além disso, segundo FURLANI (1988), o emprego da cinética de absorção de nutrientes como parâmetro de seleção de plantas ainda necessita de maiores informações quanto à reprodutibilidade dos resultados. Essa autora, trabalhando com diferentes genótipos de arroz, concluiu que os valores de V_{max} foram os melhores indicadores da

capacidade diferencial das plantas na absorção de P, podendo ser usado como critério de seleção; NIELSEN e BARBER (1978) e SCHENK e BARBER (1979) em milho, observaram que os genótipos com maior V_{max} no ensaio em solução nutritiva, também foram aqueles que absorveram mais P em condições de campo.

O efeito de tratamentos que possam interferir na morfologia do sistema radicular devem ser levados em consideração, pois, conforme constatado por CANAL e MIELNICZUK (1983), o efeito negativo do Al, por exemplo, sobre a absorção de K não alterou diretamente os parâmetros cinéticos, mas inibiu o crescimento radicular (causou o engrossamento da raiz, aumentando a área de absorção por unidade de comprimento), de tal maneira que houve diferença no V_{max} , quando expressa por unidade de comprimento de raiz, enquanto que em relação ao volume de raiz, a velocidade de absorção não diferiu para as plantas cultivadas ou não com Al. RUSSELL e SANDERSON (1967) também observaram que a taxa de absorção de P foi mais relacionada com o volume radicular do que com área superficial, sugerindo que o peso da matéria fresca pode ser usado para expressá-la. Segundo SCHENK e BARBER (1979), a morfologia da raiz de milho variou com o tipo de solo e influenciou a absorção de P, a qual apresentou estreita correlação com a superfície e o comprimento da raiz. A densidade do solo, tipo de matéria orgânica, pH e grau de agregação do solo podem afetar o desenvolvimento do sistema radicular e portanto, alterar o influxo de P.

Com base nas características morfológicas e fisiológicas das raízes e nas características de solo, Barber e Cushman, 1981 citados por SILVA e MAGALHAES (1989), desenvolveram um modelo matemático, modelo de Cushman-Barber, que permitindo estimar a absorção de nutrientes e os parâmetros que mais a influenciam, conduzem ao conhecimento das características da planta e do solo mais limitantes e que, portanto, precisam ser modificadas a fim de aumentar a

absorção de nutrientes pela planta. Assim, esses autores observaram que a área superficial da raiz teve grande efeito na absorção de P pelo tomateiro, em ambos os solos empregados, sendo que a absorção estimada pelo modelo e a observada experimentalmente foram bem próximas. Essa mesma observação já tinha sido feita por SCHENK e BARBER (1979), em milho, os quais constataram correlação entre a absorção estimada de P, pelo modelo de simulação de Claassen e Barber, e a observada empregando-se solo, havendo uma superestimativa de 9% no primeiro método, porque esse não considera a competição pelo P entre as raízes.

O conhecimento sobre os parâmetros cinéticos da absorção de íons e dos caracteres morfológicos das raízes, ambos geneticamente controlados, podem ainda fornecer subsídios para programas de melhoramento que visem a obtenção de cultivares tolerantes a elementos tóxicos, principalmente Al, cuja presença interfere na absorção de outros íons (VILELA e ANGHINONI, 1984; VALE et alii, 1984a,b; CANAL e MIELNICZUK, 1983; CASTELLS, 1984; ZHANG e TAYLOR, 1989).

3- MATERIAL E MÉTODOS

O presente estudo foi desenvolvido no Departamento de Solos, Geologia e Fertilizantes da ESALQ, Piracicaba, e conduzido em casa de vegetação e no laboratório. Constou de três experimentos, divididos em duas partes: avaliação do crescimento e nutrição mineral das plantas e estudo da cinética da absorção de fosfato.

3.1- Crescimento e nutrição mineral

3.1.1- Descrição dos experimentos

EXPERIMENTO I

Teve como objetivo avaliar o efeito da micorriza e do nível de P adicionado, nos parâmetros cinéticos da absorção radicular do P e desenvolvimento do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.), cultivar IAC-Carioca. Arranjado em esquema fatorial 2X3 e conduzido em delineamento inteiramente casualizado, com dez repetições, empregaram-se dois níveis de P ao substrato (0.3 e 3.0 ppm P), dois fungos micorrízicos vesículo-arbusculares (FMVA), *Glomus etunicatum* Becker & Gerdemann e *Scutellospora heterogama* (Nicol. & Gerd.) Gerd. & Trappe e uma testemunha (ausência de FMVA), totalizando seis tratamentos. Foi conduzido no período de janeiro a fevereiro de 1987 e avaliado aos 30 dias após semeadura.

EXPERIMENTO II

O objetivo foi estudar como as simbioses estabelecidas por diferentes fungos e cultivares de feijão influenciam os parâmetros cinéticos da absorção de P e a

possibilidade de relacionar tais parâmetros com o grau de eficiência da simbiose, além de avaliar o efeito da micorrização no desenvolvimento e nutrição mineral da planta. Foi conduzido em esquema fatorial 2X4, em delineamento inteiramente casualizado, com dez repetições, empregando-se duas cultivares, IAC-Carioca e Negro Argel, e dois FMVAs, *Glomus etunicatum* e *Scutellospora heterogama*, e duas testemunhas (ausência de FMVA) com diferentes níveis de P adicionado, 0.3 e 3.0 ppm P, totalizando oito tratamentos. As plantas foram colhidas aos 40 dias após semeadura, sendo que este experimento foi conduzido no período de março a maio de 1987.

EXPERIMENTO III

Teve como objetivo estudar os parâmetros cinéticos de absorção radicular de P pela micorriza estabelecida em feijoeiro, cultivar IAC-Carioca, bem como seu desenvolvimento e aspectos nutricionais, considerando-se duas épocas do ciclo da planta: início do florescimento (35 dias após semeadura) e enchimento das vagens (50 dias após semeadura). O experimento instalado em delineamento inteiramente casualizado com dez repetições, em esquema fatorial 3X2, constou do emprego do FMVA *Glomus etunicatum* e duas testemunhas, uma em que as plantas receberam 0.3 ppm P e outra 3.0 ppm P e da colheita das plantas em duas épocas, totalizando seis tratamentos. Foi conduzido de abril a junho de 1987.

3.1.2- Material e procedimentos gerais

No experimento I foi utilizado como substrato areia lavada média - fina, sílica moída e solo (Areia Quartzosa da série Paredão Vermelho), na proporção de 8:1:1, com a seguinte análise química: pH em CaCl₂- 5.6; MO%- 0.28; P resina - 3.7 ppm; K⁺ - 0.03, Ca²⁺ - 0.40, Mg²⁺ - 0.1 e

$H^+ + Al^{3+}$ - 0.87 meq/100 cm^3 . Nos demais experimentos foi empregado como substrato areia lavada média-fina e sílica moída (9:1). A sílica foi lavada com água corrente e autoclavada a 121°C por 1.5 hora. A areia previamente lavada com água corrente e o solo foram esterilizados com vapor fluente por 2 horas, em 3 dias consecutivos.

Foram utilizados vasos de barro de 3 kg no experimento I e de plástico de 2.5 kg nos demais, previamente lavados e desinfestados com lisoforme. Revestiu-se o vaso internamente com saco plástico para facilitar a remoção da planta inteira e a transferência para a solução nutritiva, sem danificar o sistema radicular. Na parte inferior do vaso foi posta uma camada de 2 cm de pedra britada, tamanho médio, lavada com água corrente e esterilizada a 121°C por 1.5 hora, para facilitar a drenagem da solução.

O inóculo de FMVA, obtido em vasos - estoque com milho, foi espalhado em toda superfície do vaso a 5 cm de profundidade, e constou de pedaços de raiz infectada, hifas e aproximadamente 2000 esporos. A testemunha recebeu 50 ml de solo do vaso - estoque testemunha, contendo pedaços de raiz de milho mas ausência de propágulos de fungo micorrízico.

As sementes utilizadas, provenientes do banco de germoplasma da Seção de Leguminosas do IAC, Campinas, SP, foram desinfestadas superficialmente com Hipoclorito de sódio (Q'Boa) 50% por 5 minutos e lavada com água destilada. Em seguida, as sementes foram submersas em uma suspensão de células de rizóbio, por 15 minutos, obtida em meio líquido YMB (VINCENT, 1970) com agitação. As estirpes de *Rhizobium leguminosarum* biovar *phaseoli* empregadas foram: C-05 II, CIAT 1899 e C-88, fornecidas pelo Laboratório de Microbiologia do solo, do Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA), Piracicaba. Procedeu-se à semeadura, colocando-se 8 sementes por vaso, sobre as quais foram adicionados 10 ml da suspensão de rizóbio. O desbaste foi realizado 10 dias após

semeadura para uma planta por vaso, adicionando-se, novamente, 10 ml da suspensão de rizóbio no colo da planta.

Do plantio até o desbaste, os vasos receberam apenas água destilada. A partir daí, foram adicionados, semanalmente, 100 ml da solução nº 2 de HOAGLAND e ARNON (1950) modificada por FAQUIM (1988), conforme consta da Tabela 1, em sistema de drenagem livre, irrigando-se com água destilada quando necessário. Nos tratamentos onde houve inoculação de fungo micorrízico e em uma das testemunhas, a concentração de P utilizada foi 0.3 ppm, enquanto na outra testemunha adicionaram-se 3.0 ppm. As plantas receberam N parceladamente, sendo 30 ppm por ocasião do desbaste e 30 ppm aos 20 dias após semeadura.

Por ocasião da colheita, cuja época variou conforme o experimento (item 3.1.1), as plantas foram cuidadosamente retiradas dos vasos pelo saco plástico, que uma vez cortado permitiu que o substrato fosse eliminado, mergulhando-se o sistema radicular em sucessivos tanques de água, de modo a minimizar os danos à raiz e evitar, o máximo possível, o desprendimento de nódulos e de hifa externa do fungo micorrízico. De dez repetições, quatro foram separadas para o ensaio de cinética (item 3.2) e seis para avaliação do crescimento e nutrição mineral.

As plantas foram cortadas na altura do colo e a parte aérea posta em saco de papel e levada à estufa com circulação forçada de ar a 65-70°C, até peso constante, para obtenção do peso da matéria seca.

Tabela 1- Concentração dos nutrientes usados na solução nutritiva de crescimento das plantas e na solução nutritiva de absorção de fosfato empregada no ensaio de cinética.

NUTRIENTES	SOLUÇÃO DE CRESCIMENTO ^{1/}	SOLUÇÃO DE ABSORÇÃO
	ppm	
N	-	14.0
P	-	0.31
K	117.0	11.7
Ca	120.0	12.0
Mg	24.3	2.43
S	32.0	3.2
B	0.5	0.25
Cu	0.02	0.01
Fe	5.0	0.0
Mn	0.0	0.25
Mo	0.01	0.005
Zn	0.05	0.025
Co ^{2/}	1.0	0.0

^{1/} Solução nº2 de HOAGLAND e ARNON (1950) modificada para K, Ca, Mg e S, segundo FAQUIM (1988).

^{2/} Partes por bilhão (ppb).

Posteriormente, a matéria seca da parte aérea foi moída em moinho tipo Willey com peneira de 20 malhas por polegada para análise química, segundo SARRUGE e HAAG (1974). O N, após digestão sulfúrica, foi determinado pelo método de Kjeldahl; os demais nutrientes, após digestão nitro - perclórica, foram assim determinados: P - colorimetria; K - fotometria de chama; Ca, Mg, Cu, Zn, Mn e Fe - espectrofotometria de absorção atômica.

O sistema radicular foi lavado com água corrente e os nódulos foram separados e secos em estufa com circulação de ar a 65-70°C, até peso constante. A porcentagem do comprimento de raiz infectada por fungo micorrízico foi estimada pelo método de AMBLER e YOUNG (1977), após coloração com lacto-glicerol-"trypan blue", segundo PHILLIPS e HAYMAN (1970).

3.1.3- Avaliação estatística

Os dados experimentais foram submetidos à análise da variância, inteiramente casualizado ou fatorial, dependendo do delineamento empregado em cada experimento. A análise estatística foi realizada pelo programa SANEST (Sistema de Análise Estatística) e os dados expressos em porcentagem foram transformados em $Y = \arcseno \text{ da raiz quadrada de } X/100$. A comparação de médias foi feita pelo teste de Tukey.

3.2- Cinética da absorção de fosfato

A caracterização da cinética de absorção radicular de P pelas plantas e determinação dos parâmetros cinéticos foram realizados pelo método de esgotamento do P da solução em função do tempo de absorção (curva de depleção), de acordo com a metodologia proposta por CLAASSEN e BARBER (1974), empregando-se plantas inteiras e baixa concentração do elemento na solução.

Das quatro repetições selecionadas para o ensaio de cinética, uma foi empregada em um ensaio prévio, que teve como objetivo estabelecer o volume da solução e a concentração de P necessários para obter um esgotamento do elemento da solução entre 5 e 8 horas de absorção.

As plantas retiradas do substrato sólido foram transferidas para solução nutritiva de crescimento correspondente (Tabela 1), pH 5.5 (ajustado com NaOH ou HCl), em vasos plásticos de 3 litros, com aeração constante, por 3 dias, ainda em casa de vegetação.

Quarenta horas antes do início do ensaio de cinética, transferiram-se as plantas para a solução nutritiva de absorção (Tabela 1), omitindo-se o P, para aumentar a capacidade das raízes em absorver este nutriente (Jungk, 1975 citado por FAQUIM, 1988). Após esse tempo, as plantas foram levadas para o laboratório, onde foi adaptado um sistema de iluminação mais apropriado, constituído por uma bateria de lâmpadas HPLO de 250 Watts (Phillips) que forneceu uma intensidade luminosa de 35 Watts/ m² ao nível das folhas superiores, e uma temperatura ambiente média variável em cada experimento: I e II - 28°C e III- 24°C.

Transferiram-se as plantas para nova solução de absorção, onde permaneceram por 1.5 hora, com adição de 10 µM de ³¹P (0.31 ppm) e um volume de 2.5 litros, conforme determinado no ensaio prévio. Esse passo teve como objetivo alcançar o equilíbrio estacionário de absorção do elemento, requerido para a aplicação do modelo cinético (EPSTEIN e HAGEN, 1952). Iniciou-se, então, o ensaio de cinética de absorção, transferindo-se as plantas para vasos com solução de absorção com a concentração de P e volume de solução previamente determinados, mas marcada com 40 µCi ³²P/ vaso, na forma de NaH₂³²PO₄ livre de carregador. A homogeneização dos isótopos foi feita com um bastão de vidro. O período de absorção foi de 12 horas, e até a 5ª hora as amostragens foram realizadas a cada 0.5 hora, e após, em intervalos de 1.0 hora, totalizando 18 amostragens por vaso. As amostras

de solução, alíquotas de 1 ml, foram postas em frascos de cintilação com 14 ml de água desmineralizada e determinou-se a atividade do ^{32}P pelo efeito Cerenkov (NASCIMENTO Fº e LOBAO, 1977) em um espectrômetro beta de cintilação líquida, no Laboratório de Radioisótopos do Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA), Piracicaba.

As plantas ficaram sob aeração constante durante toda a duração do ensaio e o pH da solução, inicialmente ajustado para 5.0, não foi corrigido no período de absorção.

No início e final do ensaio determinou-se o peso do vaso + planta para posterior estimativa da transpiração e correção do volume da solução no vaso, em cada tempo de amostragem. Terminado o ensaio, o sistema radicular foi separado da parte aérea, lavado em água corrente e seco em papel toalha para determinação do peso da matéria fresca, ou seco em estufa a 65°C até peso constante, para determinação do peso da matéria seca.

Uma vez obtida a curva de exaustão do P da solução em função do tempo de absorção, estimaram-se os parâmetros cinéticos da absorção radicular de P ($V_{\max}$ e K_m), empregando-se a aproximação gráfico - matemática proposta por RUIZ (1985). A $C_{\min}$ foi determinada pela média dos valores de concentração de P na solução, que nas amostragens finais do ensaio tenderam a permanecer constantes. Estimados os parâmetros cinéticos, foi possível definir a equação de Michaelis - Menten e calcular o influxo: $I = \frac{V_{\max} C}{K_m + C}$

ou Influxo líquido: $I = \frac{V_{\max} (C - C_{\min})}{K_m + (C - C_{\min})}$

expressos por unidade de peso de matéria fresca ou seca de raiz ($\mu\text{mol P.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$) e por planta ($\mu\text{mol P.planta}^{-1}.\text{h}^{-1}$).

4 - RESULTADOS

4.1 - EXPERIMENTO I

A Figura 1 mostra as curvas de exaustão do P da solução, de acordo com os tratamentos, obtidas pela diminuição na atividade do ^{32}P da solução em função do tempo de absorção. A exaustão do P variou com a dose de P adicionada ao substrato e a presença da micorriza. A micorrização das plantas na menor dose de P (P_1) exauriu mais rapidamente o P da solução, enquanto na maior dose (P_2) a exaustão foi mais lenta, principalmente para *Glomus etunicatum*.

A partir das curvas de exaustão de P da solução nutritiva determinaram-se os parâmetros cinéticos da absorção radicular de P, cujas equações de regressão, para ajuste dos dados experimentais, constam do Apêndice 1.

A Tabela 2 demonstra o efeito da dose de P e da micorrização do feijoeiro nos parâmetros cinéticos da absorção de P. Os valores de $V_{\max}$ foram influenciados pelo nível de P; considerando-se a velocidade expressa em unidade de peso de matéria seca de raiz, observou-se que o aumento na dose de P reduziu $V_{\max}$ em 20% nas plantas da testemunha e em 59% e 34% nas plantas colonizadas por *G. etunicatum* e *S. heterogama*, respectivamente. A micorrização do feijoeiro aumentou a $V_{\max}$ na dose P_1 , mas a reduziu quando as plantas receberam maior dose de P, sendo que a maior redução ocorreu na simbiose com *G. etunicatum*, em torno de 40%, ao passo que com *S. heterogama*, foi ao redor de 5%, comparando-se com T- P_2 . Na dose P_1 , as micorrizas diminuíram em 15% o valor do K_m , demonstrando um aumento de afinidade ao P pelas raízes infectadas, quando comparado com T- P_1 ; entretanto, em P_2

Figura 1. Curva de exaustão do P da solução em função do tempo de absorção pelo feijoeiro, na ausência (T-Testemunha) e presença de micorriza (GE- *Glomus etunicatum* ; SH- *Scutellospora heterogana*) e com dois níveis de P (P₁- 0.3 ppm; P₂- 3.0 ppm).

Tabela 2. Parâmetros cinéticos ($V_{\max}$, K_m , $C_{\min}$) de absorção radicular de P e peso da matéria fresca (PMF) e seca (PMS) de raiz de feijoeiro, na ausência (T-Testemunha) e presença de micorriza (GE- *Glomus etunicatum*; SH- *Scutellospora heterogama*), com dois níveis de P (P_1 - 0.3 ppm; P_2 - 3.0 ppm). (Médias de três repetições).

TRATAM.	$V_{\max}$			K_m	$C_{\min}$	PMFR	PMSR
	$\mu\text{mol P}$			μM	μM	g	g
	gMF.h	pl.h	gMS.h				
T- P_1	0.71	10.72	10.72	2.00	0.19	15.1	1.0
T- P_2	0.72	11.03	8.49	2.09	0.21	15.3	1.3
GE- P_1	0.85	13.38	12.16	1.71	0.08	15.7	1.1
GE- P_2	0.39	8.54	5.03	2.68	0.55	22.0	1.7
SH- P_1	0.87	14.61	12.18	1.63	0.12	16.8	1.2
SH- P_2	0.55	11.28	8.06	2.19	0.29	20.4	1.4

ocorreu um aumento no K_m de 28% nas plantas colonizadas por *G. etunicatum* e de 5% naquelas por *S. heterogama*, em relação a T- P_2 . O comportamento da simbiose nas diferentes doses de P também variou, observando-se que o valor de K_m foi aumentado em 57% e 34% na presença de *G. etunicatum* e *S. heterogama*, respectivamente, e em 5% na testemunha, quando as plantas receberam maior dose de P.

Os valores de C_{min} (Tabela 2) variaram de forma semelhante ao K_m , ou seja, comparando-se com T-P₁, as micorrizas diminuíram a C_{min} em 58% e 37%, enquanto que em relação a T-P₂, aumentaram em 162% e 38%, quando estabelecidas por *G. etunicatum* e *S. heterogama*, respectivamente. Levando-se em consideração o nível de P aplicado, constatou-se que com o aumento na dose de P, a C_{min} elevou-se em 11%, 558% e 142% nas plantas da testemunha e nas simbioses com *G. etunicatum* e *S. heterogama*, respectivamente.

A micorrização do feijoeiro em P₁ promoveu um incremento no influxo líquido de P, em torno de 20%, em relação a T-P₁, quando expresso em unidade de peso de raiz (Figuras 2 e 3 e Tabela 3). A aplicação de uma dose maior de P ao substrato reduziu o influxo, principalmente nas plantas colonizadas por *Glomus*, que apresentaram um influxo 50% menor que a testemunha correspondente (T-P₂), ao passo que nas plantas em simbiose com *Scutellospora*, esta redução foi de 7% (influxo por unidade de peso de matéria seca de raiz). *G. etunicatum* e *S. heterogama*, em P₁, promoveram, respectivamente, um influxo líquido de P por unidade de peso de raiz, 176% e 62% maior do que o obtido com adição de P₂, enquanto T-P₁ superou T-P₂ em apenas 28%.

O influxo líquido de P por planta (Figura 4 e Tabela 3) teve um incremento de 27% e 42%, quando na presença de *Glomus* e *Scutellospora*, respectivamente, comparando-se com T-P₁, ao passo que em comparação a T-P₂, o primeiro endófito reduziu o influxo em 28% e o segundo não o alterou. Na dose P₁, as plantas micorrizadas por *Glomus* e *Scutellospora* apresentaram, respectivamente, um influxo 79% e 39% maior que na dose P₂, enquanto na testemunha não houve efeito de nível de P.

As raízes das plantas foram significativamente mais colonizadas por *G. etunicatum* do que *S. heterogama*, na dose P₁ (Tabela 4). O aumento na dose de P reduziu, significativamente, a porcentagem do comprimento de

Tabela 3. Influxo líquido de P por unidade de peso de matéria fresca (MF) e seca (MS) de raiz e por planta, em função da concentração de P na solução, em feijoeiro não micorrizado (T- Testemunha) e micorrizado (GE- *Glomus etunicatum*; SH- *Scutellospora heterogama*), com dois níveis de P (P₁- 0.3 ppm; P₂- 3.0 ppm).^{1/}

CONC. P	T-P ₁	T-P ₂	GE-P ₁	GE-P ₂	SH-P ₁	SH-P ₂
μM			μmol P/ gMF.h			
0	-0.08	-0.08	-0.04	-0.10	-0.07	-0.08
2	0.34	0.33	0.45	0.14	0.47	0.24
4	0.47	0.46	0.59	0.22	0.61	0.35
6	0.53	0.53	0.66	0.26	0.68	0.40
8	0.57	0.57	0.70	0.29	0.72	0.43
10	0.59	0.59	0.73	0.30	0.75	0.45
12	0.61	0.61	0.74	0.32	0.77	0.46
14	0.62	0.63	0.76	0.33	0.78	0.47
16	0.63	0.64	0.77	0.33	0.79	0.48
18	0.64	0.64	0.78	0.34	0.80	0.49
20	0.65	0.65	0.78	0.34	0.80	0.50
			μmol P/ gMS.h			
0	-1.13	-0.95	-0.60	-1.30	-0.97	-1.23
2	5.09	3.92	6.43	1.77	6.52	3.53
4	7.03	5.47	8.47	2.83	8.58	5.07
6	7.97	6.24	9.44	3.37	9.54	5.83
8	8.53	6.69	10.00	3.70	10.09	6.28
10	8.90	7.00	10.37	3.92	10.46	6.58
12	9.17	7.21	10.64	4.08	10.71	6.79
14	9.36	7.37	10.83	4.19	10.90	6.95
16	9.52	7.50	10.98	4.29	11.05	7.07
18	9.64	7.60	11.10	4.36	11.16	7.17
20	9.74	7.68	11.20	4.42	11.26	7.25
			μmol P/ pl.h			
0	-1.13	-1.23	-0.66	-2.21	-1.16	-1.72
2	5.09	5.09	7.08	3.00	7.83	4.95
4	7.03	7.11	9.32	4.81	10.29	7.09
6	7.97	8.10	10.38	5.72	11.44	8.15
8	8.53	8.70	11.00	6.28	12.11	8.79
10	8.90	9.09	11.41	6.65	12.54	9.20
12	9.17	9.37	11.70	6.92	12.85	9.50
14	9.36	9.58	11.92	7.12	13.08	9.73
16	9.52	9.74	12.08	7.28	13.25	9.90
18	9.64	9.87	12.21	7.40	13.39	10.04
20	9.74	9.98	12.32	7.51	13.50	10.15

^{1/0} influxo líquido em cada concentração de P foi calculado, aplicando-se a equação de Michaelis-Menten: $I = \frac{V_{max} (C - C_{min})}{K_m + (C - C_{min})}$

Figura 2. Influxo líquido de P por unidade de peso de matéria fresca de raiz, em função da concentração de P na solução, em feijoeiro, na ausência (T-Testemunha) e presença de micorriza (GE- *Glomus etunicatum* ; SH- *Scutellospora heterogana*) e com dois níveis de P (P₁- 0.3 ppm; P₂- 3.0 ppm). Curvas traçadas de acordo com a equação de Michaelis - Menten.

Figura 3. Influxo líquido de P por unidade de matéria seca de raiz, em função da concentração de P na solução, em feijoeiro não micorrizado (T- Testemunha) e micorrizado (GE- *Glomus etunicatum*; SH- *Scutellospora heterogana*), com dois níveis de P (P₁- 0.3 ppm; P₂- 3.0 ppm). Curvas traçadas de acordo com a equação de Michaelis - Menten.

Figura 4. Influxo líquido de P por planta, em função da concentração de P na solução, em feijoeiro não micorrizado (T- Testemunha) e micorrizado (GE- *Glomus etunicatum*; SH- *Scutellospora heterogana*) com dois níveis de P aplicado (P₁- 0.3 ppm; P₂- 3.0 ppm). Curvas traçadas segundo a equação de Michaelis - Menten.

raiz infectada pelo primeiro fungo, não alterando, entretanto, a do segundo.

Tabela 4. Peso da matéria seca da parte aérea (PMSPA), peso da matéria seca dos nódulos (PMSNOD) e porcentagem de infecção na raiz de feijoeiro não micorrizado (T- Testemunha) e micorrizado (GE- *Glomus etunicatum*; SH- *Scutellospora heterogama*), com dois níveis de P (P₁- 0.3 ppm; P₂- 3.0 ppm). (Médias de 6 repetições).^{1/}

TRATAMENTOS	PMSPA	PMSNOD	INFECÇÃO
	g	mg	%
T-P ₁	1.15c	14.64c	0c
T-P ₂	1.82ab	47.08b	0c
GE-P ₁	1.73ab	60.02b	60a
GE-P ₂	1.87a	107.16a	46b
SH-P ₁	1.30bc	15.66c	38b
SH-P ₂	1.90a	44.38b	39b
F ₂ /	7.03**	46.23**	353.62**
CV	18.19	23.30	10.30

^{1/}Médias seguidas por letras iguais não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%.

^{2/**}-Teste F significativo a 1%.

Com relação ao crescimento das plantas (Tabela 4), observou-se que P₂ promoveu um aumento significativo na produção de matéria seca da parte aérea, na testemunha e na presença de *S. heterogama*, mas não de *G. etunicatum*. O crescimento causado por este endófito não diferiu com a dose de P e nem de T-P₂. A planta micorrizada por *Glomus* na dose P₁ diferiu de T-P₁, o que não ocorreu com *S. heterogama*.

Independente de estarem ou não micorrizadas, as plantas que receberam maior dose de P apresentaram significativamente maior nodulação (Tabela 4). As plantas infectadas por *G. etunicatum*, na dose P₂, tiveram nodulação significativamente maior que todos os demais tratamentos. Tanto em P₁ como em P₂, *S. heterogama* não diferiu da testemunha, mas foi superado significativamente por *G. etunicatum*, que gerou um incremento na nodulação, em torno de 300% e 130%, respectivamente. Enquanto a testemunha e *Scutellospora* aumentaram a nodulação em 200% com a adição de P₂ ao substrato, *Glomus* somente a incrementou em 79%.

Com exceção do P, os teores de N, K, Ca e Mg na parte aérea do feijoeiro apresentaram um aparente efeito de diluição, em função do maior crescimento das plantas (Tabela 5). O teor de P, entretanto, foi significativamente maior nas plantas colonizadas pelo *Glomus*, na maior dose de P, superando T-P₂ em 20%, T-P₁ em 64% e G-P₁ em 39%. As plantas da testemunha e as colonizadas por *G. etunicatum* que receberam P₂, superaram significativamente aquelas com P₁, enquanto as colonizadas por *S. heterogama* não diferiram quanto à dose de P. Em relação à quantidade acumulada na parte aérea (Tabela 5), constatou-se que na dose P₁ os fungos micorrízicos não diferiram da testemunha, com exceção do P, cujo acúmulo nas plantas colonizadas pelo *Glomus* foi significativamente maior (100%) que T-P₁. *Glomus* e *Scutellospora* geraram, respectivamente, aumentos de 46% e 67% para o P, 48% e 25% no Ca e 47% e 29% no Mg, com adição de P₂. De modo geral, as plantas cultivadas com maior dose

Tabela 5. Teor e quantidade acumulada de N, P, K, Ca e Mg na parte aérea de feijoeiro na ausência (T- Testemunha) e presença de micorriza (GE- *Glomus etunicatum*; SH- *Scutellospora heterogama*), com dois níveis de P (P₁- 0.3 ppm; P₂- 3.0 ppm).(Médias de 6 repetições).^{1/}

TRATAM.	N	P	K	Ca	Mg
TEOR (%)					
T-P ₁	2.89a	0.11d	2.54a	1.62a	0.35a
T-P ₂	1.90bc	0.15b	1.63c	1.35ab	0.23c
GE-P ₁	1.64c	0.13bc	1.63c	1.12b	0.25bc
GE-P ₂	1.87bc	0.18a	1.69bc	1.43ab	0.32ab
SH-P ₁	2.15b	0.12cd	2.21ab	1.51a	0.27abc
SH-P ₂	1.87bc	0.14bc	1.66c	1.31ab	0.27a
F _{2/}	11.53**	18.54**	9.48**	4.04**	5.79**
CV(%)	5.83	4.52	7.24	7.04	7.45
QUANTIDADE ACUMULADA (mg)					
T-P ₁	30.4ab	1.2d	26.7ab	16.1c	3.9bc
T-P ₂	35.8a	2.8ab	30.3ab	25.1a	4.3bc
GE-P ₁	28.7ab	2.4bc	28.8ab	18.3bc	4.3bc
GE-P ₂	35.6ab	3.5a	34.0a	27.0a	6.3a
SH-P ₁	25.7b	1.5cd	25.1b	18.2bc	3.5c
SH-P ₂	32.6ab	2.5b	27.4ab	22.7ab	4.5b
F	2.97*	16.80**	2.42*	9.48**	29.13**
CV(%)	16.44	19.51	15.72	14.86	9.13

^{1/}Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%.

2/* e ** - Teste F significativo a 5% e 1%, respectivamente.

de P tenderam a acumular mais N, P, K, Ca e Mg na parte aérea, principalmente aquelas infectadas pelo *Glomus*, embora só tenha ocorrido diferença significativa no acúmulo de Mg (47% de incremento, em relação a T-P₂ e *S. heterogama*).

O teor de Zn, Cu e Mn na parte aérea do feijoeiro foi significativamente maior na testemunha (T-P₁) que nos demais tratamentos (Tabela 6). As plantas colonizadas por *S. heterogama* tiveram os menores acúmulos de Zn e Cu, em média 34%. As micorrizas com *G. etunicatum* e T-P₂ apresentaram os maiores acúmulos de Fe, Zn e Cu. Houve significativamente menor acúmulo de Mn na parte aérea das micorrizas estabelecidas na dose P₁, sendo que esta redução foi de 36% e 52%, em relação a *Glomus* e *Scutellospora*, comparando-se com T-P₁. Na maior dose de P, entretanto, os endófitos não diferiram da testemunha no acúmulo de Mn.

4.2- EXPERIMENTO II

Verificou-se que a exaustão do P da solução nutritiva pelas plantas colonizadas pelo *G. etunicatum* foi mais rápida do que a testemunha e as colonizadas por *S. heterogama* (Figura 5). Na cultivar (cv) Negro Argel, a diferença no comportamento dos endófitos foi mais acentuada que na Carioca.

O efeito da micorriza nos parâmetros cinéticos da absorção de P pelo feijoeiro, estimados a partir das curvas de ajuste do Apêndice 2, pode ser observado na Tabela 7. Na cv Carioca observou-se que a micorrização com *G. etunicatum* aumentou a V_{max} em 22% e 70%, quando expressa por unidade de peso de matéria seca de raiz, 18% e 53%, considerando-se por unidade de peso de matéria fresca e em 64% e 54%, quando expressa por planta, em relação a T-P₁ e T-P₂, respectivamente. A colonização dessa cv por *S. heterogama*, entretanto, não aumentou a V_{max}.

Tabela 6. Teor e quantidade acumulada de Fe, Zn, Cu e Mn na parte aérea do feijoeiro, na ausência (T- Testemunha) e presença de micorriza (GE- *Glomus etunicatum*; SH- *Scutellospora heterogama*), com dois níveis de P (P₁- 0.3 ppm; P₂- 3.0 ppm).(Médias de 6 repetições).^{1/}

TRATAMENTOS.	Fe	Zn	Cu	Mn
TEOR (ppm)				
T-P ₁	155a	70.4a	15.7a	964a
T-P ₂	129abc	48.8b	7.8b	433b
GE-P ₁	118bc	49.1b	8.8b	441b
GE-P ₂	148ab	48.2b	7.9b	637b
SH-P ₁	102c	45.7b	7.4b	438b
SH-P ₂	105c	33.0b	6.4b	452b
F _{2/}	7.19**	8.11**	15.62**	12.9**
CV(%)	14.53	19.10	21.44	23.22
QUANTIDADE ACUMULADA (µg)				
T-P ₁	163cd	75.4ab	15.7a	1085ab
T-P ₂	234ab	91.8a	14.0ab	773bc
GE-P ₁	194bc	86.9a	14.9ab	695c
GE-P ₂	282a	95.3a	17.0a	1163a
SH-P ₁	123d	54.2b	8.4c	521c
SH-P ₂	192bcd	57.1b	11.0bc	857abc
F	12.00**	13.51**	10.61**	9.31**
CV(%)	17.97	13.98	16.48	20.84

^{1/}Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%.

^{2/**}- Teste F significativo a 1%.

Carioca

Negro Argel

—●— T-P1 —+— T-P2 —*— GE —□— SH

Figura 5. Curva de exaustão de P da solução em função do tempo de absorção, por duas cultivares de feijão (Carioca e Negro Argel) na ausência (T-P1- Testemunha com 0.3 ppm P; T-P2- Testemunha com 3.0 ppm P) e presença de micorriza (GE- *Glomus etunicatum*; SH- *Scutellospora heterogana*).

Tabela 7. Parâmetros cinéticos da absorção radicular de P (V_{max} , K_m , C_{min}) e peso da matéria fresca (MF) e seca (MS) de raiz de duas cultivares de feijão (Carioca e Negro Argel) na ausência (T-P₁- Testemunha com 0.3 ppmP; T-P₂- Testemunha com 3.0 ppm P) e presença de micorriza (GE- *Glomus etunicatum*; SH- *Scutellospora heterogama*). (Médias de três repetições).

TRATAM.	V_{max}			K_m	C_{min}	PMFR	PMSR
	$\mu\text{mol P/}$			μM	μM	g	g
	gMF.h	pl.h	gMS.h				
CARIOCA							
T-P ₁	0.39	3.85	2.32	3.09	1.03	9.9	1.7
T-P ₂	0.30	4.10	1.67	2.80	0.84	13.9	2.5
GE	0.46	6.31	2.84	1.91	0.21	13.8	2.2
SH	0.33	3.67	2.00	1.89	0.75	11.4	1.9
NEGRO ARGEL							
T-P ₁	0.39	3.81	2.75	4.17	1.62	9.9	1.4
T-P ₂	0.38	4.91	2.57	3.10	0.69	12.9	1.9
GE	0.43	6.01	2.37	2.05	0.24	14.1	2.6
SH	0.44	3.41	2.50	2.50	1.42	8.2	1.4

Já na cv Negro Argel, *Glomus* promoveu incremento na V_{max} por planta, de 58% e 22%, comparando-se com T-P₁ e T-P₂; quando expressa por unidade de peso de matéria seca de raiz, praticamente não houve diferença entre os tratamentos, enquanto que por unidade de matéria fresca, ambos os endófitos superaram, em torno de 10%, as testemunhas.

A micorrização do feijoeiro diminuiu o valor do K_m (Tabela 7). Na cv Carioca, esse decréscimo foi em média 35%, para ambos endófitos e em relação às testemunhas. Entretanto, na Negro Argel a redução foi maior, ou seja, 51% e 34% para *Glomus* e 40% e 20% para *Scutellospora*, em relação a T-P₁ e T-P₂, respectivamente. Os valores de K_m foram menores na cv Carioca comparando-se com Negro Argel, sendo que as maiores diferenças ocorreram em T-P₁ e nas colonizadas por *Scutellospora*.

A simbiose Carioca-*G. etunicatum* reduziu a C_{min} em 80% e 75%, respectivamente em relação a T-P₁ e T-P₂, enquanto que na presença de *S. heterogama*, a redução ficou em torno de 27% (Tabela 7). Na presença de *Glomus*, a C_{min} foi 72% menor que com *Scutellospora*. A cv Negro Argel em simbiose com o primeiro endófito apresentou uma C_{min} 85% e 65% menor que T-P₁ e T-P₂, respectivamente. Entretanto, esta cultivar quando colonizada por *S. heterogama* alcançou uma C_{min} semelhante a T-P₁ e 100% superior a T-P₂.

De modo geral, a micorrização do feijoeiro promoveu maior influxo líquido de P (Figura 6,7 e 8; Tabela 8). O influxo por unidade de peso de matéria fresca de raiz (Figura 8), na cv Carioca, em relação a T-P₁, foi incrementado em 46% na presença de *G. etunicatum*, não havendo, entretanto, incremento com *S. heterogama*. Com relação à T-P₂, no entanto, o influxo foi aumentado em 77% com *Glomus* e 21%, com *Scutellospora*. Já na cv Negro Argel, ambos os fungos causaram um aumento de 46% no influxo, comparando - se com T-P₁, ao passo que T-P₂ foi superada por *G. etunicatum* em 31% e *S. heterogama*, em 13%.

Tabela 8. Influxo líquido de P por unidade de peso matéria fresca (MF) e seca (MS) de raiz e por planta, em função da concentração de P na solução, em duas cultivares de feijão (Carioca e Negro Argel) na ausência (T-P₁- Testemunha com 0.3 ppm P; T-P₂- Testemunha com 3.0 ppm P) e presença de micorriza (GE-*Glomus etunicatum*; SH- *Scutellospora heterogama*).^{1/}

CONC. P μM	CARIOCA				NEGRO ARGEL			
	T-P ₁	T-P ₂	GE	SH	T-P ₁	T-P ₂	GE	SH
	μmol P/gMF.h							
0	-0.19	-0.13	-0.06	-0.22	-0.25	-0.11	-0.06	-0.58
2	0.09	0.09	0.22	0.13	0.03	0.11	0.20	0.08
4	0.19	0.16	0.31	0.21	0.14	0.20	0.28	0.22
6	0.24	0.20	0.35	0.24	0.20	0.24	0.32	0.28
8	0.27	0.22	0.37	0.26	0.24	0.27	0.34	0.32
10	0.29	0.23	0.39	0.27	0.26	0.29	0.36	0.34
12	0.30	0.24	0.40	0.28	0.28	0.30	0.37	0.36
14	0.32	0.25	0.40	0.29	0.29	0.31	0.37	0.37
16	0.32	0.25	0.41	0.29	0.30	0.32	0.38	0.38
18	0.33	0.26	0.42	0.30	0.31	0.32	0.39	0.38
20	0.34	0.26	0.42	0.30	0.32	0.33	0.39	0.39
	μmol P/gMS.h							
0	-1.16	-0.71	-0.35	-1.32	-1.75	-0.73	-0.32	-3.29
2	0.55	0.49	1.37	0.80	0.23	0.76	1.09	0.47
4	1.14	0.89	1.89	1.27	1.00	1.33	1.53	1.27
6	1.43	1.08	2.14	1.47	1.41	1.62	1.75	1.62
8	1.61	1.20	2.28	1.59	1.66	1.81	1.88	1.81
10	1.73	1.28	2.38	1.66	1.84	1.93	1.96	1.94
12	1.81	1.34	2.44	1.71	1.96	2.02	2.02	2.02
14	1.87	1.38	2.49	1.75	2.06	2.09	2.06	2.09
16	1.92	1.41	2.53	1.78	2.13	2.14	2.10	2.13
18	1.96	1.44	2.56	1.80	2.19	2.18	2.13	2.17
20	2.00	1.46	2.59	1.82	2.24	2.22	2.15	2.20
	μmol P/planta.h							
0	-1.93	-1.76	-0.78	-2.41	-2.42	-1.41	-0.80	-4.48
2	0.92	1.20	3.05	1.46	0.32	1.46	2.78	0.64
4	1.89	2.17	4.20	2.32	1.39	2.54	3.89	1.73
6	2.37	2.66	4.74	2.70	1.95	3.10	4.43	2.21
8	2.67	2.95	5.07	2.91	2.30	3.45	4.75	2.47
10	2.86	3.14	5.28	3.05	2.54	3.68	4.97	2.64
12	3.00	3.28	5.43	3.14	2.72	3.85	5.12	2.76
14	3.11	3.38	5.54	3.21	2.85	3.98	5.23	2.85
16	3.19	3.46	5.63	3.27	2.95	4.08	5.32	2.91
18	3.26	3.53	5.70	3.31	3.04	4.16	5.39	2.96
20	3.31	3.58	5.75	3.34	3.11	4.23	5.45	3.01

^{1/0} influxo líquido em cada concentração de P foi calculado aplicando-se a equação de Michaelis-Menten.

Carioca

Negro Argel

—•— T-P1 —+— T-P2 —*— GE —□— SH

Figura 6. Influxo líquido de P por unidade de peso de matéria fresca de raiz, em função da concentração de P na solução, em duas cultivares de feijão (Carioca e Negro Argel), na ausência (T-P1- Testemunha com 0.3 ppm P; T-P2- Testemunha com 3.0 ppm P) e presença de micorriza (GE- *Glomus etunicatum*; SH *Scutellospora heterogana*). Curvas traçadas segundo a equação de Michaelis - Menten.

Figura 7. Influxo líquido de P por unidade de peso de matéria seca de raiz, em função da concentração de P na solução, em duas cultivares de feijão (Carioca e Negro Argel), na ausência (T-P1- Testemunha com 0.3 ppm P; T-P2- Testemunha com 3.0 ppm P) e presença de micorriza (GE- *Glomus etunicatum*; SH- *Scutellospora heterogana*). Curvas traçadas de acordo com a equação de Michaelis-Menten.

Carioca

Negro Argel

—●— T-P1 —+— T-P2 —*— GE —□— SH

Figura 8. Influxo líquido de P por planta em função da concentração de P na solução, em duas cultivares de feijão (Carioca e Negro Argel) na ausência (T-P₁- Testemunha com 0.3 ppm P; T-P₂- Testemunha com 3.0 ppm P) e presença de micorriza (GE- *Glomus etunicatum*; SH- *Scutellospora heterogana*). Curvas traçadas segundo a equação de Michaelis-Menten.

Na cultivar Carioca, *Glomus* promoveu um influxo 45% superior ao promovido por *Scutellospora*, ao passo que na Negro Argel, os endófitos praticamente não diferiram.

Considerando-se o influxo por unidade de peso de matéria seca de raiz (Figura 7), constatou-se que na Carioca, *Glomus* superou T-P₁ em 51%, enquanto *Scutellospora* não diferiu da testemunha; o primeiro endófito superou T-P₂ em 96% e *Scutellospora* em 46%, sendo que este fungo também causou um aumento no influxo de 34%, em relação a T-P₂. Já na Negro Argel, praticamente não houve diferença entre os tratamentos.

Quanto ao influxo por planta, que considera o peso total do sistema radicular (Figura 8 e Tabela 8), constatou-se que *G. etunicatum* aumentou o influxo em 100% na Carioca e Negro argel, comparando com T-P₁. Este endófito ainda gerou incrementos de 78% na Carioca e 41% na Negro Argel, quando comparado a T-P₂. Com *S. heterogama*, o influxo foi 14% superior a T-P₁ em ambas as cultivares, entretanto, foi 32% inferior a T-P₂ na Negro Argel. Em ambas cultivares, *Glomus* superou *Scutellospora* em 75% e 90%, respectivamente na Carioca e Negro Argel. As plantas testemunhas que receberam maior dose de P (T-P₂) apresentaram um influxo de P por planta superior às aquelas com menor dose de P (T-P₁), sendo este aumento, em torno de 48% na Negro Argel e 12% na Carioca. Entretanto, as plantas T-P₂ tiveram um influxo por unidade de peso de matéria fresca e seca de raiz 24% inferior a T-P₁ na Carioca, mas 7% superior na Negro Argel.

O apêndice 3 mostra o valor de F da análise da variância das variáveis relacionadas ao crescimento e nutrição mineral das plantas. Algumas delas não tiveram interação significativa, somente efeito de fator isolado.

As raízes das plantas, quando na presença de *G. etunicatum*, apresentaram-se significativamente mais colonizadas do que com *S. heterogama*, não havendo, entretanto, diferença entre as cultivares (Tabela 9).

Tabela 9. Peso da matéria seca da parte aérea (PMSPA), peso da matéria seca de nódulos (PMSNOD) e porcentagem de infecção na raiz de duas cultivares de feijão (Carioca e Negro Argel), na ausência (T-P₁- Testemunha com 0.3 ppm P; T-P₂- Testemunha com 3.0 ppm P) e presença de micorriza (GE- *Glonus etunicatum*; SH- *Scutellospora heterogama*). (Médias de seis repetições)^{1/}

CULTIVAR/FUNGO	T-P ₁	T-P ₂	GE	SH
PMSPA (g)				
CARIOCA	1.42cA	2.52aB	2.48aA	1.98bA
NEGRO ARGEL	1.25cA	3.00aA	2.72aA	1.93bA
PMSNOD (mg)				
CARIOCA	12.1cA	87.9aA	56.9bA	17.5cA
NEGRO ARGEL	17.2cA	76.4aB	50.0bB	14.0cA
INFECCAO RADICULAR (%)				
CARIOCA	0.0	0.0	59.2*	35.2
NEGRO ARGEL	0.0	0.0	61.8*	38.0

^{1/}Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%. Letra minúscula refere-se à comparação na linha, enquanto maiúscula, na coluna.

*- Teste de Tukey significativo a 5% para o fator fungo.

Em ambas as cultivares, o efeito de *S. heterogana* no peso da matéria seca da parte aérea (PMSPA) não diferiu de T-P₁, os quais foram superados significativamente por T-P₂ e *G. etunicatum*, que por sua vez não diferiram entre si (Tabela 9). Em relação a T-P₁, este último endófito aumentou o PMSPA em 75% na Carioca e 118% na Negro Argel. O maior peso de matéria seca dos nódulos (PMSnod) foi obtido nas plantas de T-P₂, que diferiu significativamente de todos os demais tratamentos, superando os endófitos em 55%, em ambas as cultivares. *G. etunicatum* apresentou-se significativamente diferente de *S. heterogana* e T-P₁, incrementando a nodulação em 370% na Carioca e 180% na Negro Argel, em relação à testemunha.

De maneira geral, as cultivares diferiram entre si, ou seja Carioca superou Negro Argel, quanto aos teores de N, Ca e Mg (Tabela 10), P e K (Apêndice 3), principalmente em T-P₂ e quando colonizadas por *Glomus*. Com os teores de N, K e Ca na parte aérea parece ter ocorrido efeito de diluição, pois as plantas de T-P₁ mostraram os maiores teores. Na simbiose formada com *G. etunicatum*, o teor de P não diferiu de T-P₂, mas foi significativamente maior que naquelas com *S. heterogana* e T-P₁, enquanto o teor de Mg diferiu estatisticamente de T-P₂, T-P₁ e do fungo *S. heterogana*, na cv Carioca.

Quanto à quantidade acumulada de macronutrientes na parte aérea (Tabela 10, Apêndice 3) constatou-se que as plantas de T-P₁ acumularam significativamente menos nutrientes que nos demais tratamentos. De modo geral, as micorrizas com *G. etunicatum* não diferiram das plantas da T-P₂, superando, entretanto, aquelas formadas com *S. heterogana*, na maioria das variáveis. Assim, a simbiose *Glomus*-Carioca, em relação a T-P₁, teve um incremento de 26%, 126%, 49%, 56%, e 156%, enquanto *Glomus*-Negro Argel apresentou 80%, 178%, 60%, 48% e 146% de aumento, no acúmulo de N, P, K, Ca e Mg, respectivamente.

Tabela 10. Teor e quantidade acumulada de N, P, K, Ca e Mg na parte aérea de duas cultivares de feijão (Carioca e Negro Argel) na ausência (T-P₁- Testemunha com 0.3 ppm P; T-P₂- Testemunha com 3.0 ppm P) e presença de micorriza (GE- *Glomus etunicatum*; SH- *Scutellospora heterogama*). (Médias de seis repetições)^{1/}

CULTIVAR/FUNGO	T-P ₁	T-P ₂	GE	SH
		N (%)		
CARIOCA	3.17aA	2.58bA	2.35bA	2.65bA
NEGRO ARGEL	3.04aA	2.03cB	2.50bA	2.64bA
		P (%)		
CARIOCA	0.16	0.22*	0.22*	0.18
NEGRO ARGEL	0.15	0.19	0.20	0.16
		K (%)		
CARIOCA	3.83*	2.96	3.31	3.60*
NEGRO ARGEL	3.53	2.31	2.60	3.35
		Ca (%)		
CARIOCA	2.06aA	1.67bA	1.90abA	1.86abB
NEGRO ARGEL	2.22aA	1.40bB	1.51bB	2.28aA
		Mg (%)		
CARIOCA	0.40bA	0.46bA	0.60aA	0.42bA
NEGRO ARGEL	0.45abA	0.39bB	0.51aB	0.44abA
		N (mg)		
CARIOCA	45.0cA	65.4aA	56.7abB	52.4bcA
NEGRO ARGEL	37.7cA	60.7abA	67.9aA	51.0bA
		P (mg)		
CARIOCA	2.32	5.48*	5.24*	3.47*
NEGRO ARGEL	1.88	5.59	5.23	3.09
		K (mg)		
CARIOCA	54.1	74.7*	80.6*	71.5*
NEGRO ARGEL	43.9	68.9	70.1	64.8
		Ca (mg)		
CARIOCA	29.5cA	41.8abA	45.9aA	36.9bcB
NEGRO ARGEL	27.8bA	42.3aA	41.1aA	44.1aA
		Mg (mg)		
CARIOCA	5.7	11.6*	14.6*	8.3*
NEGRO ARGEL	5.6	11.8	13.8	8.4

^{1/}Médias com mesma letra não diferem pelo Tukey (5%). Letra minúscula, comparação na linha; maiúscula, na coluna.

*Teste de Tukey significativo a 5% para o fator fungo.

As cultivares praticamente não diferiram quanto ao acúmulo de macronutrientes na parte aérea (Apêndice 3).

A resposta das plantas aos diferentes tratamentos, quanto à absorção de alguns micronutrientes, foi variável (Tabela 11). As plantas micorrizadas com *S.heterogama* apresentaram significativamente as menores concentrações de Mn na parte aérea, em média 66% e 39% menos na Carioca e Negro Argel, respectivamente, em relação aos demais tratamentos. O teor de Zn diminuiu significativamente nas plantas micorrizadas e T-P₂ (em torno de 30%), mas só na cultivar Negro Argel, enquanto que o Cu aumentou nas simbioses, principalmente nas formadas com *Glomus*, em ambas as cultivares, superando T-P₂ em 147% na Carioca e 81% na Negro Argel. Houve uma grande concentração de Fe na parte aérea da Negro Argel colonizada por *S. heterogama* (em média 190% acima dos demais tratamentos). Nesta mesma simbiose, a quantidade de Fe acumulada diferiu significativamente dos demais tratamentos, cujo acúmulo relativo a T-P₁ foi de 332% e a T-P₂, de 80%. A quantidade acumulada de Cu foi estatisticamente maior nas simbioses formadas por *G. etunicatum* (133% e 58% na Carioca e Negro Argel, respectivamente, em relação a T-P₂), enquanto o Zn e Mn apresentaram-se significativamente maiores na presença de *Glomus* e em T-P₂, em ambas as cultivares. A quantidade de Mn na parte aérea da Carioca colonizada por *Scutellospora* diferiu significativamente dos demais tratamentos, sofrendo uma redução de 79% quando comparado ao *Glomus*. De modo geral, a simbiose Carioca-*G. etunicatum* apresentou maiores teores e quantidades acumuladas de micronutrientes do que a estabelecida pelo mesmo endófito na Negro Argel.

Tabela 11. Teor e quantidade acumulada de Fe, Zn, Cu e Mn na parte aérea de duas cultivares de feijão (Carioca e Negro Argel) na ausência (T-P₁: Testemunha com 0.3 ppmP; T-P₂: Testemunha com 3.0 ppmP) e presença de micorriza (GE-*Glomus etunicatum*; SH-*Scutellospora heterogama*). (Médias de seis repetições)^{1/}

CULTIVAR/FUNGO	T-P ₁	T-P ₂	GE	SH
		Fe (ppm)		
CARIOCA	253aA	402aA	358aA	214aB
NEGRO ARGEL	281bA	283bA	257bA	788aA
		Zn (ppm)		
CARIOCA	107aA	117aA	126aA	97aA
NEGRO ARGEL	124aA	81bB	82bB	94bA
		Cu (ppm)		
CARIOCA	20bA	15bA	37aA	22bA
NEGRO ARGEL	22abA	16bA	29aB	26aA
		Mn (ppm)		
CARIOCA	438bA	414bA	598aA	162cB
NEGRO ARGEL	394aA	471aA	398aB	255bA
		Fe (µg)		
CARIOCA	355bA	961aA	893aA	422bB
NEGRO ARGEL	351cA	844bA	650bcA	1516aA
		Zn (µg)		
CARIOCA	150bA	308aA	313aA	193bA
NEGRO ARGEL	138bA	240aB	222aB	180abA
		Cu (µg)		
CARIOCA	28cA	39bcA	91aA	43bA
NEGRO ARGEL	25cA	48bA	76aB	49bA
		Mn (µg)		
CARIOCA	622cA	1041bB	1491aA	318dB
NEGRO ARGEL	462cA	1403aA	1079bB	492cA

^{1/}Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%. Letra minúscula refere-se à comparação na linha, enquanto maiúscula, na coluna.

4.3- EXPERIMENTO III

A figura 9 mostra que a velocidade de exaustão do P da solução foi pouco influenciada pela idade da planta; até a quarta hora de absorção, as plantas micorrizadas praticamente não diferiram, mas a partir deste tempo, as mais velhas (50 DAS) esgotaram mais P do que as mais jovens (35 DAS).

Os parâmetros cinéticos da absorção radicular de P, estimados através das equações de ajuste (Apêndice 4), foram influenciados pela micorrização do feijoeiro e variaram com a época do ciclo da planta (Tabela 12). De modo geral, a V_{max} foi maior aos 35 dias após semeadura (DAS), diferindo em 100% da velocidade observada aos 50 DAS, quando as raízes estavam colonizadas por *G. etunicatum*. Considerando-se a V_{max} de absorção expressa por planta, constatou-se que não houve grande variação entre as épocas. As plantas micorrizadas apresentaram as maiores V_{max} , superando a testemunha com menor dose de P adicionado (T_1) em 80% e 29%, e aquela com maior nível de P (T_2) em 64% e 29%, respectivamente aos 35 e 50 DAS (velocidade expressa por unidade de raiz). As plantas da testemunha T_1 tiveram os menores valores de V_{max} e de T_2 , valores intermediários.

A afinidade das raízes pelo P foi maior, quando estas estavam colonizadas pelo *G. etunicatum* (Tabela 12), ou seja, os valores de K_m das plantas micorrizadas foram 34% e 24%, aos 35 DAS, e 23% e 40%, aos 50 DAS, menores do que T_1 e T_2 , respectivamente. O K_m praticamente não se alterou com a idade da planta. A C_{min} diminuiu 22% em T_1 e 79% nas plantas micorrizadas, aumentando, no entanto, 22% em T_2 , aos 50 DAS. Nesta mesma época, as plantas colonizadas por *G. etunicatum* exibiram uma C_{min} 78% menor que as testemunhas.

Figura 9. Curva de exaustão de P da solução em função do tempo de absorção, em feijoeiro não micorrizado (T₁- Testemunha com 0.3 ppm P; T₂- Testemunha com 3.0 ppm P) e micorrizado (GE- *Glomus etunicatum*) em duas épocas do ciclo da cultura (35 e 50 dias após semeadura). Curvas traçadas segundo a equação de Michaelis-Menten.

Tabela 12. Parâmetros cinéticos ($V_{\max}$, K_m , $C_{\min}$) da absorção radicular de P e peso da matéria fresca da raiz (PMFR) de feijoeiro não micorrizado (T-P₁: Testemunha com 0.3 ppm P; T-P₂: Testemunha com 3.0 ppm P) e micorrizado (GE- *Glomus etunicatum*) em duas épocas do ciclo da planta (35 e 50 dias após semeadura). (Médias de três repetições).

TRATAMENTO.	$V_{\max}$		K_m	$C_{\min}$	PMFR
	$\mu\text{mol/g.h}$	$\mu\text{mol/pl.h}$	μM	μM	g
T ₁ -35	0.30	2.80	2.66	1.56	8.9
T ₂ -35	0.33	3.87	2.29	0.86	11.7
GE-35	0.54	4.39	1.75	1.33	8.1
T ₁ -50	0.21	2.98	2.24	1.22	14.0
T ₂ -50	0.21	3.34	2.84	1.26	15.7
GE-50	0.27	4.48	1.72	0.28	16.5

A micorrização do feijoeiro promoveu maior influxo e influxo líquido de P por unidade de peso de matéria fresca de raiz (Tabelas 13 e 14, Figuras 10 e 11)). Aos 35 DAS, o influxo nas plantas micorrizadas foi 91% e 73% e o influxo líquido 110% e 68% superior a T₁ e T₂, respectivamente. Aos 50 DAS, o influxo da planta micorrizada superou T₂ em 30%, não diferindo, entretanto, de T₁. O influxo e influxo líquido de P pelas plantas micorrizadas foi, respectivamente, 123% e 110% maior aos 35 DAS do que aos 50 DAS.

Tabela 13. Influxo de P por unidade de peso de matéria fresca de raiz e por planta, em função da concentração de P na solução, em feijoeiro não micorrizado (T₁- Testemunha com 0.3 ppm P; T₂- Testemunha com 3.0 ppm P) e micorrizado (GE-*Glomus etunicatum*) em duas épocas do ciclo da cultura (35 e 50 dias após semeadura).^{1/}

Conc.P	T ₁ -35	T ₂ -35	GE-35	T ₁ -50	T ₂ -50	GE-50
μM	Influxo (μmol P/g.h)					
0	0	0	0	0	0	0
2	0.13	0.15	0.29	0.12	0.08	0.13
4	0.19	0.21	0.38	0.17	0.12	0.17
6	0.22	0.24	0.42	0.19	0.14	0.19
8	0.23	0.26	0.44	0.20	0.15	0.20
10	0.25	0.27	0.46	0.21	0.16	0.21
12	0.25	0.28	0.47	0.22	0.17	0.21
14	0.26	0.28	0.48	0.23	0.17	0.21
16	0.27	0.29	0.49	0.23	0.18	0.22
18	0.27	0.29	0.49	0.23	0.18	0.22
20	0.27	0.30	0.50	0.23	0.18	0.22
	Influxo por planta (μmol P/pl.h)					
0	0	0	0	0	0	0
2	1.39	1.80	2.34	1.81	1.34	2.41
4	1.94	2.46	3.05	2.45	1.91	3.13
6	2.24	2.80	3.40	2.77	2.23	3.48
8	2.42	3.01	3.60	2.97	2.43	3.69
10	2.55	3.15	3.74	3.11	2.57	3.82
12	2.64	3.25	3.83	3.20	2.67	3.92
14	2.71	3.33	3.90	3.28	2.75	3.99
16	2.77	3.39	3.96	3.33	2.81	4.05
18	2.81	3.43	4.00	3.38	2.86	4.09
20	2.85	3.47	4.04	3.41	2.90	4.13

^{1/0} influxo, em cada concentração de P, foi calculado aplicando-se a equação de Michaelis-menten: $I = \frac{V_{max} \cdot C}{K_m + C}$

Tabela 14. Influxo líquido de P por unidade de peso de matéria fresca de raiz e por planta, em função da concentração de P na solução, em feijoeiro não micorrizado (T₁- Testemunha com 0.3 ppm P; T₂- Testemunha com 3.0 ppm P) e micorrizado (GE- *Glomus etunicatum*) em duas épocas do ciclo da cultura (35 e 50 dias após semeadura).^{1/}

Conc. P	T ₁ -35	T ₂ -35	GE-35	T ₁ -50	T ₂ -50	GE-50
μM	Influxo líquido (μmol P/g.h)					
0	-0.48	-0.29	-1.71	-0.33	-0.19	-0.05
2	0.04	0.10	0.15	0.07	0.03	0.12
4	0.15	0.19	0.33	0.15	0.10	0.16
6	0.19	0.23	0.39	0.18	0.13	0.18
8	0.22	0.25	0.43	0.20	0.14	0.20
10	0.24	0.26	0.45	0.21	0.16	0.20
12	0.25	0.27	0.46	0.22	0.16	0.21
14	0.26	0.28	0.47	0.22	0.17	0.21
16	0.26	0.29	0.48	0.23	0.17	0.22
18	0.27	0.29	0.49	0.23	0.18	0.22
20	0.27	0.29	0.49	0.23	0.18	0.22
	Influxo líquido por planta (μmol P/pl.h)					
0	-4.95	-3.33	-13.91	-4.71	-3.00	-0.87
2	0.41	1.13	1.22	0.99	0.54	2.24
4	1.53	2.18	2.65	2.12	1.55	3.06
6	2.01	2.65	3.20	2.80	2.02	3.45
8	2.28	2.91	3.48	2.86	2.29	3.66
10	2.45	3.08	3.65	3.03	2.48	3.81
12	2.57	3.20	3.77	3.15	2.60	3.91
14	2.66	3.29	3.86	3.23	2.70	3.98
16	2.73	3.36	3.92	3.30	2.77	4.04
18	2.78	3.41	3.97	3.35	2.83	4.08
20	2.82	3.45	4.01	3.39	2.88	4.12

^{1/}Influxo líquido, em cada concentração de P, foi calculado aplicando-se a equação de Michaelis-Menten.

Figura 10. Influxo líquido de P por unidade de peso de matéria fresca de raiz, em função da concentração de P na solução, em feijoeiro não micorrizado (T1- Testemunha com 0.3 ppm P; T2- Testemunha com 3.0 ppm P) e micorrizado (GE- *Glomus etunicatum*) em duas épocas do ciclo da cultura (35 e 50 dias após semeadura). Curvas traçadas segundo a equação de Michaelis - Menten.

Figura 11. Influxo de P por unidade de peso de matéria fresca de raiz, em função da concentração de P na solução, em feijoeiro não micorrizado (T1- Testemunha com 0.3 ppm P; T2- Testemunha com 3.0 ppm P) e micorrizado (GE- *Glomus etunicatum*) em duas épocas do ciclo da cultura (35 e 50 dias após semeadura). Curvas traçadas segundo a equação de Michaelis - Menten.

Já com relação ao influxo e influxo líquido de P por planta (Tabelas 13 e 14, Figuras 12 e 13), verificou-se que as plantas micorrizadas, em ambas as épocas do ciclo, se destacaram das testemunhas, não diferindo de uma época para outra. A planta micorrizada, aos 35 DAS, superou T₁, em média, 65% e 49%, e T₂, em 17% e 20%, enquanto aos 50 DAS, esse incremento foi de 37% e 24%, em relação a T₁ e 57% e 52% a T₂, considerando-se, respectivamente, o influxo líquido e o influxo por planta.

Os valores de F da análise da variância, segundo um esquema fatorial, das variáveis relacionadas ao crescimento e nutrição mineral das plantas, encontram-se no Apêndice 5. As variáveis, que não apresentaram interação significativa, não tiveram o teste de médias (Tukey) mostrado, porque somente houve efeito isolado de algum dos fatores.

Só ocorreu efeito da micorrização sobre o crescimento das plantas aos 50 DAS (Tabela 15), sendo que o endófito aumentou significativamente a produção de matéria seca da parte aérea em 87%, em relação a T₁, mas não diferiu de T₂. A presença do endófito gerou o maior aumento no crescimento da planta (240%), comparando-se as duas épocas.

A porcentagem do comprimento de raiz infectada pelo fungo micorrízico (Tabela 15) foi 190% maior aos 50 DAS.

A tabela 16 mostra os teores e quantidades acumuladas de macronutrientes na parte aérea do feijoeiro. Os teores de N e Ca não mostraram interação significativa (Apêndice 5), havendo somente efeito do fator época. Os teores de N e K apresentaram efeito de diluição na planta. O teor de P nas plantas micorrizadas não diferiu de T₁ e foi superado por T₂ aos 35 DAS; aos 50 DAS, as plantas micorrizadas tiveram significativamente o mesmo teor de P que T₂, mas superaram T₁ em 50%. O teor de Ca não diferiu entre os tratamentos, mas as plantas absorveram mais Ca aos 50 DAS.

Figura 12. Influxo líquido de P por planta, em função da concentração de P na solução, em feijoeiro não micorrizado (T1- Testemunha com 0.3 ppm P; T2- Testemunha com 3.0 ppm P) e micorrizado (GE- *Glomus etunicatum*) em duas épocas do ciclo da cultura (35 e 50 dias após semeadura). Curvas traçadas segundo a equação de Michaelis -Menten.

Figura 13. Influxo de P por planta, em função da concentração de P na solução, em feijoeiro não micorrizado (T1- Testemunha com 0.3 ppm P; T2- Testemunha com 3.0 ppm P) e micorrizado (GE- *Glomus etunicatum*), em duas épocas do ciclo da cultura (35 e 50 dias após semeadura). Curvas traçadas segundo a equação de Michaelis - Menten.

Tabela 15. Peso da matéria seca da parte aérea (PMSPA) e porcentagem de infecção na raiz de feijoeiro não micorrizado (T₁- Testemunha com 0.3 ppm P; T₂- Testemunha com 3.0 ppm P) e micorrizado (GE- *Glomus etunicatum*) em duas épocas do ciclo da cultura (35 e 50 dias após semeadura-DAS). (Médias de quatro repetições)^{1/}

DAS / Fungos	T ₁	T ₂	GE
PMSPA (g)			
35 DAS	0.70aB	1.10aB	0.73aB
50 DAS	1.33bA	2.93aA	2.48aA
INFECÇÃO (%)			
35 DAS	0.0bA	0.0bA	24.21aB
50 DAS	0.0bA	0.0bA	69.85aA

^{1/}Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%. Letra minúscula refere-se à comparação na linha, enquanto maiúscula, na coluna.

Por outro lado, aos 50 DAS, o Mg foi aumentado em 88% nas plantas micorrizadas, em relação a T₁, não diferindo, entretanto, de T₂. Comparando-se as épocas, observou-se que os teores de P, Ca e Mg aumentaram, em média, 50%, 28% e 90%, respectivamente, aos 50 DAS, nas plantas micorrizadas.

Tabela 16. Teor e quantidade acumulada de N,P,K,Ca e Mg na parte aérea de feijoeiro não micorrizado (T₁-Testemunha com 3.0 ppm P; T₂-Testemunha com 3.0 ppm P) e micorrizado (GE- *Glomus etunicatum*) em duas épocas do ciclo da planta (35 e 50 dias após semeadura -DAS). (Médias de quatro repetições)^{1/}

DAS / FUNGOS	T ₁	T ₂	GE
		N (%)	
35 DAS*	3.24	3.04	3.54
50 DAS	2.23	2.18	2.30
		P (%)	
35 DAS	0.15bA	0.25aA	0.16bB
50 DAS	0.16bA	0.21aB	0.24aA
		K (%)	
35 DAS	2.60aA	2.98aA	2.87aA
59 DAS	2.84aA	2.39abB	2.20bB
		Ca (%)	
35 DAS	1.57	1.68	1.79
50 DAS*	1.95	2.24	2.20
		Mg (%)	
35 DAS	0.49aA	0.38aB	0.42aB
50 DAS	0.41bA	0.75aA	0.77aA
		N (mg)	
35 DAS	22.7aA	33.5aB	25.7aB
50 DAS	29.5bA	63.6aA	56.0aA
		P (mg)	
35 DAS	1.08bA	2.74aB	1.35bB
50 DAS	2.12bA	6.27aA	5.86aA
		K (mg)	
35 DAS	18.6bB	32.4aB	21.0bB
50 DAS	37.6cA	69.2aA	53.7bA
		Ca (mg)	
35 DAS	11.0aB	20.1aB	15.8aB
50 DAS	25.7bA	72.2aA	60.8aA
		Mg (mg)	
35 DAS	3.43aA	3.84aB	3.32aB
50 DAS	5.41bA	25.74aA	21.53aA

^{1/}Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%. Letra minúscula refere-se à comparação na linha, enquanto maiúscula, na coluna.

* Teste F significativo a 5% para o fator tempo

Observou-se que aos 35 DAS (Tabela 16) não houve diferença significativa entre tratamentos, quanto à quantidade acumulada de N, Ca e Mg; o acúmulo de P e K, no entanto, foi significativamente maior em T₂, ao passo que T₁ e as plantas micorrizadas não diferiram entre si. Já aos 50 DAS, as plantas da testemunha (T₂) e as colonizadas pelo fungo não diferiram entre si, exceto para o K, mas superaram significativamente T₁, sendo que os acúmulos relativos ocorridos em função da micorrização foi de 90%, 176%, 43%, 137% e 298%, respectivamente para N, P, K, Ca e Mg. As quantidades acumuladas de macronutrientes aumentaram de forma significativa aos 50 DAS, principalmente nas plantas T₂ e nas micorrizadas, sendo que nas últimas ocorreram os maiores incrementos, ou seja 118%, 334%, 156%, 285% e 549% para o N, P, K, Ca e Mg, respectivamente.

Com relação ao teor e quantidade acumulada de Zn e Cu na parte aérea (Tabela 17), constatou-se que, aos 35 DAS, os tratamentos não diferiram entre si quanto ao Zn; as plantas micorrizadas apresentaram um teor de Cu 140% e 71% maior que T₁ e T₂, respectivamente, e uma quantidade acumulada 142% superior a T₁, não diferindo, entretanto, de T₂. Aos 50 DAS, observou-se que T₁ apresentou significativamente maior teor de Zn do que T₂ e as plantas micorrizadas; estas superaram T₂ em 82%, no teor de Cu na parte aérea, não diferindo de T₁. Entretanto, a quantidade acumulada de Zn foi significativamente maior nas plantas T₂ e colonizadas por *G. etunicatum* (superaram T₁ em 42%), as quais ainda tiveram um acúmulo de Cu significativamente maior que T₁ e T₂, com incrementos de 108% e 47%, respectivamente. De modo geral, os acúmulos tiveram um aumento considerável aos 50 DAS, principalmente nas plantas micorrizadas, que apresentaram 207% e 109% mais de Zn e Cu na parte aérea, respectivamente.

Tabela 17. Teor e quantidade acumulada de Zn e Cu na parte aérea de feijoeiro não micorrizado (T₁-Testemunha com 0.3 ppm P; T₂-Testemunha com 3.0 ppm P) e micorrizado (GE- *Glomus etunicatum*) em duas épocas do ciclo da cultura (35 e 50 dias após semeadura - DAS).(Médias de quatro repetições).^{1/}

DIAS / FUNGOS	T ₁	T ₂	GE
Zn (ppm)			
35 DAS	98.5aB	94.6aA	114.7aA
50 DAS	132.7aA	100.5bA	102.3bA
Cu (ppm)			
35 DAS	20.6bA	29.0bA	49.5aA
50 DAS	27.1aA	17.1bB	31.1aB
Zn (ug)			
35 DAS	70.0aB	103.1aB	81.7aB
50 DAS	176.5bA	297.6aA	250.8aA
Cu (ug)			
35 DAS	14.8bB	30.8abB	35.8aB
50 DAS	35.9bA	51.0bA	74.8aA

^{1/}Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%. Letra minúscula refere-se à comparação na linha, enquanto maiúscula, na coluna.

5- DISCUSSAO

5.1- Cinética da absorção de P

Poucos são os trabalhos na literatura que tem por objetivo determinar os parâmetros cinéticos da absorção de P por plantas micorrizadas, visando elucidar os mecanismos envolvidos no processo de absorção de P pela simbiose. A afirmação de COOPER (1984), de que as modificações fisiológicas oriundas do estabelecimento da micorriza podem interferir nos aspectos relacionados à cinética de absorção, translocação e utilização do P, foi plenamente confirmada pelos resultados obtidos no presente estudo.

No experimento I, observou-se um efeito considerável do nível de P adicionado ao substrato, principalmente no comportamento dos endófitos (Tabela 2). Considerando-se o nível mais baixo de P (P_1 - 0.3 ppm) constatou-se que as plantas micorrizadas apresentaram uma tendência de aumento no V_{max} , diminuição no K_m e na C_{min} , ocorrendo uma inversão com o aumento no nível de P (P_2 - 3.0 ppm). FAQUIM (1988) também constatou uma diminuição na V_{max} com o aumento no fornecimento de nutrientes à planta.

As plantas cultivadas com um fornecimento mínimo de P parecem desenvolver um mecanismo mais eficiente de absorção do nutriente (EDWARDS e BARBER, 1976) e geralmente apresentam maior V_{max} e menor K_m (ANGHINONI e BARBER, 1980; LEE, 1982; McLACHLAN et alii, 1987), conforme o observado na menor dose de P empregada no experimento I.

O efeito mais drástico da adição de maior dose de P foi observado nas plantas colonizadas pelo fungo *G. etunicatum*, que tiveram uma redução de 59% na V_{max} (expressa em peso de matéria seca de raiz) e aumento de 57% no K_m e 162% na C_{min} , apesar de terem apresentado os maiores

pesos de matéria fresca e seca de raiz (Tabela 2). Estes resultados podem ser confrontados com os de FURLANI et alii (1984) que observaram uma taxa menor de absorção de P nos genótipos de sorgo que apresentaram as maiores produções de matéria seca de raiz. Segundo os autores, as menores taxas de absorção poderiam ser compensadas pelo maior sistema radicular, o qual teria maior habilidade em explorar o P.

A adição de maior dose de P ao substrato, também causou uma redução na porcentagem do comprimento de raiz infectada por *G. etunicatum*, mas não por *S. heterogama* (Tabela 4). Isso talvez esteja relacionado à diminuição da V_{max} , já que o número de sítios de absorção de P também diminuiu, embora a absorção de P não tenha sido prejudicada (Tabela 5), pois, possivelmente, foi compensada pelo aumento no sistema radicular.

Esses resultados confirmam, uma vez mais, a constatação de que a disponibilidade de P no substrato é o mais importante fator edáfico que afeta a micorriza, pois exerce um efeito duplo, controlando o grau de colonização das raízes pelo fungo (MOSSE, 1973) e o grau de micotrofismo (COOPER, 1975).

A inibição na colonização da raiz com o aumento no fornecimento de P, aqui verificado, é o resultado frequentemente observado (ROSS, 1971; MENGE et alii, 1978; SIQUEIRA et alii, 1984; LAMBAIS e CARDOSO, 1988). Em alguns casos, isso ocorre devido à diminuição na proporção de raízes micorrizadas, em função de um estímulo no crescimento do sistema radicular pelo fornecimento de P, o que pode ter ocorrido nas plantas infectadas por *G. etunicatum*, sem que tenha, necessariamente, ocorrido modificação na habilidade do fungo em infectar a planta (ABBOTT e ROBSON, 1977; BUWALDA et alii, 1982). Essa sensibilidade de *G. etunicatum* ao nível de P disponível, já foi observada em citros por CARDOSO et alii (1986) e ANTUNES e CARDOSO (1990). Segundo JASPER et alii (1979), quando há aumento no fornecimento de P, os isolados de fungo micorrízico podem diferir na sua

habilidade em infectar as raízes, o que poderia explicar o fato de *S. heterogama* não ter alterado a infecção da raiz com adição da maior dose de P.

Evidencia-se, portanto, que não é possível fazer generalizações a respeito do efeito de P, bem como de outros fatores, na colonização radicular. Há um nível ótimo destes fatores que permite a máxima expressão das características genotípicas do endófito, em função da adaptação diferencial dos isolados às condições edáficas (LAMBAIS e CARDOSO, 1988).

O mecanismo pelo qual o P interfere na colonização das raízes pelo fungo ainda não foi esclarecido, mas sabe-se que o responsável pelo controle da colonização é o teor de P na planta. Algumas hipóteses já foram formuladas na tentativa de explicar esse efeito do P: -em condições de deficiência de P, as lectinas da raiz formam dímeros com fosfatases ácidas, facilitando a penetração do fungo (WOOLHOUSE, 1975); -baixa concentração de P na planta induziria uma menor síntese de fosfolipídeos, aumentando a permeabilidade das membranas e, conseqüentemente, a exsudação de substâncias orgânicas na rizosfera, que estimulariam a penetração do fungo (RATNAYAKE et alii, 1978); - maior suprimento de P aumenta a concentração de açúcares nas células corticais, criando condições desfavoráveis à penetração e crescimento do fungo (AZCON e OCAMPO, 1981); - altos níveis de P na planta podeira reduzir a colonização pelo fungo, devido a menor concentração de carboidratos solúveis na raiz, como observado em trevo subterrâneo (JASPER et alii, 1979; SAME et alii, 1983).

Apesar de não haver especificidade nas associações micorrízicas, tem sido demonstrado que ocorrem certas associações preferenciais entre endófito e hospedeiro, que são traduzidas pelo grau de eficiência da simbiose, que segundo MOSSE (1975) é o grau de vantagem (nutricional ou outra) proporcionado à planta, devido a colonização da raiz pelo fungo. Nesse contexto, os

resultados obtidos no experimento II confirmam as observações de SILVEIRA e CARDOSO (1987b), de que as cultivares de feijão, Carioca e Negro Argel, formam micorrizas mais eficientes, na promoção do crescimento da planta e nutrição mineral, com *G. etunicatum* do que com *S. heterogama*. Esse efeito positivo do *G. etunicatum* também foi constatado pelos parâmetros cinéticos.

Assim, pelos resultados observados na tabela 7, constatou-se que a micorriza estabelecida por *G. etunicatum*, em ambas as cultivares, apresentou os parâmetros cinéticos de absorção de P mais satisfatórios do que a estabelecida por *S. heterogama*, ou seja, maior V_{max} , menor K_m e C_{min} . Fato interessante ocorrido é que para plantas com peso de raiz bastante próximos (T-P2 e *Glomus* na cv Carioca, por exemplo) observaram-se valores de V_{max} , K_m e C_{min} com mais de 100% de vantagem para as plantas micorrizadas, confirmando o papel da simbiose na absorção de P, em substratos com baixa disponibilidade de P.

Como no experimento I, *Scutellospora* apresentou menores porcentagens de comprimento de raiz infectada (Tabela 4 e 9) do que *Glomus*, o que talvez tenha contribuído para a diferença de resposta observada. Essa menor colonização das raízes promovida pelo primeiro endófito já foi constatado por SILVEIRA e CARDOSO (1987b) em três cultivares de feijão cultivadas em diferentes solos.

Um aspecto a ser considerado nos estudos de absorção diz respeito à diferença que existe entre as plantas, a nível de cultivar, quanto à capacidade de absorver um dado íon e aos mecanismos envolvidos nessa absorção (CLARK, 1983; LINDGREN et alii, 1977; NIELSEN e BARBER, 1978; FURLANI, 1988; ANGHINONI et alii, 1989). As cultivares de feijão empregadas não apresentaram grandes diferenças nos parâmetros cinéticos. Valores bem próximos de V_{max} , expressa por planta, foram observados, enquanto que a velocidade por unidade de peso de raiz variou em função do crescimento diferencial do sistema radicular das cultivares.

A maior diferença entre elas ocorreu nos valores de K_m , os quais foram maiores na Negro Argel. Os parâmetros cinéticos de absorção iônica e as características morfológicas da raiz são geneticamente controlados, mas, como observado, podem ser modificados pela adubação fosfática e pela presença de fungos micorrízicos.

Os resultados mostram que há viabilidade no emprego dos parâmetros cinéticos da absorção de P para fins de seleção de fungos micorrízicos eficientes, visto que a associação estabelecida por *G. etunicatum*, que mostrou parâmetros cinéticos satisfatórios (NIELSEN e BARBER, 1978; McLACHLAN et alii, 1987), também foi eficiente na promoção do crescimento.

No experimento III, no qual foi verificado o efeito da micorrização em duas fases do ciclo da planta, início do florescimento (35 DAS) e enchimento das vagens (50 DAS), constatou-se que V_{max} por planta, independente das plantas estarem ou não micorrizadas, praticamente não se alterou, ou seja, as raízes tiveram o mesmo número de sítios de absorção em ambos os estádios de desenvolvimento (Tabela 12). Entretanto, quando V_{max} foi expressa por unidade de peso de raiz, houve uma redução nas plantas mais velhas (50 DAS) concordando com as constatações de WARNCKE e BARBER (1974) e JUNGK e BARBER (1975) em milho e de EDWARDS e BARBER (1976) em soja, mas discordando de DREW et alii (1984) em cevada, que não obtiveram variação na V_{max} , com a idade da planta.

Os valores de K_m , no entanto, praticamente não se alteraram com a idade da planta, o que também foi observado em milho (JUNGK e BARBER, 1975), enquanto em plantas mais velhas de soja, o K_m aumentou (EDWARDS e BARBER, 1976). Já C_{min} variou não só com a idade da planta, mas também com o tratamento. Enquanto nas plantas que receberam maior dose de P (T_2) ocorreu um aumento na C_m com o envelhecimento da planta, concordando com EDWARDS e BARBER (1976), nas plantas micorrizadas houve uma redução de 5

vezes na C_{min} nas plantas mais velhas, o que confirma a observação de JUNG e BARBER (1975). Como a porcentagem do comprimento de raiz infectada triplicou dos 35 aos 50 DAS (Tabela 15), pode-se levantar a hipótese de que essa diminuição na C_{min} tenha sido consequência do aumento da infecção radicular.

De modo geral, nos três experimentos, as plantas colonizadas por *G. etunicatum* apresentaram as maiores porcentagens de infecção na raiz, o que pode ter sido a causa dessas plantas terem mostrado os maiores valores de V_{max} e menores C_{min} .

SANDERS et alii (1977) e GRAHAM et alii (1982) sustentam a idéia de que aumento no crescimento da planta, em função da maior absorção de P promovida pela presença da micorriza, é proporcional à extensão do desenvolvimento da hifa externa, a qual está correlacionada com a quantidade de infecção (SANDERS et alii, 1977; KUCEY e PAUL, 1982). HEPPEL (1981) observou que a proporção entre o micélio externo e interno foi de 1:1, enquanto GRAHAM et alii (1982) não obtiveram correlação entre infecção micorrízica e a quantidade de hifa externa. A discrepância nos resultados observados na literatura é decorrente das diferenças de metodologia, bem como da influência de fatores como o nível de P disponível (SANDERS et alii, 1977; ABBOTT et alii, 1984) e pH do solo (GRAHAM et alii, 1982) que afetam de forma diferente o micélio interno e externo, dependendo da espécie fúngica. Nesse aspecto, PACOVSKY et alii (1986a) constataram que a biomassa fúngica intraradicular variou muito mais com a espécie de fungo do que a porcentagem de colonização, sendo que a extensão da colonização e a resposta de crescimento foi específica para cada hospedeiro, o que também foi constatado no experimento II.

As diferenças de comportamento entre os endófitos também são esperadas. ABBOTT e ROBSON (1985) constataram que alguns endófitos que apresentaram um

reduzido micélio externo causaram um maior crescimento da planta do que outros com abundante micélio, talvez porque, apesar de escasso, estivesse melhor distribuído no solo, o que segundo TINKER (1975) é fundamental para maior absorção de nutrientes. Portanto, a resposta positiva de *Glomus* pode não ter sido necessariamente devido a maior colonização das raízes, mas talvez, à melhor distribuição do micélio externo no solo.

Analisando-se conjuntamente os três experimentos quanto à cinética de absorção de P, observa-se que, de modo geral, as plantas micorrizadas apresentaram maior V_{max} , menor K_m e C_{min} . Comparando-se os resultados obtidos com os escassos dados da literatura, constatou-se que o aumento em V_{max} concorda com as observações de KARUNARATNE et alii (1986) e FAQUIM (1988) em soja, e significa que houve um aumento no número de sítios de absorção por unidade de raiz, conferido pelas hifas externas do fungo, ou no número de giros do carregador na membrana plasmática (DREW et alii, 1984).

Menor K_m em planta micorrizada só foi observado por CRESS et alii (1979) em raiz destacada de tomateiro, cujo trabalho, no entanto, é passível de críticas: a atividade da raiz quanto à absorção de um determinado íon é comandada pela demanda da parte aérea (JUNGK e BARBER, 1975), e portanto, o emprego de raiz destacada no estudo de cinética não reflete a absorção real do nutriente; as plantas micorrizadas e não micorrizadas não foram cultivadas nas mesmas condições de disponibilidade de P, ou seja, as primeiras receberam fosfato solúvel, e as últimas, fosfato de baixa solubilidade; conforme criticado por KARUNARATNE et alii (1986), as plantas de tomate passaram por privação de P por 8 dias, período este que deveria se limitar a 1-2 dias. Segundo LEE (1982), as plantas que passam por um período de deficiência do elemento aumentam a concentração de carboidratos na raiz, e com o fornecimento do íon, sua absorção é mais rápida. No

presente estudo, no entanto, as plantas receberam a mesma forma de fosfato solúvel em todos os experimentos, passaram por um período de privação de P de 40 horas (conforme metodologia descrita) e mesmo assim, apresentaram menor K_m . Diminuição no valor de K_m significa que houve um aumento de afinidade ao íon, ou seja, as plantas micorrizadas apresentaram uma maior afinidade ao P dada pela hifa e/ou pela raiz infectada. A observação de CARTWRIGHT (1972) e LEE (1982) de que a deficiência de P é a principal causa da diminuição do K_m , não se aplica aos resultados obtidos neste experimento, pois estes mostraram justamente o contrário, como no experimento II onde as plantas melhor nutridas em P (Tabela 10) tiveram menor K_m (Tabela 7), principalmente as micorrizadas.

Os menores teores de P observados nesse trabalho, 0.11% a 0.18% (Tabelas 5, 10 e 16), apesar de serem considerados deficientes para o feijoeiro (WILCOX e FAGERIA, 1976), talvez ainda não tivessem atingido níveis de deficiência capazes de realmente induzir diminuição no valor do K_m , ou seja, as plantas precisariam estar com maior deficiência em P. Esses resultados também discordam de FAQUIM (1988) que observou maior K_m em plantas de soja deficientes em P (0.05% P).

Menores valores de C_{min} observados nas plantas micorrizadas, salvo algumas exceções, significam que as plantas foram capazes de extrair e reter o P nas raízes, mesmo a baixas concentrações na solução, o que concorda com FAQUIM (1988). PACOVSKY e FULLER (1986) concluíram que as plantas micorrizadas podem usar o P-lábil do solo. Esse mecanismo desenvolvido pela micorriza é importante, principalmente nas regiões tropicais, onde a disponibilidade de P na solução do solo é baixa. Além disso, essa característica pode estar relacionada ao fator adaptativo das espécies fúngicas, isto é, talvez as espécies encontradas em regiões de cerrado tenham a capacidade de alcançar valores de C_{min} menores que as nativas de solos

mais férteis.

Quanto ao influxo de P, os resultados observados concordam plenamente com as constatações de SANDERS e TINKER (1973), SMITH (1982), FAQUIM (1988), SMITH (1990) e outros, de que as plantas micorrizadas apresentam maior influxo de P de que as não micorrizadas, nas mesmas condições ambientes. Isto significa que para uma mesma concentração externa de P, a planta micorrizada absorve mais P do que a não micorrizada, ou porque possui maior V_{max} , que tem maior efeito no influxo do que o K_m (VILELA e ANGUINONI, 1984) ou porque possui maior afinidade ao P, menor K_m . No experimento I, as tendências observadas no influxo líquido foram as mesmas, independentemente de ser expresso em unidade de peso de raiz ou por planta (Tabela 3, Figuras 2, 3 e 4), concordando com as constatações de FAQUIM (1988) em soja. Observou-se que os maiores influxos foram obtidos nas plantas colonizadas, tanto por *G. etunicatum* como por *S. heterogama*, na menor dose de P. O menor influxo foi constatado nas plantas infectadas por *G. etunicatum* na maior dose de P adicionada, mesmo quando expresso por planta, apesar de ter produzido maior peso de raiz. Essa observação não concorda com a de SMITH (1982) que obteve maior influxo de P em plantas micorrizadas em todas as doses de P. Menor efluxo aparente (Tabela 3) foi observado nas plantas colonizadas por *G. etunicatum* na menor dose de P, ou seja, as plantas tiveram maior capacidade de reter o P na raiz, em condições de baixa disponibilidade de P na solução. O contrário ocorreu na maior dose de P (P_2), havendo maior perda de P da raiz.

No experimento II, além do efeito da micorrização da planta, também foi verificado diferença no comportamento das cultivares e da combinação cultivar-fungo com relação ao influxo líquido de P (Tabela 8, Figuras 6, 7 e 8). A cultivar carioca colonizada por *G. etunicatum* sempre apresentou maior influxo, independentemente da unidade empregada para expressá-lo, o que não ocorreu com a cultivar

Negro Argel. O efluxo aparente, no entanto, sempre foi menor nas plantas colonizadas por *G. etunicatum* (Tabela 8), em ambas as cultivares. Isto confirma a possibilidade, já discutida, do emprego da cinética de absorção para seleção de fungos eficientes. SANDERS et alii (1977) também verificaram que aumento no influxo ocorreu em endófitos eficientes na redução da proporção raiz:parte aérea.

No experimento III, observou-se que as plantas mais jovens micorrizadas apresentaram o maior influxo e influxo líquido de P por unidade de peso de raiz, provavelmente porque apresentaram menor peso de raiz associado a uma maior V_{max} (Tabela 13 e 14, Figuras 10 e 11). LINDGREN et alii (1977), em feijoeiro, também constataram correlação negativa entre peso seco de raiz e taxa de absorção de P. Quando o influxo e influxo líquido foram expressos por planta, as plantas micorrizadas, em ambos os estádios de desenvolvimentos, superaram a testemunhas (Tabela 13 e 14, Figuras 12 e 13), porque apresentaram maior V_{max} . Menor efluxo aparente (Tabelas 13 e 14) foi observado pelas plantas micorrizadas mais velhas (50 DAS), provavelmente, porque apresentaram maior infecção radicular e menor C_{min} , retendo, portanto, mais P na raiz e/ou na hifa.

SMITH (1982) constatou que a porcentagem de infecção na raiz de trevo afetou o influxo de P, principalmente em plantas jovens (SMITH, 1980), ou seja, nestas, a fração da infecção radicular que está ativa é maior, havendo grande desenvolvimento de arbúsculos. No presente experimento, ocorreu pequena infecção nas plantas mais jovens (35 DAS) o que, no entanto, não descarta a possibilidade de ser mais ativa, gerando maior V_{max} e influxo de P. Já nas plantas mais velhas, a maior V_{max} e influxo talvez tenham sido consequência da maior infecção radicular (JAKOBSEM, 1986) causando menor C_{min} .

Embora os mecanismos pelos quais as plantas micorrizadas apresentam maior absorção de P ainda não tenham

sido esclarecidos, FAQUIM (1988) relacionou alguns aspectos da fisiologia e bioquímica da simbiose que podem estar envolvidos: 1- as plantas micorrizadas apresentam um teor de P orgânico (P_o) nas folhas superior ao das não micorrizadas (ALLEN et alii, 1981; PEREIRA et alii, 1987), o que pode ser atribuído a maior taxa de conversão de P inorgânico (P_i) a P_o , constatado em plantas micorrizadas (BIELESKI, 1973). Isso acarretaria um aumento no gradiente de P_i das raízes para as folhas, facilitando a absorção de P, e portanto, aumentando V_{max} e diminuindo C_{min} ; 2- há constatação da atividade de enzimas, como a quinase de polifosfato, envolvidas na formação de grânulos de polifosfato na hifa fúngica (CAPPACIO e CALLOW, 1982), o que levaria a uma baixa concentração interna de P_i , e portanto, diminuição do efluxo de P; 3- alta atividade de polifosfatases em planta micorrizada, principalmente na hifa interna (CALLOW et alii, 1978), que estariam envolvidas na quebra de polifosfatos e liberação de P_i , que seria, então, transferido dos arbúsculos para o hospedeiro, mantendo um nível baixo de P_i na raiz (BONFANTE-FASOLO e GRIPPIOLO, 1982); 4- presença de fosfatases alcalinas de origem fúngica podem estar envolvidas no processo de absorção ativa de P (COOPER, 1984).

Além desses aspectos, que de certa forma estão mais relacionados à absorção de P, deve-se considerar que outras alterações fisiológicas também podem estar contribuindo para modificar os parâmetros cinéticos e a absorção de P, como por exemplo, a menor resistência das plantas micorrizadas à absorção e translocação de água e nutrientes (KRISHMA et alii, 1981), maior produção de fatores de crescimento e hormônios (ALLEN et alii, 1980 e 1982), e alteração em constituintes químicos celulares ou aparecimento de outros específicos de plantas micorrizadas (PACOVSKY e FULLER, 1988; HO, 1977).

5.2 - Crescimento e nutrição mineral

Para determinar o efeito da colonização por fungo micorrízico no desenvolvimento e nutrição mineral do hospedeiro, devem ser empregadas plantas não micorrizadas, mas morfo e nutricionalmente similares às micorrizadas (PACOVSKY e FULLER, 1986). Ou seja, em um substrato com pouco P disponível, plantas não micorrizadas devem ser supridas com P suficiente para alcançar, supostamente, o mesmo grau de desenvolvimento fisiológico que permita a comparação com plantas micorrizadas (PACOVSKY et alii, 1986a). Para SMITH e DAFT (1977) e PACOVSKY (1986) comparações entre plantas micorrizadas e não micorrizadas só devem ser feitas se estas tiverem peso de matéria seca de parte aérea, proporção raiz:parte aérea e teor de P similares e estiverem no mesmo estágio de desenvolvimento. Baseando-se nessa premissa, utilizou-se em todos os experimentos uma testemunha, planta não micorrizada, que recebeu uma dose de P (3.0 ppm) que lhe garantiu um adequado desenvolvimento, e que foi considerada uma planta melhor nutrida, principalmente em P. Assim, esperava-se que as plantas micorrizadas, adubadas com 1/10 da concentração de P, tivessem crescimento e estado nutricional similares à testemunha melhor suprida em P. Os resultados do presente trabalho indicaram que, no geral, pelo menos para o peso de matéria seca da parte aérea (PMSPA) e teor de P na parte aérea, as plantas micorrizadas não diferiram das testemunhas que receberam maior dose de P (T₂), as quais foram, portanto, um controle adequado.

Com relação ao crescimento das plantas, constatou-se que no experimento I, as maiores produções de matéria seca (Tabela 4) e as maiores eficiências relativas (Tabela 18) foram observadas nas plantas colonizadas por *G. etunicatum* em ambas as doses de P adicionadas e nas colonizadas por *S. heterogama* na maior dose de P, as quais

Tabela 18. Relação raiz:parte aérea (R/PA), eficiência relativa da simbiose (ERS) e índice de utilização de P para nodulação (IUP) no feijoeiro não micorrizado (T- Testemunha) e micorrizado (GE- *Glomus etunicatum*; SH- *Scutellospora heterogama*), com dois níveis de P (P₁- 0.3 ppm; P₂- 3.0 ppm).

TRATAMENTOS	R:PA	ERS ^{1/}	IUP ^{2/}
	g/g	%	mg/mg
T-P ₁	0.87	-	12.2
T-P ₂	0.71	(37) ^{3/}	16.8
GE-P ₁	0.64	34	25.0
GE-P ₂	0.91	39	30.6
SH-P ₁	0.92	12	10.4
SH-P ₂	0.74	40	17.8

^{1/}ERS (%) = $\frac{\text{MS planta micorrizada} - \text{MS (T-P}_1\text{)}}{\text{MS planta micorrizada}} \times 100$

^{2/}IUP = MS nódulo / P acumulado (mg/mg)

^{3/}Eficiência de T-P₂ em relação a T-P₁.

não diferiram da testemunha melhor suprida em P. Essa observação é particularmente importante, quando o objetivo é selecionar fungos eficientes, pois a eficiência da associação é variável com a disponibilidade de P no solo (SPARLING e TINKER, 1978; CLARKE e MOSSE, 1981; KUO E HUANG, 1982). Além disso, ainda observou-se que, enquanto a colonização das plantas por *G. etunicatum* diminuiu com o aumento na adição de P, esta não influenciou a taxa de colonização por *S. heterogama*.

Nesse caso, parece que a alteração no nível de P no substrato afetou principalmente a habilidade do fungo em promover aumento no crescimento das plantas (Tabela 4). Assim, enquanto *G. etunicatum* foi eficiente em ambas as doses de P, apesar da variação na infecção, *S. heterogama* só diferiu da testemunha suprida com menor nível de P, quando houve maior adição de P (P₂). Segundo MOSSE (1981), a eficiência simbiótica é afetada por fatores que controlam o alastramento do fungo no solo, como o nível de P disponível (ABBOTT et alii, 1984) e que afetam a translocação e a liberação do P na raiz do hospedeiro.

No entanto, esses resultados não foram observados quanto à nodulação e fixação de N₂. Nesse caso, constatou-se um efeito apreciável do *G. etunicatum*, principalmente na maior dose de P (Tabela 4), que também foi mais eficiente no uso do P para produção de nódulos (Tabela 18), apresentando uma relação P/N maior (Tabela 19). Esse efeito benéfico do estabelecimento da associação micorrízica, bem como o efeito sinérgico decorrente da presença da dupla associação, fungo micorrízico e bactéria fixadora de N₂, no feijoeiro, já foram demonstrados por DAFT e EL-GIHMI (1974), SILVEIRA e CARDOSO (1987a,b) e FERREIRA (1987).

Uma maior nodulação e fixação do N₂ na maior dose de P já era esperada, pois segundo GRAHAM e ROSAS (1979) e BONETTI et alii (1984), PEREIRA e BLISS (1987), a fixação do N₂ no feijoeiro está altamente correlacionada com a adubação fosfática e teor de P nos nódulos, pois estes são considerados grande consumidores de P (SAITO e RUSCHEL, 1978). O aumento na nodulação promovido pelo P e pela micorriza também já foi demonstrado por SILVEIRA e CARDOSO (1987a).

Tabela 19. Relação entre a concentração de alguns nutrientes na parte aérea de feijoeiro não micorrizado (T-Testemunha) e micorrizado (GE- *Glomus etunicatum*; SH- *Scutellospora heterogama*), com dois níveis de P (P₁- 0.3 ppm; P₂- 3.0 ppm).

TRATAMENTOS	P/N	P/Zn	P/Cu	P/Mn	Mn/Fe
	_____%/_____%				
T-P ₁	0.04	15.6	70.0	1.14	6.22
T-P ₂	0.08	30.7	192.3	3.46	3.36
GE-P ₁	0.08	26.5	147.7	2.95	3.74
GE-P ₂	0.10	37.3	227.9	2.83	4.30
SH-P ₁	0.06	26.3	162.2	2.74	4.29
SH-P ₂	0.08	42.4	218.8	3.10	4.31

No experimento II, constatou-se que, quanto à produção de matéria seca (Tabela 9) e eficiência relativa da simbiose (Tabela 20), somente as plantas colonizadas por *G. etunicatum* foram similares às não micorrizadas que receberam maior dose de P. Baseando-se nas observações do experimento I, tal resultado é plenamente justificado, pois este endófito para gerar simbioses mais eficientes necessitou de maior nível de P disponível no substrato. A diminuição na relação raiz:parte aérea nas plantas micorrizadas e não micorrizadas que receberam maior dose de P (Tabela 20) indicou um aumento na parte aérea, que, no entanto, foi variável para cada cultivar.

Tabela 20. Relação raiz:parte aérea (R/PA), eficiência relativa da simbiose (ERS) e índice de utilização de P para nodulação (IUP) em duas cultivares de feijão (Carioca e Negro Argel) na ausência (T-P₁- Testemunha com 0.3 ppm P; T-P₂- Testemunha com 3.0 ppm P) e presença de micorriza (GE- *Glomus etunicatum*; SH- *Scutellospora heterogana*).

TRATAMENTOS	R:PA	ERS ^{1/}	IUP ^{2/}
	g/g	%	mg/mg
CARIOCA			
T-P ₁	1.20	-	5.22
T-P ₂	0.99	(44) ^{3/}	16.04
GE	0.89	43	10.86
SH	0.96	28	5.04
NEGRO ARGEL			
T-P ₁	1.12	-	9.15
T-P ₂	0.63	(58)	13.67
GE	0.96	54	9.56
SH	0.73	35	4.53

^{1/}ERS (%) = $\frac{\text{MS planta micorrizada} - \text{MS T-P}_1}{\text{MS planta micorrizada}} \times 100$

^{2/}IUP = MS nódulos, mg/ P acumulado, mg

^{3/}Eficiência de T-P₂ em relação a T-P₁.

O efeito mais marcante em quase todos os experimentos envolvendo MVA é o aumento do crescimento da planta (LOPES et alii, 1983). A diminuição na relação raiz:parte aérea é indicativo de que a planta micorrizada está sendo mais eficiente na alocação de C (HARRIS et alii, 1985; SNELLGROVE et alii, 1982), produzindo maior massa de parte aérea do que de raiz. Isso pode estar associado a

aumentos nas taxas de fotossíntese e transpiração observados em plantas micorrizadas, devido a menor resistência difusiva da folha (ALLEN et alii, 1981).

A nodulação das plantas, em ambas as cultivares, foi favorecida pela micorrização por *G. etunicatum*, mas não por *S. heterogama* (Tabela 9), provavelmente porque a absorção de P por este endófito foi baixa (Tabela 10), apesar da maior nodulação ter ocorrido na testemunha melhor suprida em P. Entretanto, observando-se as tabelas 20 e 21 constatou-se que T-P₂ e as colonizadas por *G. etunicatum* tiveram semelhantes índices de eficiência de utilização de P para nodulação e relação P/N.

Tabela 21. Relação entre a concentração de alguns nutrientes na parte aérea de duas cultivares de feijão (Carioca e Negro Argel) na ausência (T₁- Testemunha com 0.3 ppm P; T₂- Testemunha com 3.0 ppm P) e presença de micorriza (GE- *Glomus etunicatum*).

TRATAMENTOS	P/N	P/Fe	P/Zn	P/Cu	P/Mn	Mn/Fe
_____/_____/_____/_____/_____/_____/_____ %/%						
CARIOCA						
T-P ₁	0.05	6.3	15.0	80.0	3.7	1.7
T-P ₂	0.09	5.5	18.8	146.7	5.3	1.0
GE	0.09	6.2	17.5	59.5	3.7	1.7
SH	0.07	8.4	18.6	81.8	11.1	0.8
NEGRO ARGEL						
T-P ₁	0.05	5.3	12.1	68.2	3.8	1.4
T-P ₂	0.09	6.7	23.5	118.8	4.0	1.7
GE	0.08	7.8	24.4	69.0	5.0	1.6
SH	0.06	2.0	17.0	61.5	6.3	0.3

Segundo BARRADAS et alii (1989) e HUNGRIA e NEVES (1986) as cultivares Carioca e Negro Argel são bastante similares com relação à fixação do N₂, daí não terem ocorrido grandes diferenças entre elas.

A micorrização do feijoeiro só mostrou efeito positivo no crescimento das plantas aos 50 DAS, quando então as plantas colonizadas por *G. etunicatum* e as não micorrizadas, mas melhor supridas em P, foram semelhantes na produção de matéria seca (Tabela 15) e eficiência relativa (Tabela 22).

Tabela 22. Índice de eficiência (IE) na utilização de nutrientes e eficiência relativa da simbiose (ERS) em feijoeiro não micorrizado (T₁- Testemunha com 0.3 ppm P; T₂- Testemunha com 3.0 ppm P) e micorrizado (GE- *Glomus etunicatum*) em duas épocas do ciclo da cultura (35 e 50 dias após semeadura- DAS).

TRATAM	TEN ^{1/}	IEP	IEK	IECa	IEMg	IECu	IEZn	ERS ^{2/}
g ² MS/mg								%
T ₁ -35	0.02	0.46	0.03	0.05	0.14	7	30	-
T ₂ -35	0.04	0.44	0.04	0.06	0.32	12	40	(36) ^{3/}
GE-35	0.02	0.39	0.03	0.03	0.16	7	15	4
T ₁ -50	0.06	0.83	0.05	0.07	0.33	10	50	-
T ₂ -50	0.14	1.38	0.12	0.12	0.33	30	170	(55)
GE-50	0.11	1.04	0.12	0.10	0.29	30	80	46

^{1/}IE calculado de acordo com SIDDIQI e GLASS (1981).

^{2/} ERS(%) = $\frac{\text{MS planta micorrizada} - \text{MS testemunha (T}_1\text{)}}{\text{MS planta micorrizada}} \times 100$

^{3/}Eficiência de T₂ em relação a T₁.

A nodulação destas plantas aos 50 DAS (fase de enchimento das vagens), também foi maior que aos 35 DAS (dados não mostrados) e as plantas tiveram uma relação P/N também mais adequada (Tabela 23), baseando-se em WILCOX e FAGERIA (1976). Em geral, o que se observa é que após o florescimento inicia-se um processo de senescência dos nódulos e queda na atividade da nitrogenase (FRANCO et alii, 1979; HUNGRIA et alii, 1985; HUNGRIA e NEVES, 1986). A maior nodulação das plantas aos 50 DAS, provavelmente, ocorreu em função da absorção de P que só foi acumulado satisfatoriamente na planta aos 50 DAS (Tabela 16).

Tabela 23. Relação P/N, P/Zn e P/Cu na parte aérea de feijoeiro não micorrizado (T₁- Testemunha com 0.3 ppm P; T₂- Testemunha com 3.0 ppm P) e micorrizado (GE- *Glomus etunicatum*), em duas épocas do ciclo da cultura (35 e 50 dias após semeadura).

TRATAMENTOS	P/N	P/Zn	P/Cu
	<hr style="border-top: 1px solid black;"/> %/ % <hr style="border-top: 1px solid black;"/>		
T ₁ -35	0.05	15.23	72.82
T ₂ -35	0.08	26.43	86.21
GE-35	0.05	13.95	32.32
T ₁ -50	0.07	12.06	59.04
T ₂ -50	0.10	20.90	122.81
GE-50	0.10	23.46	77.17

Segundo SMITH (1982) a concentração de nutrientes nos tecidos pode ser afetada pelo efeito de diluição, como consequência do crescimento da planta, não dando, portanto, nenhuma indicação da eficiência com que o sistema radicular absorve e a planta utiliza determinado nutriente. Como nos experimentos conduzidos ocorreu efeito de diluição, principalmente para o N, determinou-se o índice de eficiência na utilização do nutriente (SIDDIQI e GLASS, 1981), como uma ferramenta, talvez mais adequada, para auxiliar na interpretação e discussão dos resultados.

As tabelas 5 e 6, referentes ao experimento I, mostram os valores médios do teor e quantidade acumulada de macro e micronutrientes na parte aérea. Se os teores forem comparados com os obtidos ou recomendados por HIROCE et alii (1969 e 1970), COBRA NETO et alii (1971), WILCOX e FAGERIA (1976), FEITOSA et alii (1980), MALAVOLTA et alii (1989), verifica-se que as plantas tiveram teores baixos de N, P e K, adequados de Ca, Mg, Fe, Zn e Cu e alto de Mn. O teor alto de Mn, que nas plantas da testemunha (T-P₁) atingiu níveis tóxicos (WILCOX e FAGERIA, 1976) deve ter sido consequência da esterilização do substrato por autoclavagem, que como se sabe, libera Mn (JOHNSON e CURL, 1972). Essa liberação de Mn pode ter prejudicado a absorção de outros nutrientes e a fixação do N₂ (DOBEREINER, 1966).

Comparando-se as tabelas 2, 3 e 5, observa-se que as plantas colonizadas por *G. etunicatum* e que receberam maior dose de P (GE-P₂) tiveram a menor V_{max} , os maiores valores de K_m e C_{min} e menor influxo líquido, mas foram as que absorveram e acumularam mais P na parte aérea. Provavelmente, isso tenha sido consequência do aumento no sistema radicular provocado pela adição de P, que compensou o menor influxo, como constatado por FURLANI et alii (1984). No entanto, observando-se a tabela 24, constata-se que estas plantas foram pouco eficientes na utilização do P absorvido, pois a produção de matéria seca foi similar à das plantas dos demais tratamentos, excetuando T-P₁ e SH-P₁ (Tabela 4).

Tabela 24. Índice de eficiência (IE) na utilização de nutrientes pelo feijoeiro não micorrizado (T-Testemunha) e micorrizado (GE- *Glomus etunicatum*; SH- *Scutellospora heterogama*), com dois níveis de P (P₁- 0.3 ppm; P₂- 3.0 ppm).^{1/}

TRATAM.	IE _N	IE _P	IE _K	IE _{Ca}	IE _{Mg}	IE _{Fe}	IE _{Zn}	IE _{Cu}	IE _{Mn} ^{2/}
<hr/> g ² MS/mg <hr/>									
T-P ₁	0.04	1.1	0.05	0.08	0.34	8.1	17.5	84.2	1.2
T-P ₂	0.09	1.2	0.11	0.13	0.77	14.2	36.1	236.6	4.3
GE-P ₁	0.10	1.3	0.10	0.16	0.70	15.4	34.4	200.9	4.3
GE-P ₂	0.10	1.0	0.10	0.13	0.56	12.4	36.7	205.7	3.0
SH-P ₁	0.07	1.1	0.07	0.09	0.48	13.7	31.2	201.2	3.2
SH-P ₂	0.11	1.5	0.13	0.16	0.80	18.8	63.2	328.2	4.2

^{1/}IE calculado de acordo com SIDDIQI e GLASS (1981).

^{2/}Para o Mn considerou-se Índice de resistência da planta, segundo BATAGLIA e MASCARENHAS (1978).

O P absorvido pelas plantas, neste caso, provavelmente beneficiou a nodulação (Tabela 4 e 18), gerando um incremento de 128% e 632% no peso de nódulos em relação a T-P₂ e T-P₁, respectivamente, mas não favoreceu a fixação do N₂ com a mesma intensidade (Tabela 4).

Considerando-se que essas plantas (GE-P₂) estavam associada a dois microssimbiontes, fungo micorrízico e rizóbio, sugere-se que o aumento na absorção de P tenha

possivelmente desequilibrado o sistema, o que causou um maior dreno de C (KUCEY e PAUL, 1982; HARRIS et alii, 1985) principalmente pelo rizóbio, já que a nodulação aumentou e a colonização interna pelo fungo diminuiu. Talvez o rizóbio tenha sido mais competitivo que o fungo no aproveitamento do P. CASSMAN et alii (1981) demonstraram que as estirpes de rizóbio são diferentes quanto ao armazenamento e utilização do P, podendo ocorrer diferença na interação rizóbio-fungo micorrízico e portanto na resposta da dupla simbiose (PACOVSKY et alii, 1986c).

Como já foi dito, excetuando-se a testemunha T-P₁ e as plantas colonizadas por *S. heterogama* com adição de menor dose de P (SH-P₁), os demais tratamentos tiveram índices de utilização dos macronutrientes (Tabela 24) bem próximos e inclusive similares aos da testemunha melhor nutrida em P (T-P₂). Já com relação aos micronutrientes, observou-se que plantas da testemunha (T-P₁) foram comparativamente pouco eficientes no uso dos nutrientes para produção de matéria seca de parte aérea. Tanto as plantas micorrizadas como T-P₂ (Tabelas 19 e 24) foram 3 a 4 vezes mais resistentes ao Mn do que T-P₁, porque absorveram mais P (maior P/Mn) ou, no caso das plantas micorrizadas, retiveram o Mn nas hifas do fungo, diminuindo sua translocação para a parte aérea (PACOVSKY, 1986).

Com relação às plantas colonizadas por *S. heterogama*, no experimento I, observou-se que na maior dose de P (SH-P₂) as plantas apresentaram índices relativamente mais elevados de utilização de P, Zn e Cu (Tabela 24), isto é, produziram a mesma quantidade de matéria seca que as plantas colonizadas por *Glomus* e T-P₂ (Tabela 4), mas com menores quantidades absorvidas destes nutrientes (Tabela 5 e 6).

Comparando-se os valores médios dos teores de macro e micronutrientes (Tabelas 10 e 11), no experimento II, com as análises foliares disponíveis na literatura citada anteriormente, constatou-se que, de modo geral, os

teores dos nutrientes estão adequados à cultura. Com base nos dados de WILCOX e FAGERIA (1976), as plantas da cultivar Negro Argel colonizadas por *S. heterogama* apresentaram níveis tóxicos de Fe, enquanto que as da cultivar Carioca colonizadas por *Glomus* atingiram níveis tóxicos de Cu e Mn na parte aérea. Os teores de Mn, com exceção das plantas colonizadas por *Scutellospora*, estavam elevados (acima de 300 ppm).

No geral, as plantas micorrizadas não diferiram de T-P₂ quanto à quantidade acumulada de macronutrientes (Tabela 10) e ao índice de eficiência de utilização destes nutrientes na produção de matéria seca (Tabela 25). A mesma tendência foi observada com relação aos micronutrientes. As relações Mn/Fe e P/Fe foram bastante alteradas pela colonização das plantas por *S. heterogama*, devido à elevada absorção de Fe, na cv Negro Argel, e à adequada absorção do elemento, na Carioca (Tabela 21). As plantas micorrizadas por *G. etunicatum* apresentaram maior teor e acúmulo de Cu do que T-P₂ (menor P/Cu), no entanto, não foram tão eficientes quanto estas na sua utilização, pois produziram o mesmo peso de matéria seca (Tabela 9).

Apesar das plantas T-P₂ e as colonizadas por *Glomus* terem apresentado as maiores quantidades acumuladas de Mn na parte aérea (Tabela 11), ainda tiveram o dobro da resistência a esse elemento que as testemunhas (T-P₁), embora as mais resistentes tenham sido as colonizadas por *Scutellospora* (Tabela 25). Este endófito, portanto, por algum mecanismo de exclusão e seletividade (PAKOVSKY, 1986; BETHLENFALVAY e FRANSON, 1989) ou porque foi capaz de manter nas plantas as relações P/Mn, Ca/Mn e Mg/Mn mais adequadas, conferiu às cultivares maior resistência à absorção do Mn, que, provavelmente, estava em maior disponibilidade no substrato e que foi absorvido em altas concentrações nos demais tratamentos.

Tabela 25. Índice de eficiência (IE) na utilização de nutrientes por duas cultivares de feijão (Carioca e Negro Argel) na ausência (T-P₁- Testemunha com 0.3 ppm P; T-P₂- Testemunha com 3.0 ppm P) e presença de micorriza (GE- *Glomus etunicatum*; SH- *Scutellospora heterogama*).^{1/}

TRATMEN.	IE _N	IE _P	IE _K	IE _{Ca}	IE _{Mg}	IE _{Fe}	IE _{Zn}	IE _{Cu}	IE _{Mn}
<hr/> g ² MS/mg <hr/>									
CARIOCA									
T-P ₁	0.05	0.9	0.04	0.07	0.35	5.7	13.4	72.0	3.2
T-P ₂	0.10	1.2	0.09	0.15	0.55	6.6	20.6	162.8	6.1
GE	0.11	1.2	0.08	0.13	0.42	6.9	19.7	67.6	4.1
SH	0.08	1.1	0.04	0.11	0.47	9.3	20.3	91.2	9.3
NEGRO ARGEL									
T-P ₁	0.04	0.8	0.04	0.06	0.28	4.5	11.3	62.5	3.4
T-P ₂	0.15	1.6	0.13	0.21	0.76	10.7	37.5	187.5	6.4
GE	0.11	1.4	0.11	0.18	0.54	11.4	33.3	97.4	6.9
SH	0.07	1.2	0.06	0.09	0.44	2.5	20.7	76.0	7.6

^{1/}IE calculado segundo SIDDIQI e GLASS (1981).

Para o Mn considerou-se Índice de resistência da planta, segundo BATAGLIA e MASCARENHAS (1978).

De acordo com as tabelas de análise foliar de feijoeiro, citadas anteriormente, no experimento III, os teores de K, Ca e Mg estavam em níveis adequados, enquanto os demais, de acordo com o tratamento, variaram desde níveis baixos até tóxicos, como o teor de Cu nas plantas micorrizadas (Tabela 16 e 17).

Apesar de absorver níveis tóxicos de Cu, as plantas micorrizadas não apresentaram sintomas e não ocorreu diminuição na produção de matéria seca (Tabela 15), reduzindo, no entanto, a relação P/Cu, principalmente aos 35

DAS (Tabela 23). Aos 50 DAS, a relação P/Cu aumentou porque houve diminuição no teor de Cu e aumento no P.

A micorrização das plantas somente mostrou algum efeito positivo aos 50 DAS. As quantidades acumuladas de nutrientes foram significativamente maiores aos 50 dias, principalmente na testemunha melhor suprida em P e na colonizada por *G. etunicatum*, as quais apresentaram os maiores índices de eficiência na utilização dos nutrientes (Tabela 22), resultando em maior eficiência da simbiose. A única exceção foi o Mg, que apesar de ter sido absorvido e acumulado muito mais nestes tratamentos, não contribuiu para maior produção de matéria seca que a testemunha (T₁-50).

Como discutido anteriormente, neste experimento, as diferenças no comportamento das plantas micorrizadas podem estar relacionadas à porcentagem de comprimento de raiz infectada, que mostrou-se 190% maior aos 50 DAS. A precocidade no estabelecimento da simbiose é fundamental para garantir um desenvolvimento adequado da planta, que cresce em condição de baixa disponibilidade de P, e principalmente, para culturas de ciclo curto (BETHLENFALVAY e YODER, 1981). Possivelmente, por algum problema do inóculo, o estabelecimento da associação foi moroso, se comparado aos demais experimentos nos quais plantas com 30 DAS já apresentavam 60% de colonização (Tabela 4).

A observação de que as plantas micorrizadas, no geral, apresentam maior teor de Cu e Zn e menor de Fe e Mn têm sido demonstrado na literatura (CARDOSO, 1985, 1986; PACOVSKY, 1986; PACOVSKY et alii 1986a; PACOVSKY e FULLER, 1988; BETHLENFALVAY e FRANSON, 1989; ARINES et alii, 1989). Entretanto, conforme os resultados obtidos neste estudo e as observações de LAMBAIS (1987), o estabelecimento da associação micorrízica pode alterar as exigências nutricionais da planta, além de causar mudanças nas relações entre os nutrientes. Isso talvez justifique o fato de que, como constatado, as plantas micorrizadas cultivadas em

condição de baixa disponibilidade de P foram capazes de utilizar os nutrientes absorvidos de maneira tão eficiente quanto as plantas que receberam 10 vezes mais P, na promoção do crescimento.

6 - CONCLUSOES

1- A associação micorrízica, influenciada pelo nível de P no substrato, pela combinação cultivar-fungo e pelo estágio de desenvolvimento da planta, afeta os parâmetros cinéticos de absorção radicular e o influxo de P.

2- Há relação entre o micotrofismo e os parâmetros cinéticos de absorção radicular de P, o que permite que a cinética de absorção de P seja empregada como critério de seleção de fungos micorrízicos eficientes.

3- A micorrização do feijoeiro causa alteração no estado nutricional da planta e nas relações entre os nutrientes.

4- A planta micorrizada, em condições de baixa disponibilidade de P, pode ser tão eficiente quanto a não micorrizada, cultivada em substrato com maior nível de P disponível, em relação à absorção e eficiência na utilização dos nutrientes.

7- LITERATURA CITADA

- ABBOTT, L.K. & ROBSON, A.D. Growth stimulation of subterranean clover with vesicular-arbuscular mycorrhizas. Australian Journal Agriculture Research, Melbourne, 28: 639-49, 1977.
- ABBOTT, L.K. & ROBSON, A.D. Formation of external hyphae in soil by four species of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. New Phytologist, Oxford, 99: 245-55, 1985.
- ABBOTT, L.K.; ROBSON, A.D.; DE BOER, G. The effect of phosphorus on the formation of hiphae in soil by the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus fasciculatum*. New Phytologist, Oxford, 97: 437-46, 1984.
- ALLEN, M.F. & BOOSALIS, M.G. Effects of two species of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on drought tolerance of winter wheat. New Phytologist, Oxford, 93: 67-74. 1983.
- ALLEN, M.F.; MOORE JR., T.S.; CHRISTENSEN, M. Phytohormone changes in *Bouteloa gracilis* infected by vesicular-arbuscular mycorrhizae. I- Citokinin increases in the host plant. Canadian Journal of Botany, Ottawa, 58: 371-4, 1980.
- ALLEN, M.F.; SMITH, W.K.; MORRE, S.M.; CHRISTENSEN, M. Comparative water relations and photosynthesis of mycorrhizal and non-mycorrhizal *Bouteloua gracilis*. New Phytologist, Oxford, 88: 683-93, 1981.
- ALLEN, M.F.; MOORE JR., T.S.; CHRISTENSEN, M. Phytohormones changes in *Bouteloua gracilis* infected by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. II- Altered levels of gibberillin-like substances and abscisic acid in the host plant. Canadian Journal of Botany, Ottawa, 60: 468-71, 1982.
- AMBLER, J.R. & YOUNG, J.L. Techniques for determining root lenght vesicular-arbuscular mycorrhizae. Soil Science Society American Journal, Madison, 41: 551-6, 1977.

- AMES, R.N.; REID, C.P.P.; PORTER, L.K.; CAMBARDELLA, C. Hyphal uptake and transport of nitrogen from two N-labelled sources by *Glomus mosseae*, a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus. New Phytologist, Oxford, 95: 381-96, 1983.
- AMES, R.N.; PORTER, L.K.; ST JOHN, T.; REID, C.P.P. Nitrogen sources and "A" values for vesicular-arbuscular and non-mycorrhizal sorghum grown at three rates of ^{15}N ammonium sulphate. New Phytologist, Oxford, 97: 269-76, 1984.
- ANGHINONI, I. & BARBER, S.A. Phosphorus influx and growth characteristics of corn roots as influenced by phosphorus supply. Agronomy Journal, Madison, 72: 685-8, 1980.
- ANGHINONI, I.; VOLKART, C.R.; FATTORE, N. ; ERNANI, P.R. Morfologia de raízes e cinética da absorção de nutrientes em diversas espécies e genótipos de plantas. Revista brasileira de Ciência do Solo, Campinas, 13: 355-61, 1989.
- ANTUNES, V. & CARDOSO, E.J.B.N. Growth and nutrient status of citrus plants as influenced by mycorrhiza and phosphorus application. Plant and Soil, The Hague, 131: 11-20, 1991.
- ARINES, J.; VILARINO, A.; SAINZ, A. Effect of different inocula of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on manganese content and concentration in red clover (*Trifolium pratense* L.) plants. New Phytologist, Oxford, 112: 215-9, 1989.
- ASIMI, S.; GIANINAZZI-PEARSON, V.; GIANINAZZI, S. Influence of increasing soil phosphorus levels on interactions between vesicular-arbuscular mycorrhizae and *Rhizobium* in soybeans. Canadian Journal of Botany, Ottawa, 58: 2200-5, 1980.
- AZCON, R. & OCAMPO, J.A. Factors affecting the vesicular-arbuscular infection and mycorrhizal dependence of thirteen wheat cultivars. New Phytologist, Oxford, 87: 677-85, 1981.

- AZCON, R.; BAREA, J.M.; HAYMAN, D.S. Utilization of rock phosphate in alkaline soils by plants inoculated with mycorrhizal fungi and phosphate-solubilizing bacteria. Soil Biology & Biochemistry, Oxford, 8: 135-8, 1976.
- AZCON-AGUILAR, C.; GIANINAZZI-PEARSON, V.; FARDEAU, J.C.; GIANINAZZI, S. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and phosphate-solubilizing bacteria on growth and nutrition of soybean in a neutral-calcareous soil amended with ^{32}P - ^{45}Ca -tricalcium phosphate. Plant and Soil, The Hague, 96: 3-15, 1986.
- BALIGAR, V.C. Absorption kinetics of Ca, Mg, Na and P by intact corn and onion roots. Journal of Plant Nutrition, New York, 8: 543-54, 1985.
- BALIGAR, V.C. & BARBER, S.A. Genotypic differences of corn for ion uptake. Agronomy Journal, Madison, 71: 870-3, 1979.
- BAREA, J.M. & AZCON-AGUILAR, C. Production of plant growth - regulating substances by the vesicular - arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. Applied Environmental Microbiology, Baltimore, 43: 810-3, 1982.
- BAREA, J.M. & AZCON-AGUILAR, C. Mycorrhizas and their significance in nodulating nitrogen - fixing plants. Advances in Agronomy, New York, 38: 1-54, 1983.
- BAREA, J.M.; ESCUDERO, J.L.; AZCON-AGUILAR, C. Effects of introduced and indigenous VA mycorrhizal fungi on nodulation, growth and nutrition of *Medicago sativa* in phosphate-fixing soils as affected by P fertilizers. Plant and Soil, The Hague, 54: 283-96, 1980.
- BAREA, J.M.; AZCON-AGUILAR, C.; AZCON, 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 Phytologist, Oxford, 106: 717-25, 1987.

- BARRADAS, C.A.; BODDEY, L.H.; HUNGRIA, M. Seleção de cultivares de feijão e estirpes de *Rhizobium* para nodulação precoce e senescência tardia dos nódulos. Revista brasileira Ciência Solo, Campinas, 13: 169-79, 1989.
- BAR-YOSEF, B. & KAFKAFI, U. A new aproach to evaluating the effective root area of field crops. Advances in Plant Nutrition, 1: 281-90, 1971.
- BATAGLIA, O.C. & MASCARENHAS, H.A.A. Absorção de nutrientes pela soja. Campinas, Instituto Agronômico, 1978. 36p. (Boletim Técnico, 41).
- BELL, M.J.; MIDDLETON, K.J.; THOMPSON, J.P. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizae on growth and phosphorus and zinc nutrition of peanut (*Arachis hypogaea* L.) in an Oxisol from subtropical Australia. Plant and Soil, The Hague, 117: 49-57, 1989.
- BETHLENFALVAY, G.J. & FRANSON, R.L. Manganese toxicity alleviated by mycorrhizae in soybean. Journal Plant Nutrition, New York, 12: 953-70, 1989.
- BETHLENFALVAY, G.J. & YODER, J.F. The *Glycine-Glomus-Rhizobium* symbiosis. I-Phosphorus effect on nitrogen fixation and mycorrhizal infection. Physiologia Plantarum, Copenhagen, 52: 141-5, 1981.
- BETHLENFALVAY, G.J.; BROWN, M.S.; PACOVSKY, R.S. Parasitic and mutualistic associations between a mycorrhizal fungus and soybean: development of the host plant. Phytopathology, St. Paul, 72: 889-97, 1982a.
- BETHLENFALVAY, G.J.; PACOVSKY, R.S.; BROWN, M.S. Parasitic and mutualistic associations between a mycorrhizal fungus and soybean: development of the endophyte. Phytopathology, St. Paul, 72: 894-7, 1982b.
- BETHLENFALVAY, G.J.; PACOVSKY, R.S.; BROWN, M.S.; FULLER, G. Mycotrophic growth and mutualistic development of host plant and fungal endophyte in an endomycorrhizal symbiosis. Plant and Soil, The Hague, 68: 43-54, 1982c.

- BIELESKI, R.L. Phosphate pools, phosphate transport, and phosphate availability. Annual Review Plant Physiology, Palo Alto, 24: 225-52, 1973.
- BOLAN, N.S.; ROBSON, A.D.; BARROW, N.J. Plant and soil factors including mycorrhizal infection causing sigmoidal response of plants to applied phosphorus. Plant and Soil, The Hague, 73: 187-202, 1983.
- BOLAN, N.S.; ROBSON, A.D.; BARROW, N.J. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhiza on the availability of iron phosphates to plants. Plant and Soil, The Hague, 99: 401-10. 1987.
- BONETTI, R. Efeito de micorrizas vesiculares-arbusculares na nodulação, crescimento e absorção de fósforo e nitrogênio em siratro. Revista brasileira de Ciência do Solo, Campinas, 8: 189-92, 1984.
- BONETTI, R.; MONTANHEIRO, M.N.S.; SAITO, S.M.T. The effects of phosphate and soil moisture on the nodulation and growth of *Phaseolus vulgaris*. Journal of Agricultural Science, Cambridge, 103: 95-102, 1984.
- BONFANTE-FASOLO, P. & GRIPPIOLO, R. Ultrastructural and cytochemical changes in the wall of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus during symbiosis. Canadian Journal of Botany, Ottawa, 60: 2303-8, 1982.
- BOWEN, G.D.; BEVEGE, D.I.; MOSSE, B. Phosphate physiology of vesicular-arbuscular mycorrhizas. In: SANDERS, F.E.; MOSSE, B.; TINKER, P.B., eds. Endomycorrhizas. London, Academic Press, 1975. p. 241-60.
- BUWALDA, J.C.; ROSS, G.T.S.; STRIBLEY, D.P.; TINKER, P.B. The mathematical analysis of effects of phosphorus on the spread of vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in root systems. New Phytologist, Oxford, 92: 391-9, 1982.
- BUWALDA, J.C.; STRIBLEY, D.P.; TINKER, P.B. Increased uptake of bromide and chloride by plants infected with vesicular-arbuscular mycorrhizas. New Phytologist, Oxford, 93: 217-25, 1983.

- CALLOW, J.A.; CAPPACIO, G.; PARISH, G.; TINKER, P.B.
Detection and estimation of polyphosphate in vesicular-arbuscular mycorrhizas. New Phytologist, Oxford, 80: 125-34, 1978.
- CANAL, I.N. & MIELNICZUK, J. Parâmetros de absorção de potássio em milho (*Zea mays* L), afetados pela interação alumínio-cálcio. Ciência e Cultura, São Paulo, 35: 336-40, 1983.
- CAPPACIO, L.C.M. & CALLOW, J.A. The enzymes of polyphosphate metabolism in vesicular-arbuscular mycorrhizas. New Phytologist, Oxford, 91: 81-91, 1982.
- CARDOSO, E.J.B.N. Efeito de micorriza vesículo-arbuscular e fosfato de rocha na simbiose soja-*Rhizobium*. Revista brasileira Ciência do Solo, Campinas, 9: 125-30, 1985.
- CARDOSO, E.J.B.N. Eficiência de fungos micorrízicos vesículo-arbusculares em soja, com *Rhizobium japonicum* e fosfato de rocha, em função do tipo de solo. Revista brasileira Ciência do Solo, Campinas, 10: 17-23, 1986.
- CARDOSO, E.J.B.N; ANTUNES, V.; SILVEIRA, A.P.D.; OLIVEIRA, M.H.A. Eficiência de fungos micorrízicos vesículo-arbusculares em porta enxertos de citros. Revista brasileira Ciência Solo, Campinas, 10: 25-30, 1986.
- CARLING, D.E.; RIEHLE, W.G.; BROWN, M.F.; JOHNSON, S.R. Effects of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus on nitrate reductase and nitrogenase activities in nodulating and non-nodulating soybeans. Phytopathology, St. Paul, 68: 1590-6, 1978.
- CARTWRIGHT, B. The effect of phosphate deficiency on the kinetics of phosphate absorption by sterile excised barley roots, and some factors affecting the ion uptake efficiency of roots. Soil Science Plant Analysis, 3: 313-22, 1972.

- CASSMAN, K.G.; MUNNS, D.N.; BECK, D.P. Phosphorus nutrition of *Rhizobium japonicum*: strains differences in phosphate storage and utilization. Soil Science Society of American Journal, Madison, 45: 517-20, 1981.
- CASTELLS, A.J. Absorção de fósforo e cálcio como critério de seleção de genótipos de soja (*Glycine max* (L.) Merrill) quanto à tolerância ao alumínio. Viçosa, 1984. 62p. (MS - Universidade Federal de Viçosa).
- CASTELLS, A.J.; NEVES, J.C.L.; BARROS, N.F.; NOVAIS, R.F. Considerações referentes à determinação de parâmetros cinéticos de absorção de fósforo. Revista Ceres, Viçosa, 32: 85-91, 1985.
- CLAASSEN, N. & BARBER, S.A. A method for characterizing the relation between nutrient concentration and flux into roots of intact plants. Plant Physiology, Lancaster, 54: 564-8, 1974.
- CLAASSEN, N. & BARBER, S.A. Simulation model for nutrient uptake from soil by growing plant root system. Agronomy journal, Madison, 68: 961-4, 1976.
- CLARK, R.B. Plant genotype differences in the uptake, translocation, accumulation, and use of mineral elements required for plant growth. Plant and Soil, The Hague, 72: 175-96, 1983.
- CLARKE, C. & MOSSE, B. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. XII- Field inoculation responses of barley at two soil P levels. New Phytologist, Oxford, 87: 695-703, 1981.
- CLARKSON, D.T. Factors affecting mineral nutrient acquisition by plants. Annual Review Plant Physiology, Palo Alto, 36: 77-115, 1985.
- CLARKSON, D.T. & HANSON, J.B. The mineral nutrition of higher plants. Annual Review Plant Physiology, Palo Alto, 31: 239-98, 1980.

- COBRA NETO, A.; ACCORSI, W.R.; MALAVOLTA, E. Estudos sobre a nutrição mineral do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) var. Roxinho. Anais Escola Superior Agricultura "Luiz de Queiroz", Piracicaba, 28: 257-71, 1971.
- COOPER, K.M. Growth responses to the formation of endotrophic mycorrhizas in *Solanum*, *Leptospermum* and New Zealands ferns. In: SANDERS, F.E.; MOSSE, B.; TINKER, P.B. ed. Endomycorrhizas. London, Academic press, 1975. p.391-407.
- COOPER, K.M. Physiology of VA mycorrhizal associations. In: POWELL, C.Ll. & BAGYARAJ, D.J. ed. VA Mycorrhiza. Boca Raton, CRC Press, 1984. p.155-86.
- COOPER, K.M. & LOSEL, D.M. Lipid physiology of vesicular-arbuscular mycorrhiza. I-Composition of lipids in roots of onion, clover and ryegrass infected with *Glomus mosseae*. New Phytologist, Oxford, 80: 143-51, 1978.
- COOPER, K.M. & TINKER, P.B. Translocation and transfer of nutrients in vesicular-arbuscular mycorrhizas. II- Uptake and translocation of phosphorus, zinc and sulphur. New Phytologist, Oxford, 81: 43-52, 1978.
- CRESS, W.A.; THRONEBERRY, G.O.; LINDSEY, D.L. Kinetics of phosphorus absorption by mycorrhizal and nonmycorrhizal tomato roots. Plant Physiology, Lancaster, 64: 484-7, 1979.
- DAFT, M.J. & EL-GIAHMI, A.A. Effect of *Endogone* mycorrhiza on plant growth. VII-Influence of infection on the growth and nodulation in french bean (*Phaseolus vulgaris*). New Phytologist, Oxford, 73: 1139-47, 1974.
- DAFT, M.J. & EL-GIAHMI, A.A. Effects of *Glomus* infection on three legumes. In: SANDERS, F.E.; MOSSE, B.; TINKER, P.B., ed. Endomycorrhizas. London, Academic Press, 1975. p. 581-92.
- DAFT, M.J. & EL-GIAHMI, A.A. Studies on nodulated and mycorrhizal peanuts. Annals of Applied Biology, London, 83: 273-6, 1976.

- DEMETRIO, J.L.; ELLIS JR., R.; PAULSEN, G.M. Nodulation and nitrogen fixation by two soybean varieties as affected by phosphorus and zinc nutrition. Agronomy Journal, Madison, 64: 566-8, 1972.
- DOBEREINER, J. Manganese toxicity effects on nodulation and nitrogen fixation of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) in acid soil. Plant and Soil, The Hague, 24: 153-6, 1966.
- DREW, M.C. & SAKER, L.R. Uptake and long-distance transport of phosphate, potassium and chloride in relation to internal ion concentrations in barley: evidence of non-allosteric regulation. Planta, Berlin, 160: 500-7, 1984.
- DREW, M.C.; SAKER, L.R.; BARBER, S.A.; JENKINS, W. Changes in the kinetics of phosphate and potassium absorption in nutrient-deficient barley roots measured by a solution-depletion technique. Planta, Berlin, 160: 490-9, 1984.
- EDWARDS, J.H. & BARBER, S.A. Phosphorus uptake rate of soybean roots as influenced by plant age, root trimming, and solution P concentration. Agronomy Journal, Madison, 68: 973-5, 1976.
- EL-HASSANIN, A.S. & LYND, J.Q. Soil fertility effects with tripartite symbiosis for growth, nodulation and nitrogenase activity of *Vicia faba* L. Journal Plant Nutrition, New York, 8: 491-504, 1985.
- EPSTEIN, E. Nutrição mineral das plantas: Princípios e perspectivas. São Paulo, Ed. da Universidade de São Paulo, 1975. 344p.
- EPSTEIN, E. & HAGEN, C.E. A kinetic study of the absorption of alkali cations by barley roots. Plant Physiology, Lancaster, 27: 457-74, 1952.
- FAQUIM, V. Cinética da absorção de fosfato, nutrição mineral, crescimento e produção da soja sob influência de micorriza vesículo-arbuscular (MVA). Piracicaba, 1988. 136p. (Doutorado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).

- FEITOSA, C.T.; RONZELLI JR., P.; ALMEIDA, L.D. A.; VEIGA, A.A.; HIROCE, R.; JORGE, J.P.N. Adubação NP para o feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) na presença e na ausência de calcário. Revista brasileira Ciência do Solo, Campinas, 4: 156-9, 1980.
- FERREIRA, R.M. Efeito da inoculação de fungo micorrízico VA no desenvolvimento do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.). Piracicaba, 1987. 80p. (Mestrado- Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).
- FRANCO, A.A. Micronutrient requirements of legume-*Rhizobium* symbiosis in the tropics. In: DOBEREINER, J.; BURRIS, R.H.; HOLLAENDER, A. ed. Limitations and potentials for Biological Nitrogen Fixation in the tropics. New York, Plenum Press, 1978. p. 161-71.
- FRANCO, A.A.; FERREIRA, J.C.; NEYRA, C.A. Seasonal patterns of nitrate reductase and nitrogenase activities in *Phaseolus vulgaris* L. Plant Physiology, Lancaster, 63: 421-4, 1979.
- FURLANI, A.M.C. Variações em parâmetros de cinética de absorção de fósforo de três linhagens de arroz. Revista brasileira de Ciência do Solo, Campinas, 12: 77-80, 1988.
- FURLANI, A.M.C.; CLARK, R.B.; MARANVILLE, J.W.; ROSS, W.M. Sorghum genotype differences in phosphorus uptake rate and distribution in plant parts. Journal of Plant Nutrition, New York, 7: 1113-26, 1984.
- GANRY, F.; DIEM, H.G.; DOMMERGUES, Y.R. Effect of inoculation with *Glomus mosseae* on nitrogen fixation by field grown soybeans. Plant and Soil, The Hague, 68: 321-9, 1982.
- GANRY, F.; DIEM, H.G.; WEY, J.; DOMMERGUES, Y.R. Inoculation with *Glomus mosseae* improves N₂ fixation by field-grown soybeans. Biological Fertility Soils, 1: 15-23, 1985.

- GIANINAZZI-PEARSON, V.; FARDEAU, J.C.; ASIMI, S.; GIANINAZZI, S. Source of additional phosphorus absorbed from soil by vesicular-arbuscular mycorrhizal soybeans. Physiologie Végétale, Paris, 19: 33-43, 1981.
- GILMORE, A.E. The influence of endotrophic mycorrhizae on the growth of peach seedlings. Journal American Society Horticultural Science, New York, 96: 35-8, 1971.
- GODSE, D.B.; WANI, S.P.; PATIL, R.B.; BAGYARAJ, D.J. Response of cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp) to *Rhizobium* - VA mycorrhiza dual inoculation. Current Science, Bangalore, 47: 784-6, 1978.
- GRAHAM, J.H. & ROSAS, J.C. Phosphorus fertilization and symbiotic nitrogen fixation in common bean. Agronomy Journal, Madison, 71: 925-6, 1979.
- GRAHAM, J.H. & SYVERTSEN, J.P. Vesicular-arbuscular mycorrhizas increase chloride concentration in citrus seedlings. New Phytologist, Oxford, 113: 29-36, 1989.
- GRAHAM, J.H.; LINDERMAN, R.G.; MENGE, J.A. Development of external hyphae by different isolates of mycorrhizal *Glomus* spp. in relation to root colonization and growth of Troyer citrange. New Phytologist, Oxford, 91: 183-9, 1982.
- GRAY, L.E. & GERDEMANN, J.W. Uptake of phosphorus-32 by vesicular-arbuscular mycorrhizae. Plant and Soil, The Hague, 30: 415-22, 1969.
- GRAY, L.E. & GERDEMANN, J.W. Uptake of sulphur-35 by vesicular-arbuscular mycorrhizae. Plant and Soil, The Hague, 39: 687-9, 1973.
- HALE, K.A. & SANDERS, F.E. Effects of benomyl on vesicular-arbuscular mycorrhizal infection of red clover (*Trifolium pratense* L.) and consequences for phosphorus inflow. Journal Plant Nutrition, New York, 5: 1355-67, 1982.
- HALOS, P.M.; LUIS, E.M.; BORJA, M.S. Synergism between endomycorrhizas, *Rhizobium japonicum* CB 1809 and soybean (*Glycine max* (L.) Merr.). Philippine Agriculturist, Laguna, 65: 93-102, 1982.

- HARDIE, K. & LEYTON, L. The influence of vesicular-arbuscular mycorrhiza on growth and water relations of red clover. I- In phosphate deficient soil. New Phytologist, Oxford, 89: 599-608, 1981.
- HARRIS, D.; PACOVSKY, R.S.; PAUL, E.A. Carbon economy of soybean - *Rhizobium- Glomus* associations. New Phytologist, Oxford, 101: 427-40, 1985.
- HATTINGH, M.J.; GRAY, L.E.; GERDEMANN, J.W. Uptake and translocation of ^{32}P -labelled phosphate to onion roots by endomycorrhizal fungi. Soil Science, Baltimore, 116: 383-7, 1973.
- HAYMAN, D.S. Influence of soils and fertility on activity and survival of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. Phytopathology, St. Paul, 72: 1119-25, 1982.
- HAYMAN, D.S. The physiology of vesicular-arbuscular endomycorrhizal symbiosis. Canadian Journal of Botany, Ottawa, 61: 944-63, 1983.
- HAYMAN, D.S. Mycorrhizae of nitrogen-fixing legumes. MIRCEN Journal of Applied Microbiology & Biotechnology, Oxford, 2: 121-45, 1986.
- HAYMAN, D.S. & MOSSE, B. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. III- Increased uptake of labile phosphorus from soil. New phytologist, Oxford, 71: 41-7, 1972a.
- HAYMAN, D.S. & MOSSE, B. The role of vesicular- arbuscular mycorrhiza in the removal of phosphorus from soil by plant roots. Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol, Paris, 9: 463-70, 1972b.
- HEPPER, C.M. Techniques for studying the infection of plants by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi under axenic conditions. New Phytologist, Oxford, 88: 641-7, 1981.

- HEPPER, C.M.; SEN, R.; MASKELL, C.S. Identification of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in roots of leek (*Allium porrum* L.) and maize (*Zea mays* L.) on the basis of enzyme mobility during polyacrilimide gel electrophoresis. New Phytologist, Oxford, 102: 529-39, 1986.
- HIROCE, R.; GALLO, J.R.; MIYASAKA, S. Análise foliar de feijoeiro. I-Nutrição nitrogenada e potássica. Bragantia, Campinas, 28: I-VIII, 1969. (Nota, 1).
- HIROCE, R.; GALLO, J.R.; MASCARENHAS, H.A.A. Análise foliar em feijoeiro. II- Diagnose da nutrição fosfatada. Bragantia, Campinas, 29: VII-XII, 1970. (Nota, 2).
- HO, I. Phytosterols in root systems of mycorrhizal and non-mycorrhizal *Zea mays* L. Lloydia, Cincinnati, 40: 476-8, 1977.
- HOAGLAND, O.R. & ARNON, O.I. The water-culture method for growing plants without soil. California, Agr. Exp. Stn., 1950. 32p. (Circular, 37)..
- HUNGRIA, M. & NEVES, M.C.P. Interação entre cultivares de *Phaseolus vulgaris* e estirpes de *Rhizobium* na fixação e transporte do nitrogênio. Pesquisa Agropecuária Brasileira, Brasília, 21: 127-40, 1986.
- HUNGRIA, M.; NEVES, M.C.P.; VICTORIA, R.L. Assimilação do nitrogênio pelo feijoeiro. II- Absorção e translocação do N mineral e do N₂ fixado. Revista brasileira Ciência Solo, Campinas, 9: 201-9, 1985.
- JACKSON, N.E.; MILLER, R.H.; FRANKLIN, R.E. The influence of vesicular-arbuscular mycorrhizae on uptake of ⁹⁰Sr from soil by soybeans. Soil Biology & Biochemistry, Oxford, 5: 205-12, 1973.
- JAKOBSEN, I. Vesicular-arbuscular mycorrhiza in field-grown crops. III-Mycorrhizal infection and rates of P inflow in pea plants. New Phytologist, Oxford, 104: 573-81, 1986.
- JASPER, D.A.; ROBSON, A.D.; ABBOTT, L.K. Phosphorus and the formation of vesicular-arbuscular mycorrhizas. Soil Biology & Biochemistry, Oxford, 11: 501-5, 1979.

- JAYACHANDRAN, K.; SCHWAB, A.P.; HETRICK, B.A.D. Mycorrhizal mediation of phosphorus availability: synthetic iron chelate effects on phosphorus solubilization. Soil Science Society American Journal, Madison, 53: 1701-6, 1989.
- JAYACHANDRAN, K.; HETRICK, B.A.D.; SCHWAB, A.P. Role of VA - mycorrhizae in phosphorus acquisition from unavaible phosphorus sources. In: NORTH AMERICAM CONFERENCE ON MYCORRHIZAE, 8, Jackson, EUA, 1990. Abstracts, p.158.
- JENSEN, P.& PETTERSON, S. Allosteric regulation of potassium uptake in plant roots. Physiologia Plantarum, Copenhagen, 42: 207-13, 1978.
- JOHNSON, L.F. & CURL, E.A. Methods for research on the ecology of soil- borne plant pathogens. Minneapolis, Burgess Publ. Co., 1972. p.247.
- JUNGK, A. & BARBER, S.A. Phosphate uptake rate of corn root as related to the proportion of the root exposed to phosphate. Agronomy Journal, Madison, 66: 554-7, 1974.
- JUNGK, A. & BARBER, S.A. Plant age and the phosphorus uptake characteristics of trimmed and untrimmed corn root system. Plant and Soil, The Hague, 42: 227-39, 1975.
- KARUNARATNE, R.S.; BAKER, J.H.; BARKER, M. Phosphorus uptake by mycorrhizal and nonmycorrhizal roots of soybean. Journal Plant Nutrition, New York, 9: 1303-13, 1986.
- KRISHNA, K.R.; SURESH, H.M.; SYAMSUNDER, J.; BAGYARAJ, D.J. Changes in the leaves on finger millet due to VA mycorrhizal infection. New Phytologist, Oxford, 87: 717-22, 1981.
- KUCEY, R.M.N. & JANZEN, H.H. Effects of VAM and reduced nutrient availability on growth and phosphorus and micronutrient uptake of wheat and field bean under greenhouse conditions. Plant and Soil, The Hague, 104: 71-8, 1987.

- KUCEY, R.M.N. & PAUL, E.A. Biomass of mycorrhizal fungi associated with bean roots. Soil Biology & Biochemistry, London, 14: 413-4, 1982.
- KUO, C.G. & HUANG, R.S. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizae on the growth and yield of rice-stubble cultured soybeans. Plant and Soil, The Hague, 64: 325-30, 1982.
- LAMBAIS, M.R. Condições edáficas que afetam o micotrofismo de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.)SW. Piracicaba, 1987. 102p. (MS- Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/ USP).
- LAMBAIS, M.R. & CARDOSO, E.J.B.N. Avaliação da germinação de esporos de fungos micorrízicos vesículo-arbusculares e da colonização micorrízica de *Stylosanthes guianensis* em solo ácido e distrófico. Revista brasileira Ciência Solo, Campinas, 12: 249-55, 1988.
- LAMBERT, D.H.; BAKER, D.E.; COLE, H. The role of mycorrhiza in the interactions of phosphorus with zinc, copper, and other elements. Soil Science Society American Journal, Madison, 43: 976-80, 1979.
- LEE, R.B. Selectivity and kinetics of ion uptake by barley plants following nutrient deficiency. Annual Botany, London, 50: 429-49, 1982.
- LEFEBVRE, D.D. & GLASS, A.D.M. Regulation of phosphate influx in barley roots: effects of phosphate deprivation and reduction of influx with provision of orthophosphate. Physiologia Plantarum, Copenhagen, 54: 199-206, 1982.
- LEME ROCHA, G. As leguminosas e as pastagens tropicais. In: As leguminosas na Agricultura Tropical. Ed. EMBRAPA, Centro-sul, 1971. p. 1-27.
- LEWIS, D.G. & QUIRK, J.P. Phosphate diffusion in soil and uptake by plants. III- P movement and uptake by plants as indicated by ^{32}P autoradiography. Plant and Soil, The Hague, 26: 445-54, 1967.

- LINDERMAN, R.G. Biocontrol and mediation of soil microbial activity. In: NORTH AMERICAN CONFERENCE ON MYCORRHIZA, 8º, Jackson, EUA, 1990. Abstracts. p.186.
- LINDGREN, D.T.; GABLEMEN, W.H.; GERLOFF, G.C. Variability of phosphorus uptake and translocation in *Phaseolus vulgaris* L. under phosphorus stress. Journal American Society Horticultural Science, New York, 102: 674-7, 1977.
- LOPES, E.S.; SIQUEIRA, J.O.; ZAMBOLIM, L. Caracterização das micorrizas vesicular-arbusculares (MVA) e seus efeitos no crescimento das plantas. Revista brasileira Ciência do Solo, Campinas, 7: 1-19, 1983.
- LU, S. & MILLER, M.H. The role of VA mycorrhizae in the absorption of P and Zn by maize in field and growth chamber experiments. Canadian Journal Soil Science, Ottawa, 69: 97-109, 1989.
- MALAVOLTA, E.; VITTI, G.C.; DE OLIVEIRA, S.A. Avaliação do Estado Nutricional das Plantas. Piracicaba, Associação Brasileira para pesquisa da Potassa e do Fosfato, 1989. 201p.
- MALUF, A.M.; SILVEIRA, A.P.D.; MELO, I.S. Influência da calagem e da micorriza vesículo-arbuscular no desenvolvimento de cultivares de leucena tolerante e intolerante ao Alumínio. Revista brasileira Ciência do Solo, Campinas, 12: 17-23, 1988.
- MANJUNATH, A.; MOHAN, R.; BAGYARAJ, D.J. Interaction between *Beijerinckia mobilis*, *Aspergillus niger* and *Glomus fasciculatum* and their effects on growth of onion. New Phytologist, Oxford, 85: 723-7, 1981.
- MANJUNATH, A.; BAGYARAJ, D.J.; GOPALA GOWADA, H.S. Dual inoculation with VA mycorrhiza and *Rhizobium* is beneficial to *Leucaena*. Plant and Soil, The Hague, 78: 445-8, 1984.

- McGRAW, A.C.; GAMBLE, J.F.; SCHENCK, N.C. Vesicular-arbuscular mycorrhizal uptake of Cesium-134 in two tropical pasture grass species. Phytopathology, St. Paul, 69: 1038, 1979. (Abstr.).
- McILVEEN, W.D.; SPOTTS, R.A.; DAVIS, D.D. The influence of soil zinc on nodulation, mycorrhizae, and ozone-sensitivity of Pinto bean. Phytopathology, St. Paul, 65: 645-7, 1975.
- McLACHLAN, K.D.; YAN-HUA, K.; MULLER, W.J. An assessment of the depletion technique for comparative measurement of phosphorus uptake in plants. Australian Journal Agriculture Research, Melbourne, 38: 263-77, 1987.
- MELO, I.S.; SILVEIRA, A.P.D.; MALUF, A.M. Efeito do Alumínio e de *Glomus leptotichum* no desenvolvimento de cultivares de *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit tolerante e intolerante ao Alumínio. Anais da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Piracicaba, XLIV: 1365-80, 1987.
- MENGE, J.W.; STEIRLE, D.; BAGYARAJ, D.J.; JOHNSON, E.L.V.; LEONARD, R.T. Phosphorus concentrations in plants responsible for inhibition of mycorrhizal infection. New Phytologist, Oxford, 80: 575-8, 1978.
- MENGEL, K. & KIRKBY, E.A. Principles of plant nutrition. 4^o ed. Berne, International Potash Institute, 1987. 687p.
- MOJALLALI, H. & WEED, S.B. Weathering of micas by mycorrhizal soybean plants. Soil Science Society American Journal, Madison, 42: 367-72, 1978.
- MOSSE, B. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. IV- In soils given additional phosphate. New Phytologist, Oxford, 72: 127-36, 1973.
- MOSSE, B. Specificity of vesicular-arbuscular mycorrhizas. In: SANDERS, F.E.; MOSSE, B.; TINKER, P.B., ed. Endomycorrhizas. London, Academic Press, 1975. p.469-84.

- MOSSE, B. Vesicular-arbuscular mycorrhiza research for tropical agriculture. Hawaii, Institute of Tropical Agriculture and Human Resources, 1981. 82p. (Research Bulletin, 194).
- MOSSE, B.; HAYMAN, D.S.; ARNOLD, D.J. Plant growth responses to vesicular- arbuscular mycorrhiza. V- Phosphate uptake by three plant species from P-deficient soils labelled with ^{32}P . New Phytologist, Oxford, 72: 809-15, 1973.
- MURDOC, C.L.; JACKOBS, J.A.; GERDEMANN, J.W. Utilization of phosphorus sources of different availability by mycorrhizal and non-mycorrhizal maize. Plant and Soil, The Hague, 27: 329-34, 1967.
- NAGY, S.; NORDBY, H.E.; NEMEC, S. Composition of lipids in roots of six citrus cultivars infected with the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus mosseae*. New Phytologist, Oxford, 85: 377-84, 1980.
- NASCIMENTO FILHO, V.F. & LOBAO, A.O. Deteccão de ^{32}P em amostras de origem animal e vegetal por efeito Cerenkov, cintilação líquida e detector GM. Piracicaba, Centro de Energia Nuclear na Agricultura, 1977. 25p. (Boletim Científico, BC- 048).
- NASSERY, H. Phosphate absorption by plants from habitats of different phosphate status. III- Phosphate fractions in the roots of intact plants. New Phytologist, Oxford, 70: 949-51, 1971.
- NEMEC, S. & MEREDITH, F.I. Amino acid content of leaves in mycorrhizal and non-mycorrhizal citrus root stocks. Annals of Botany, London, 47: 351-8, 1981.
- NIELSEN, N.E. & BARBER, S.A. Differences among genotypes of corn in the kinetics of P uptake. Agronomy Journal, Madison, 70: 695-8, 1978.
- NORDBY, H.E.; NEMEC, S.; NAGY, S. Fatty acids and sterols associated with citrus root mycorrhizae. Journal of Agriculture Food Chemistry, Washington, 29: 396-401, 1981.

- OWUSU-BENNOAH, E. & MOSSE, B. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. XI-Field inoculation responses in barley, lucerne and onion. New Phytologist, Oxford, 83: 671-9, 1979.
- OWUSU-BENNOAH, E. & WILD, A. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhiza on the size of the labile pool of soil phosphate. Plant and Soil, The Hague, 54: 233-42, 1980.
- PACOVSKY, R.S. Micronutrient uptake and distribution in mycorrhizal or phosphorus-fertilized soybeans. Plant and Soil, The Hague, 95: 379-88, 1986.
- PACOVSKY, R.S. Carbohydrate, protein and amino acid status of *Glycine-Glomus-Bradyrhizobium* symbioses. Physiologia Plantarum, Copenhagen, 75: 346-54, 1989.
- PACOVSKY, R.S. & FULLER, G. Development of two endomycorrhizal symbiosis on soybean and comparison with phosphorus fertilization. Plant and Soil, The Hague, 95: 361-77, 1986.
- PACOVSKY, R.S. & FULLER, G. Mineral and lipid composition of *Glycine-Glomus-Bradyrhizobium* symbioses. Physiologia Plantarum, Copenhagen, 72: 733-46, 1988.
- PACOVSKY, R.S.; BETHLENFALVAY, G.J.; PAUL, E.A. Comparisons between P-fertilized and mycorrhizal plants. Crop Science, Madison, 26: 151-6, 1986a.
- PACOVSKY, R.S.; FULLER, G.; STAFFORD, A.E.; PAUL, E.A. Nutrient and growth interactions in soybean colonized with *Glomus fasciculatum* and *Rhizobium japonicum*. Plant and Soil, The Hague, 92: 37-45, 1986b.
- PACOVSKY, R.S.; PAUL, E.A.; BETHLENFALVAY, G.J. Response of mycorrhizal and P-fertilized soybeans to nodulation by *Bradyrhizobium* or ammonium nitrate. Crop Science, Madison, 26: 145-50, 1986c.

- PAIRUNAN, A.; ROBSON, A.D.; ABBOTT, L.K. The effectiveness of vesicular-arbuscular mycorrhizas in increasing growth and phosphorus uptake of subterranean clover from phosphorus sources of different solubilities. New Phytologist, Oxford, 84: 327-38, 1980.
- PAULA, M.A. & SIQUEIRA, J.O. Efeito de micorrizas vesicular-arbusculares no crescimento, nodulação e acúmulo de nitrogênio pela soja. Pesquisa Agropecuária Brasileira, Brasília, 22: 171-8, 1987.
- PEREIRA, P.A.A. & BLISS, F.A. Nitrogen fixation and plant growth of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) at different levels of phosphorus availability. Plant and Soil, The Hague, 104: 79-84, 1987.
- PEREIRA, P.R.G.; SOARES, I.; BORGES, A.C.; NOVAIS, R.F.; RIBEIRO, A.C. Relação entre as concentrações de fósforo inorgânico nas folhas de soja e a colonização por fungos micorrízicos vesículo-arbusculares. In: REUNIAO BRASILEIRA SOBRE MICORRIZAS, 2, São Paulo, 1987. Resumos. p.25.
- PHILLIPS, J.M. & HAYMAN, D.S. Improved procedure for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. Transactions British Mycological Society, London, 55: 158-61, 1970.
- POWELL, C.Ll. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. VIII- Uptake of P by onion and clover infected with different *Endogone* spore types in ³²P labelled soils. New Phytologist, Oxford, 75: 563-6, 1975.
- RAIJ, B. van Avaliação da fertilidade do solo. Piracicaba, Instituto da Potassa e Fosfato, 1981. 142p.
- RATNAYAKE, M.; LEONARD, R.T.; MENGE, J.A. Root exudation in relation to supply of phosphorus and possible relevance to mycorrhizal formation. New Phytologist, Oxford, 81: 543-52, 1978.

- RHODES, L.H. & GERDEMANN, J.W. Phosphate uptake zones of mycorrhizal and non-mycorrhizal onions. New Phytologist, Oxford, 75: 555-61, 1975.
- RHODES, L.H. & GERDEMANN, J.W. Hyphal translocation and uptake of sulphur by vesicular-arbuscular mycorrhizae of onion. Soil Biology & Biochemistry, Oxford, 70: 355-60, 1978.
- ROSS, J.P. Effect of phosphorus fertilization on yield of mycorrhizal and non-mycorrhizal soybean. Phytopathology, St. Paul, 61: 1400-3, 1971.
- ROSS, J.P. & HARPER, J.A. Effect of *Endogone* mycorrhiza on soybean yields. Phytopathology, St. Paul, 60: 1552-6, 1970.
- ROSS, J.P. & GILLIAN, J.W. Effect of *Endogone* mycorrhiza on phosphorus uptake by soybean from inorganic phosphates. Soil Science Society of American Proceedings, Madison, 37: 237-39, 1973.
- ROVIRA, A. Plant root exudates. The Botanical Review, New York, 35: 17-34, 1969.
- RUIZ, H.A. Estimativa dos parâmetros cinéticos K_m e V_{max} por uma aproximação gráfico-matemática. Revista Ceres, Viçosa, 32: 79-84, 1985.
- RUSSEL, R.S. & SANDERSON, J. Nutrient uptake by different parts of the intact roots of plants. Journal of Experimental Botany, Oxford, 18: 491-508, 1967.
- SAFIR, G.R.; BOYER, J.S.; GERDEMANN, J.W. Nutrient status and mycorrhizal enhancement of water transport in soybean. Plant Physiology, Lancaster, 49: 700-3, 1972.
- SAITO, S.M.T. & RUSCHEL, A.P. Influência da calagem, adubação fosfatada e micronutrientes na nodulação natural do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.). Anais Escola Superior Agricultura "Luiz de Queriroz", Piracicaba, 35: 545-56, 1978.

- SAME, B.I.; ROBSON, A.D.; ABBOTT, L.K. Phosphorus, soluble carbohydrates and endomycorrhizal infection. Soil Biology & Biochemistry, Oxford, 15: 593-7, 1983.
- SANDERS, F.E. & TINKER, P.B. Mechanism of absorption of phosphate from soil by *Endogone* mycorrhizas. Nature, London, 233: 278-9, 1971.
- SANDERS, F.E. & TINKER, P.B. Phosphate flow into mycorrhizal roots. Pesticide Science, 4: 385-95, 1973.
- SANDERS, F.E.; TINKER, P.B.; BLACK, R.L.B.; PALMERLY, S.M. The development of endomycorrhizal root systems. I. Spread of infection and growth promoting effects with four species of vesicular-arbuscular endophyte. New Phytologist, Oxford, 78: 257-68, 1977.
- SARRUGE, J.R. & HAAG, H.P. Análises químicas em plantas. Piracicaba, Depto de Química, ESALQ/ USP, 1974. (Mimeografado).
- SCHENK, M.K. & BARBER, S.A. Phosphate uptake by corn as affected by soil characteristics and root morphology. Soil Science American Journal, Madison, 43: 880-3, 1979.
- SCHOENEBERGER, M.M.; VOLK, R.J.; DAVEY, C.B. Selection of preference plants for estimating N₂ fixation in mycorrhizal leguminous plants. Soil Science Society America Journal, Madison, 53: 1425-9, 1989a.
- SCHOENEBERGER, M.M.; VOLK, R.J.; DAVEY, C.B. Factors influencing early performance of leguminous plants in forest soils. Soil Science Society America Journal, Madison, 53: 1429-34, 1989b.
- SELVARAJ, T. & SUBRAMANIAN, G. Phenols and lipids in mycorrhizal and non-mycorrhizal roots of *Sesamum indicum*. Current Science, Bangalore, 59: 471-3, 1990.
- SIDDIQI, M.Y. & GLASS, A.D.M. Utilization index: a modified approach to the estimation and comparison of nutrient utilization efficiency in plants. Journal of Plant Nutrition, New York, 4: 289-312, 1981.

- SIEVERDING, E. Influence of soil water regimes on VA mycorrhiza. I- Effect on plant growth, water utilization and development of mycorrhiza. Journal Agronomy and Crop Science, 150: 400-11, 1981.
- SILVA, F.L.I.M. & MAGALHAES, J.R. Análise de sensibilidade dos parâmetros utilizados na simulação de absorção de fósforo pelo tomateiro, com o modelo matemático de Cushman-Barber. Revista brasileira Ciência do Solo, Campinas, 13: 315-20, 1989.
- SILVEIRA, A.P.D. & CARDOSO, E.J.B.N. Efeito do fósforo e da micorriza vesículo-arbuscular na simbiose *Rhizobium*-feijoeiro. Revista brasileira Ciência do Solo, Campinas, 11: 31-6, 1987a.
- SILVEIRA, A.P.D. & CARDOSO, E.J.B.N. Influência do tipo de solo e do fungo micorrízico vesículo-arbuscular no desenvolvimento de três cultivares de feijão. Revista brasileira Ciência do Solo, Campinas, 11: 37-43, 1987b.
- SILVEIRA, A.P.D. & CARDOSO, E.J.B.N. Efeito de MVA e rizóbio nos parâmetros cinéticos de absorção radicular de ^{32}P por soja. In: SIMPOSIO LATINOAMERICANO DE MICORRIZAS, I, Havana, Cuba, 1990. Resumos. p.13.
- SILVEIRA, A.P.D. & CARDOSO, E.J.B.N. Absorção de P mediada por micorriza VA em soja tolerante e intolerante ao Al. In: REUNIAO INTERNACIONAL SOBRE BIOLOGIA DE PLANTAS DO CERRADO e CONGRESSO BRASILEIRO DE BOTANICA, I, Campinas, SP, 1990. Resumos. p.149.
- SIQUEIRA, J.O. & PAULA, M.A. Efeito de micorrizas vesicular-arbusculares na nutrição e aproveitamento de fósforo pela soja em solo-sob cerrado. Revista Brasileira Ciência do Solo, Campinas, 10: 97-102, 1986.
- SIQUEIRA, J.O.; HUBBELL, D.H.; VALLE, R.R. Effects of phosphorus on formation of the vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. Pesquisa Agropecuária Brasileira, Brasília, 19: 1465-74, 1984.

- SMITH, S.E. Inflow of phosphate into mycorrhizal and non-mycorrhizal plants of *Trifolium subterraneum* at different levels of soil phosphate. New Phytologist, Oxford, 90: 293-303, 1982.
- SMITH, S.E. Phosphorus fluxes in vesicular-arbuscular mycorrhizal plants: relationships with infection and environmental variables. In: NORTH AMERICAN CONFERENCE ON MYCORRHIZAE, 80, Jackson, EUA, 1990. Abstracts. p.268.
- SMITH, S.E. & DAFT, M.J. Interactions between growth, phosphate content and N₂ fixation in mycorrhizal and non-mycorrhizal *Medicago sativa*. Australian Journal Plant Physiology, Melbourne, 4: 403-13, 1977.
- SMITH, S.E. & GIANINAZZI-PEARSON, V. Physiological interactions between symbionts in vesicular-arbuscular mycorrhizal plants. Annual Review Plant Physiology, Plant Molecular Biology, Palo Alto, 39: 221-44, 1988.
- SMITH, S.E.; NICHOLAS, D.J.D.; SMITH, F.A. Effect of early mycorrhizal infection on nodulation and nitrogen fixation in *Trifolium subterraneum*. Australian Journal of Plant Physiology, Melbourne, 6: 305-11, 1979.
- SMITH, S.E.; SMITH, F.A.; NICHOLAS, D.J.D. Effects of endomycorrhizal infection on phosphate and cation uptake by *Trifolium subterraneum*. Plant and Soil, The Hague, 63: 57-64, 1981.
- SMITH, S.E.; ST JOHN, B.J.; SMITH, F.A.; BROMLEY, J.L. Effect of mycorrhizal infection on plant growth nitrogen and phosphorus nutrition of glasshouse-grown *Allium cepa* L. New Phytologist, Oxford, 103: 359-73, 1986.
- SNELGROVE, R.C.; SPLITSTOESSER, W.E.; STRIBLEY, D.B.; TINKER, P.B. The distribution of carbon and the demand of the fungal symbiont in leek plants with vesicular-arbuscular mycorrhizas. New Phytologist, Oxford, 92: 75-87, 1982.

- SPARLING, G.P. & TINKER, P.B. Mycorrhizal infection in Pennine grassland. III- Effects of mycorrhizal infection on the growth of white clover. Journal Applied Ecology, London, 15: 943-50, 1978.
- STRIBLEY, D.P.; TINKER, P.B.; RAYNER, J.H. Relation of internal phosphorus concentration and plant weight in plants infected by vesicular-arbuscular mycorrhizas. New Phytologist, Oxford, 86: 261-6, 1980.
- SWAMINATHAN, K. & VERMA, B.C. Responses of three crop species to vesicular-arbuscular mycorrhizal infection on zinc deficient Indian soils. New Phytologist, Oxford, 82: 481-7, 1979.
- THOMPSON, J.P. Soil sterilization methods to show VA-mycorrhizae aid P and Zn nutrition of wheat in vertisols. Soil Biology & Biochemistry, Oxford, 22: 229-40, 1990.
- TIMMER, L.W. & LEYDEN, R.F. Stunting of citrus seedlings in fumigated soils in Texas and its correction by phosphorus fertilization and inoculation with mycorrhizal fungi. Journal American Society Horticultural Science, New York, 103: 533-7, 1978.
- TINKER, P.B. The soil chemistry of phosphorus and mycorrhizal effects on plant growth. In: SANDERS, F.E.; MOSSE, B.; TINKER, P.B., ed. Endomycorrhizas. London, Academic Press, 1975. p. 353-71.
- TINKER, P.B. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizas on plant nutrition and plant growth. Physiologie Végétale, Paris, 16: 743-51, 1978.
- VALE, F.R. do; NOVAIS, R.F. de; BARROS, N.F. de; MILAGRES, B.G. Absorção de nitrato e amônio por raízes intactas de milho pré-tratadas com Alumínio. Revista brasileira Ciência do Solo, Campinas, 8: 215-8, 1984a.

- VALE, F.R. do; NOVAIS, R.F.; SANT'ANNA, R.; BARROS, N.F. Absorção e translocação de fosfato em milho suprido com nitrato ou amônio e pré-tratado com Alumínio. Revista Brasileira Ciência do Solo, Campinas, 8: 219-22, 1984b.
- VEJSADOVA, H.; HRSELOVA, H.; PRIKRYL, Z.; VANCURA, V. Effect of different phosphorus and nitrogen levels on development of VA mycorrhiza, rhizobial activity and soybean growth. Agriculture, Ecosystems and Environment, Praga, 29: 429-34, 1989.
- VINCENT, J.M. A manual for the practical study of root-nodule bacteria. Oxford, Blackwell Scientific Publ., 1970. 164p. (IBP Handbook nº 15).
- VILELA, L. & ANGHINONI, I. Morfologia do sistema radicular e cinética da absorção de fósforo em cultivares de soja afetados pela interação alumínio-fósforo. Revista brasileira Ciência do Solo, Campinas, 8: 91-6, 1984.
- ZHANG, G. & TAYLOR, G.J. Kinetics of Aluminum uptake by excised roots of Aluminum-tolerant and Aluminum-sensitive cultivars of *Triticum aestivum* L. Plant Physiology, Lancaster, 91: 1094-9, 1989.
- WARNCKE, D.D. & BARBER, S.A. Root development and nutrient uptake by corn grown in solution culture. Agronomy Journal, Madison, 66: 514-6, 1974.
- WILCOX, G.E. & FAGERIA, N.K. Deficiências nutricionais do feijão, sua identificação e correção. Goiânia, EMBRAPA-CNPAF, 1976. 22p. (Boletim Técnico, 5).
- WOOLHOUSE, H.W. Membrane structure and transport problems considered in relations to phosphorus and carbohydrate movements and the regulations of endotrophic mycorrhizal associations. In: SANDERS, F.E.; MOSSE, B.; TINKER, P.B., ed. Endomycorrhizas, London, Academic Press, 1975. p. 209-40.

8 - APÊNDICE

Apêndice 1-Equações de regressão para ajuste dos dados de exaustão de P (Q- quantidade de P na solução, μmol) em função do tempo de absorção (t, hora), para obtenção dos parâmetros cinéticos da absorção de P, segundo a aproximação gráfico-matemática proposta por RUIZ (1985).(Experimento I).

TRATAMENTOS ^{1/}	EQUAÇÕES DE AJUSTE	R ² 2/
T-P ₁	Q=27.06 - 10.72 t Q=48.82 . t-2.88	0.999** 0.995**
T-P ₂	Q=26.31 - 11.03 t Q=34.57 . t-2.23	0.994** 0.992**
GE-P ₁	Q=26.50 - 13.38 t Q=22.02 . t-2.64	0.996** 0.991**
GE-P ₂	Q=26.69 - 8.54 t Q=32.31 . t-1.58	0.997** 0.994**
SH-P ₁	Q=25.96 - 14.61 t Q=15.92 . t-2.71	0.991** 0.998**
SH-P ₂	Q=26.09 - 11.28 t Q=30.83 . t-2.11	0.990** 0.990**

^{1/}Tratamentos: T-Testemunha; GE- *Glomus etunicatum*; SH- *Scutellospora heterogana*; P₁- 0.3 ppm; P₂- 3.0 ppm P.

^{2/**}- Significativo a 1%.

Apêndice 2-Equações de regressão para ajuste dos dados de exaustão de P (Q- quantidade de P na solução, μmol) em função do tempo de absorção (t, hora) para obtenção dos parâmetros cinéticos da absorção de P, empregando a aproximação gráfico-matemática de RUIZ (1985).(Experimento II).

TRATAMENTOS ^{1/}	EQUAÇÕES DE AJUSTE	R ² 2/
CARIOCA		
T-P ₁	Q=25.68 - 3.85 t Q=62.30 . t-1.30	0.998** 0.988**
T-P ₂	Q=24.44 - 4.10 t Q=56.97 . t-1.34	0.994** 0.993**
GE	Q=26.26 - 6.31 t Q=139.61 . t-2.47	0.994** 0.983**
SH	Q=23.33 - 3.67 t Q=214.75 . t-2.19	0.990** 0.994**
NEGRO ARGEL		
T-P ₁	Q=25.97 - 3.81 t Q=43.86 . t-0.91	0.994** 0.989**
T-P ₂	Q=25.20 - 4.91 t Q=40.75 . t-1.20	0.995** 0.993**
GE	Q=25.71 - 6.01 t Q=106.44 . t-2.20	0.995** 0.991**
SH	Q=25.20 - 3.41 t Q=67.97 . t-1.33	0.993** 0.994**

^{1/}Tratamentos: T-P₁- Testemunha com 0.3 ppmP; T-P₂- Testemunha com 3.0 ppmP; GE- *Glomus etunicatum*; SH- *Scutellospora heterogama*.

^{2/}** - Significativo a 1%.

Apêndice 3-Valores de $F^{1/}$ da análise da variância e o coeficiente de variação das variáveis analisadas no Experimento II: efeito de fungos micorrízicos em duas cultivares de feijão.

VARIÁVEIS	CAUSAS DE VARIAÇÃO			CV
	CULTIVAR	FUNGO	CULT. * FUNGO	
GL	1	3	3	%
PMSPA	3.97 ^{ns}	107.99**	5.41**	10.05
PMSNOD	6.93*	408.76**	4.84**	13.44
INFECÇÃO %	1.05 ^{ns}	1042.65**	0.35 ^{ns}	12.69
N %	4.46*	26.49**	5.76**	4.51
P %	7.33**	10.19**	0.24 ^{ns}	7.22
K %	24.42**	23.12**	1.76 ^{ns}	5.56
Ca %	0.34 ^{ns}	23.19**	9.54**	5.70
Mg %	2.68 ^{ns}	20.48**	5.44**	5.20
N total	0.08 ^{ns}	31.59**	5.01**	11.59
P total	1.09 ^{ns}	92.66**	0.64 ^{ns}	14.57
K total	10.04**	20.08**	0.20 ^{ns}	13.75
Ca total	0.04 ^{ns}	22.94**	3.19*	12.72
Mg total	0.19 ^{ns}	105.30**	0.36 ^{ns}	12.64
Fe ppm	6.03*	6.93**	17.52**	38.05
Zn ppm	8.19**	2.40 ^{ns}	6.17**	19.13
Cu ppm	0.09 ^{ns}	32.72**	5.24**	18.15
Mn ppm	1.98 ^{ns}	57.26**	15.38**	14.82
Fe total	5.74**	13.15**	16.32**	35.25
Zn total	13.27**	25.42**	2.54*	20.01
Cu total	0.11 ^{ns}	81.50**	4.42**	18.37
Mn total	0.05 ^{ns}	121.96**	17.52**	16.52

1/^{ns}, * e **: Não significativo e significativo a 5% e 1%, respectivamente.

Apêndice 4-Equações de regressão para ajuste dos dados de exaustão de P (Q= quantidade de P na solução, μmol) em função do tempo de absorção (t, hora) para obtenção dos parâmetros cinéticos de absorção de P, segundo a aproximação gráfico-matemática de RUIZ (1985).(Experimento.III).

TRATAMENTOS ^{1/}	EQUAÇÕES DE AJUSTE	R ² 2/
T-P ₁ (35)	Q=21.30 - 2.80 t Q=127.47 . t-1.58	0.991** 0.982**
T-P ₂ (35)	Q=24.07 - 3.87 t Q=155.29 . t-1.91	0.988** 0.992**
GE (35)	Q=23.85 - 4.39 t Q=39.05 . t-0.98	0.986** 0.989**
T-P ₁ (50)	Q=20.12 - 2.98 t Q=18.47 . t-0.84	0.993** 0.996**
T-P ₂ (50)	Q=24.98 - 3.34 t Q=116.90 . t-1.52	0.988** 0.987**
GE (50)	Q=24.56 - 4.48 t Q=143.86 . t-2.04	0.991** 0.993**

^{1/}Tratamentos:T-P₁- Testemunha com 0.3 ppmP; T-P₂- Testemunha com 3.0 ppm P; GE -*Glomus etunicatum*; SH-*Scutellospora heterogama*. Epoca da colheita: 35 e 50 dias após semeadura.

^{2/}** - Significativo a 1%.

Apêndice 5-Valores de $F_{1/}$ da análise da variância e coeficiente de variação das variáveis analisadas no Experimento III:efeito da micorriza estabelecida no feijoeiro, em duas épocas do ciclo da planta.

VARIÁVEIS	CAUSAS DE VARIAÇÃO			CV
	ÉPOCA	FUNGO	EPOCA*FUNGO	
GL	1	2	2	%
PMSPA	126.76**	21.78**	9.74**	19.76
INFECÇÃO %	84.79**	849.61**	84.79**	16.81
N %	105.15**	2.72 ^{ns}	0.86 ^{ns}	4.60
P %	4.17 ^{ns}	22.79**	14.67**	5.83
K %	7.68*	0.93 ^{ns}	5.45*	5.82
Ca %	13.94**	1.40 ^{ns}	0.18 ^{ns}	7.67
Mg %	20.28**	3.31 ^{ns}	10.25**	10.63
N total	64.82**	22.27**	7.87**	17.73
P total	102.54**	33.01**	11.94**	22.61
K total	149.77**	29.82**	4.96*	15.24
Ca total	116.42**	22.85**	11.01**	24.70
Mg total	130.08**	26.04**	24.77**	28.57
Zn ppm	3.14 ^{ns}	4.06*	6.78**	11.89
Cu ppm	16.45**	33.07**	14.52**	16.48
Zn total	90.81**	7.37**	2.53 ^{ns}	24.67
Cu total	48.46**	20.20**	2.53 ^{ns}	23.27

1/^{ns},* e **: Não significativo e significativo a 5% e 1%, respectivamente.