

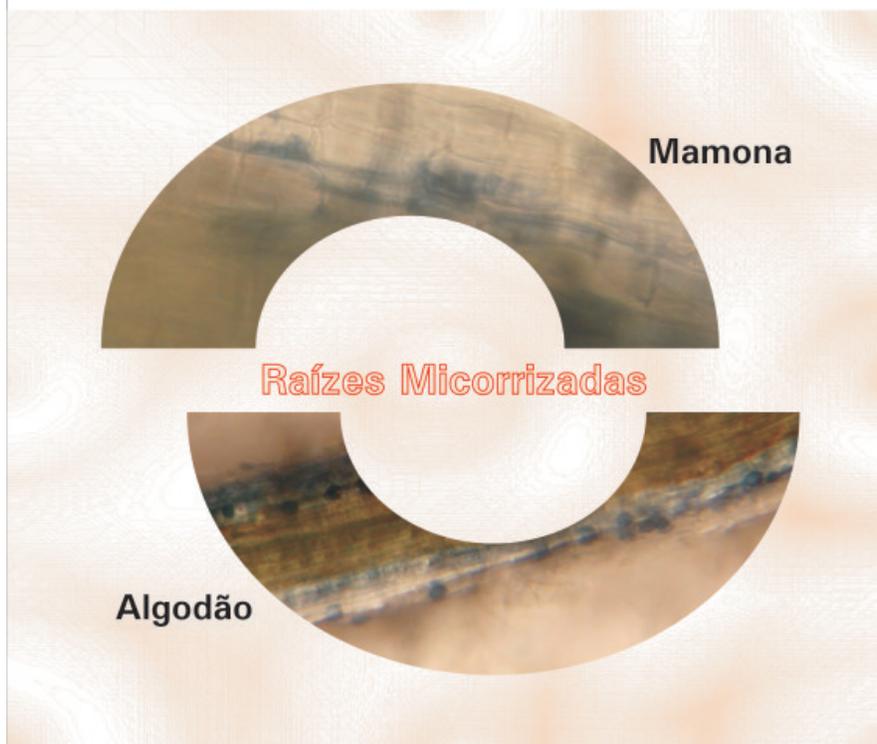
Ministério da Agricultura,
Pecuária e Abastecimento

Documentos

ISSN 0103 - 0205
Novembro, 2006

156

**Para Entender Micorrizas
Arbusculares**



Embrapa

República Federativa do Brasil

Luiz Inácio Lula da Silva
Presidente

Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento

Luís Carlos Guedes Pinto
Ministro

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária

Conselho de Administração

Luis Carlos Guedes Pinto
Presidente

Silvio Crestana
Vice-Presidente

Alexandre Kalil Pires

Hélio Tollini

Ernesto Paterniani

Cláudia Assunção dos Santos Viegas

Membros

Diretoria Executiva da Embrapa

Silvio Crestana
Diretor-Presidente

Tatiana Deane de Abreu Sá

José Geraldo Eugênio de França

Kepler Euclides Filho

Diretores Executivos

Embrapa Algodão

Robério Ferreira dos Santos
Chefe Geral

Napoleão Esberard de Macêdo Beltrão
Chefe Adjunto de Pesquisa e Desenvolvimento

Maria Auxiliadora Lemos Barros
Chefe Adjunto de Administração

José Renato Cortez Bezerra
Chefe Adjunto de Comunicação e Negócios



ISSN 0103-0205
Novembro, 2006

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Centro Nacional de Pesquisa de Algodão

Documentos 156

Para Entender Micorrizas Arbusculares

Lúcia Vieira Hoffmann
Valeska Silva Lucena

Campina Grande, PB.
2006

Exemplares desta publicação podem ser solicitados à:

Embrapa Algodão

Rua Osvaldo Cruz, 1143 – Centenário
Caixa Postal 174
CEP 58107-720 - Campina Grande, PB
Telefone: (83) 3315-4300
Fax: (83) 3315-4367
algodao@cnpa.embrapa.br
http://www.cnpa.embrapa.br

Comitê de Publicações

Presidente: Napoleão Esberard de Macêdo Beltrão

Secretária: Nívia Marta Soares Gomes

Membros: Cristina Schetino Bastos

Fábio Akiyoshi Suinaga

Francisco das Chagas Vidal Neto

Luiz Paulo de Carvalho

José Américo Bordini do Amaral

José Wellington dos Santos

Nair Helena Arriel de Castro

Nelson Dias Suassuna

Supervisor Editorial: Nívia Marta Soares Gomes

Revisão de Texto: Lúcia Vieira Hoffmann

Tratamento das Ilustrações: Geraldo Fernandes de Sousa Filho

Capa: Flávio Tôrres de Moura/Maurício José Rivero Wanderley

Editoração Eletrônica: Geraldo Fernandes de Sousa Filho

1ª Edição

1ª impressão (2006) 1.000 exemplares

Todos os direitos reservados

A reprodução não autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei nº 9.610)

EMBRAPA ALGODÃO (Campina Grande, PB)

Para Entender Micorrizas Arbusculares, por Lúcia Vieira Hoffmann e Valeska Silva Lucena . Campina Grande, 2006.

22p. (Embrapa Algodão. Documentos, 156)

1. Micorriza-Arbuscular. I. Hoffmann, L.V. II. Lucena, V.S. III. Título. IV. Série.

CDD575.1

© Embrapa 2006

Autores

Lúcia Vieira Hoffmann

D.Sc., Eng. Agrôn. Embrapa Algodão, Rua Osvaldo Cruz, 1143,
Centenário, 58107-720, Campina Grande, PB, CEP 58107-720.

e-mail: hoff@cnpa.embrapa.br,

Valeska Silva Lucena

M.Sc. em Genética e Biologia Molecular, UFRN

Apresentação

Um dos objetivos da agricultura orgânica é promover a fertilidade através do manejo de microrganismos, seja através do incremento de diversidade microbiana ou através do aumento de atividade dos microrganismos benéficos.

Micorrizas arbusculares são simbioses entre fungos e plantas. Os fungos micorrízicos têm amplo espectro de hospedeiros, entre eles o algodão, o gergelim, a mamona, o sisal e o amendoim. As hifas funcionam como extensão das raízes das plantas, uma vez que, devido à sua grande capacidade de ramificação, exploram o solo, realizando absorção de água e nutrientes minerais, que são transferidos para as plantas por meio de estruturas intracelulares, efêmeras, denominadas arbúsculos. Em troca, a planta transfere ao fungo fotoassimilados.

O conhecimento da diversidade total desses fungos no solo e, além disso, da diversidade das espécies de fungos que efetivamente colonizam as plantas de interesse agrônomo, pode vir a ser informação que possibilite delinear adequadas estratégias de manejo para que se maximize o benefício da simbiose. Tradicionalmente, a diversidade vem sendo estudada por classificação dos esporos diversos no solo por microscopia ótica; entretanto, esta é uma medida da diversidade do fungo no solo, e não permite identificar as espécies das hifas que colonizam as raízes. A biologia molecular tem se mostrado uma importante ferramenta, pois possibilita, após a extração de DNA da raiz contendo hifas, a detecção dos fungos que efetivamente colonizam as plantas.

Como a importância das micorrizas arbusculares tende a ser maior em solos que não recebem adubação periódica, especialmente aqueles deficientes em fósforo, além de auxiliar também na absorção de água, infere-se que desempenham papel de especial relevância para a sustentabilidade da agricultura no semi-árido.

Robério Ferreira dos Santos
Chefe Geral da Embrapa Algodão

Sumário

Para Entender Micorrizas Arbusculares.....	11
1. As interações entre microrganismos e plantas.....	11
2. Micorrizas	12
3. Benefícios trazidos pelas micorrizas arbusculares	16
4. Interfaces entre relações simbióticas e patogênicas entre plantas e microrganismos	17
Referências Bibliográficas	19

Para Entender Micorrizas Arbusculares

Lúcia Vieira Hoffmann
Valeska Silva Lucena

1. As interações entre microrganismos e plantas

As plantas estão constantemente expostas a grande variedade de microrganismos. No entanto, apenas parte deles especializou-se durante a evolução na interação com as plantas.

Considerando que o fato de haver interação entre espécies não necessariamente significa contato direto entre organismos envolvidos ou alterações morfológicas ou fisiológicas, pode-se afirmar que, de maneira geral, se conhece muito pouco quais espécies de microrganismos interagem com plantas, como se dá a interação e qual sua importância.

O solo é um reservatório de diversidade de espécies microbianas, que entram em contato com as plantas via raiz. Em nível de solo, as raízes das plantas são importantes para grande número de espécies microbianas, uma vez que, na maior parte do tempo, o solo é pobre em carbono orgânico, que é fonte de energia para a maioria dos microrganismos, os quimiotróficos, que ficam então em inanição (CARDOSO et al., 1992). Neste contexto, as raízes são a principal fonte de matéria orgânica e, conseqüentemente, os microrganismos proliferam na região da rizosfera, onde há constante aporte de uma variedade de compostos orgânicos exsudados pelas raízes. Outras alterações produzidas no solo pelas raízes também afetam os

microrganismos, como absorção localizada de água e nutrientes, reumidificação e alterações físicas. Assim, a flora microbiana da rizosfera difere daquelas em outras regiões do solo (MCCULLY, 1999). A interação com as plantas não excede na maioria das vezes a colonização da superfície das raízes (KAPULNIK, 1996).

Algumas das bactérias que vivem na rizosfera promovem alterações que estimulam o desenvolvimento das plantas, o que pode ocorrer através disponibilização do fósforo, através da solubilização de fosfatos inorgânicos pela ação de ácidos orgânicos ou mineralização de fosfato orgânico. As plantas podem beneficiar-se também pela produção de sideróforos ou hormônios vegetais produzidos por estas bactérias. Elas podem também ajudar na proteção a patógenos, por meio da produção de metabólitos tóxicos, competição com por nutrientes, indução de reação fisiológica sistêmica da planta com efeito de resistência. Essas bactérias são conhecidas como rizobactérias promotoras do crescimento de plantas (KAPULNIK, 1996). Podem também associar-se às raízes bactérias fixadoras de nitrogênio de vida livre, beneficiando as plantas através da conversão do nitrogênio atmosférico em forma assimilável (KAPULNIK, 1996).

As interações mais estudadas e conhecidas são aquelas em que ocorrem alterações morfológicas e fisiológicas nos organismos envolvidos e que, ao mesmo tempo, têm maior relevância econômica: a simbiose e a patogênese. As simbioses definem-se como uma relação onde ocorrem alterações morfológicas e benefício dos organismos envolvidos, isto é, planta e microssimbionte, enquanto que na patogênese o microrganismo é favorecido em detrimento da planta.

2. Micorrizas

As micorrizas são estruturas formadas durante a simbiose entre raízes e fungos de solo. Classificam-se em ecto, endo e ectoendomicorrizas.

Nas ectomicorrizas, o fungo, geralmente basideomiceto, forma um manto externo e desenvolve-se também nos espaços intercelulares, sem que

ocorra desenvolvimento intracelular; sua importância econômica foi relatada principalmente para espécies florestais (BELLEI e CARVALHO, 1992).

Nas endomicorrizas, ao contrário, o fungo desenvolve-se intracelularmente. São divididas em três tipos distintos, sendo que os tipos ericóide e orquidóide ocorrem apenas nas famílias Ericaceae e Orquidaceae, respectivamente (SILVEIRA, 1992). O terceiro tipo, micorrizas vesículo-arbusculares ou, simplesmente, micorrizas arbusculares, ocorrem em cerca de 80% das espécies de plantas (BONFANTE e PEROTO, 1995). Os fungos que formam endomicorrizas pertencem a uma de 130 espécies da ordem Glomales de Zigomicetos,

A grande gama de hospedeiros dos fungos micorrízicos arbusculares pode ser entendida considerando-se a origem muito antiga desta simbiose, que data do período Paleozóico, na mesma época em que as plantas, originalmente aquáticas, partiram para a conquista do ambiente terrestre (SIMON et al., 1993). Existe então a hipótese de que a simbiose tenha sido auxiliar ou fundamental para que as plantas pudessem adaptar-se ao novo ambiente. O grande espectro de hospedeiros é explicado pela origem antiga da simbiose com as plantas pioneiras da colonização do ambiente terrestre e a conservação dos genes responsáveis por esta associação conforme novas espécies de plantas foram surgindo (GIANINAZZI-PEARSON et al., 1996). Entretanto, existem diferenças evolutivas que levam a características fisiológicas distintas, sobretudo se forem considerados os diferentes tipos de micorrizas. Portanto, é importante considerar a diversidade funcional (ALLEN et al., 2003).

Não se identificam plantas colonizadas por micorrizas arbusculares a olho nu, mas apenas em microscopia ótica, pela qual se observam hifas, vesículas e arbúsculos.

Os arbúsculos originam-se da penetração de células corticais pela hifa causando invaginação da plasmalema. São os principais locais de troca de metabólitos e assim, do ponto de vista fisiológico, a principal estrutura da

simbiose, sua vida é de 4 a 5 dias, período após o qual sofrem degeneração, e então a célula volta a ter atividade normal (BONFANTE-FASOLO, 1984).

Vesículas são corpos globosos, inter ou intracelulares, com tamanho de 30 a 100mm; são ricas em lipídeos, o que sugere tratar-se de órgãos de reserva (BONFANE-FASOLO, 1984). Todos os fungos micorrízicos arbusculares foram arbúsculos, mas alguns não formam vesículas, sendo este o principal argumento para alterar a denominação de “micorrizas vesículo-arbusculares” para “micorrizas arbusculares” (WALKER, 1995).

A germinação do esporo ocorre na superfície da raiz. A penetração é possibilitada pela ação mecânica e enzimática da hifa; ocorre então crescimento intercelular da hifa e, finalmente, colonização intracelular. A colonização que ocorre na epiderme ou exoderme e parênquima cortical. O cilindro central e regiões meristemáticas não são colonizados (BONFANTE-FASOLO, 1984).

Como o fungo só germina na presença da planta, supõe-se que, analogamente a outros fungos, a presença da planta seja “percebida” pelo fungo através de algum de seus exsudatos, entretanto, não é certo qual substância exsudada pela planta que o fungo micorrízico arbuscular reconhece, sendo flavonóides dos principais compostos candidatos; no entanto, não são absolutamente necessários para o estabelecimento da micorriza (BÉCARD et al., 1995).

Quando as plantas percebem a presença de um patógeno, respondem com a formação de papila que consiste, normalmente, em componentes de parede celular primária e secundária, contendo compostos como calose, fenóis, proteínas e silicone. No caso da colonização por fungos micorrízicos arbusculares, as pouca reagem em nível citológico à formação de apressório ou à hifa de infecção, sem que nenhuma reação marcante ocorra na parede celular das células epidérmicas ou hipodérmicas. Ocasionalmente, ocorre engrossamento das paredes das células epidérmicas no ponto de contato do apressório com algumas plantas, como alho-poró, tomate ou fumo. Este engrossamento é semelhante à parede

celular normal quanto à textura e propriedades de coloração, e em sua composição não estão incluídos calose ou fenóis, que ocorrem em infecções patogênicas (GIANINAZZI-PEARSON et al., 1996). Diz-se, então, que as plantas hospedeiras não possuem resposta de defesa típica ao fungo micorrízico. Quando o fungo é intercelular, a parede celular do fungo e a parede celular da planta ficam em contato direto. Quando a hifas atravessam as células, a única reação é a síntese de membrana e deposição de parede celular circundando-as (BONFANTE-FASOLO, 1984; GIANINAZZI-PEARSON et al., 1996; GIANINAZZI-PEARSON, 1996).

As células da planta contendo arbúsculos sofrem diminuição no tamanho de vacúolos, aumento do volume do citosol e aumento no número de organelas (mitocôndrias, plastídeos, retículo endoplasmático e de Golgi). O núcleo aumenta de tamanho e migra para o centro da célula. Durante o desenvolvimento intracelular do fungo, há a formação *de novo* de membrana derivada da membrana plasmática, chamada membrana periarbuscular. Então se forma, entre planta e parede de fungo, uma região de troca de nutrientes. Neste espaço, a planta deposita material de composição semelhante a parede celular, criando a matriz fibrilar. Quando o arbúsculo chega em fase de senescência, esta matriz fibrilar o envolve e núcleo, citoplasma e vacúolo voltam ao aspecto anterior ao da colonização (GIANINAZZI-PEARSON, 1996).

BONFANTE-FASOLO (1984) sugere que o material depositado na interface entre fungo e planta, nos locais em que as hifas atravessam as células, é de origem da planta, em função da continuidade entre esta interface e a parede celular. Como evidência desta hipótese, BONFANTE-FASOLO et al. (1990) demonstraram, em raízes de *Allium porum* inoculadas com *Glomus versiforme*, através de imunocitoquímica, que celulose e componentes pécticos presentes exclusivamente na parede celular da planta estavam também presentes no material de interface.

As modificações morfológicas e fisiológicas que permitem a colonização por micorrizas arbusculares e arbúsculos dependem da regulação gênica e síntese de proteínas.

3. Benefícios trazidos pelas micorrizas arbusculares

Quanto ao benefício nutricional da simbiose, a hifa externa do fungo micorrízico arbuscular pode fornecer 80% do fósforo, 25% do nitrogênio, 10% do potássio, 25% do zinco e 60% do cobre (MARSCHNER E DELL, 1994). A simbiose com fungos micorrízicos arbusculares também pode apresentar grande relevância na proteção de plantas contra estresse salino (GIRI et al., 2002). Frequentemente plantas micorrizadas apresentam melhor resistência à seca que plantas não colonizadas por fungos micorrízicos.

Uma revisão bastante completa, feita por AUGÉ (2001), lista 147 trabalhos científicos, publicados até 1999, que mostraram benefícios fornecidos por micorrizas arbusculares em plantas submetidas à seca ou ao estresse hídrico. Embora tenha sido controverso se este benefício é mediado ou não pela maior aquisição de fósforo ou outros nutrientes, já é inquestionável, segundo o autor, que a simbiose pode modificar o equilíbrio hídrico da planta, pelo menos em algumas situações e em certa medida, de uma maneira inteiramente independente da aquisição de fósforo. Entre os 147 trabalhos listados, 55 trabalhos, através de seu delineamento experimental, puderam demonstrar que o aumento de resistência a seca em plantas colonizadas por fungos micorrízicos ocorre de maneira independente do incremento da capacidade de absorção de fósforo, que também é um benefício agrônômico fornecido pela mesma relação simbiótica.

Comparando-se plantas micorrizadas com plantas não micorrizadas na presença de seca, nota-se que plantas micorrizadas possuem: i) maior sensibilidade de estômatos à umidade, com aumento da condutância estomática; ii) maior taxa fotossintética, consistente com o maior período de abertura de estômatos; iii) maior tempo de seca requerido para declínio do potencial hídrico da folha e menor tempo para recuperação do potencial hídrico após término do período de seca; iv) maior eficiência de uso da água pela planta, medida pela quantidade de água utilizada por peso da planta ou quantidade de carbono assimilada; v) maior atividade de enzimas como nitrato redutase, superóxido dismutase, fosfatase ácida, glutamina e

glutamato sintetase; vi) menor quantidade de ácido abscísico no xilema; vii) menor abscisão foliar (rosa), necrose foliar (trigo), maior proporção de área verde (milho); atraso de senescência da folha (alfafa), maior movimentação da folha (leucena), atraso e recuperação mais rápida do amarelecimento foliar (AUGÉ, 2001; SIMPSON e DAFT, 1990).

Para algumas espécies de plantas, as de baixa dependência micorrízica, a produtividade é ampliada pela relação simbiótica com o fungo micorrízico apenas quando a quantidade de fósforo no solo é baixa, enquanto para outras espécies o benefício trazido continua mesmo em altos níveis de fósforo (alta dependência micorrízica). O algodão tem alta dependência micorrízica (RICH e BIRD, 1974) e em gergelim a dependência micorrízica varia com o genótipo (PAVAN KUMAR et al., 1998).

Embora o benefício da colonização seja muitas vezes evidente, pode não ser requerida a inoculação devido à presença de quantidade suficiente de propágulos (esporos e hifas) nos locais de plantio; a inoculação pode se fazer necessária em solos degradados. Outro ponto a se considerar é a dificuldade de produção de inóculo, pois o fungo é biotrófico obrigatório, e só cresce na presença de raízes de plantas hospedeiras. Em plantas propagadas por mudas, como o sisal, a inoculação pode ser de maior viabilidade.

4. Interfaces entre relações simbióticas e patogênicas entre plantas e microrganismos

Quando colonizadas por microrganismos, as plantas promovem alterações. Espera-se que, se o microrganismo for benéfico a planta e, principalmente, se for capaz de desenvolvimento, em conjunto com a planta, de uma simbiose mutualística, as alterações promovidas pela planta sejam no sentido de criar um nicho adequado a este microrganismo. Ao contrário, se for um patógeno, as alterações devem ser no sentido de evitar a colonização. Com efeito, as plantas em que estão estabelecidas simbioses caracterizam-se pelo baixo nível de expressão das mesmas enzimas cuja

síntese é ativada nas células das plantas após contato com patógenos, e que tem papel na restrição ou impedimento de desenvolvimento de doenças (GIANINAZZI-PEARSON, 1996, PAWLOWSKI e BISSELING, 1996). Entretanto, durante o início do processo de colonização por fungos micorrízicos arbusculares (GIANINAZZI-PEARSON, 1996), a reação das plantas tem semelhanças, do ponto de vista fisiológico, com as reações que se observam durante a colonização por patógenos.

Especula-se se as semelhanças podem ser justificadas do ponto de vista evolutivo. Fungos (KNOGGE, 1996) e nematóides (SIJMONS et al, 1994) evoluíram a partir de espécies sem hospedeiro específico para aquelas altamente especializadas que, ao mesmo tempo, causam maior dano. Simbiontes podem ser considerados o grau mais evoluído do parasitismo pois, além de beneficiarem-se da interação com o hospedeiro, favorecem sua sobrevivência.

Micorrizas arbusculares são um método de controle biológico de patógenos, cuja eficiência varia muito, em função das espécies envolvidas e de condições ambientais (AZCÓN-AGUILAR e BAREA, 1996; DUMAS-GAUDOT et al., 1996). O estímulo de reações de defesa das plantas no início da colonização é visto como um possível mecanismo responsável pela sua eficiência. Em amendoim, na presença de micorrizas e rizóbios, houve aumento na presença de compostos fenólicos, relacionados com a defesa contra patógenos (DEVI e REDDY, 2002).

Os métodos que vêm sendo desenvolvidos pela biologia molecular, de extração de DNA das raízes colonizadas, amplificação de regiões do DNA ribossômico e sequenciamento molecular, que permitem conhecer os fungos que colonizam as raízes das diferentes espécies de plantas (RENKER et al., 2003) devem auxiliar, nos próximos anos, na identificação destes fungos, possibilitando ampliar o entendimento tanto do papel fisiológico das diferentes espécies de fungo como também das possíveis vantagens que podem existir no manejo agrícola visando incrementar sua diversidade ou sua inoculação.

Referências Bibliográficas

- ALLEN, M. F.; SWENSON, W.; QUEREJETA, J. I.; EGERTON -
WARBURTON, L. M.; TRESEDER, K. K. Ecology of Mycorrhizae: a
conceptual framework for complex interactions among plants and fungi.
Annual Review of Phytopathology, v. 41, p.271-303, 2003.
- AUGÉ, R. M. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal
symbiosis. **Mycorrhiza**, v. 11, p. 3-42, 2001.
- AZCÓN-AGUILAR, C.; BAREA, J. M. Arbuscular mycorrhizas and
biological control of soil-borne plant pathogens – an overview of the
mechanisms involved. **Mycorrhiza**, v. 6, p. 457–464, 1996.
- BECARD, G.; TAYLOR, L. P.; DOUDS, D. D. PFEFFER, P. E.; DONER, L. W.
Flavonoids are not necessary plant signal compounds in arbuscular
mycorrhizal symbiosis. **Molecular Plant Pathogen Interactions**, v. 8, p. 252-
258, 1995.
- BELLEI, M. M.; CARVALHO, E. M. S. Ectomicorrizas. In: CARDOSO, E. J.
B. N.; TSAI, S. M.; NEVES, M. C. P. **Microbiologia do Solo**. Campinas,
Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 1992. Cap.21, p.297-318.
- BONFANTE-FASOLO, P. Anatomy and morphology of VA mycorrhizae. In:
POWELL, C. L.; BAGYARAJ, D. J.. (Ed.) VA Mycorrhiza. CRC Press, Boca
Raton, 1984. Cap.2, p.5-33.
- BONFANTE, P.; PEROTO, S. Strategies of arbuscular mycorrhizal fungi
when infecting host plants. **New Phytologist**, v. 130, p. 3-21, 1995.
- BONFANTE-FASOLO, P.; VIAN, B.; PEROTO, S.; FACCIÒ, A.; KNOX, J. P.;
Cellulose and pectin localization in roots of mycorrhizal *Allium porrum*:

labeling continuity between host cell wall and interfacial material. **Planta**, v. 180, p. 537-547, 1990.

CARDOSO, E. J. B. N.; TSAI, S. M.; NEVES, M. C. P. **Microbiologia do Solo**. Campinas: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 1992. 360p.

DEVI, M. C.; REDDY, M. N. Phenolic acid metabolism of groundnut (*Arachis hypogea* L.) plants inoculated with VAM fungus and *Rhizobium*. *Plant growth regulation*, v. 37, p. 151-156, 2002.

DUMAS-GAUDOT, E.; SLEZACK, S.; DASSI, B.; POZO, M. J.; GIANINAZZI-PEARSON, V.; GIANINAZZI, S. Plant hydrolytic enzymes (chitinases and b-1,3-glucanases) in root reactions to pathogenic and symbiotic microorganisms. **Plant and Soil**, v. 185, p. 211-221, 1996.

GIANINAZZI-PEARSON, V. Plant cell responses to arbuscular mycorrhizal fungi: getting the roots of symbiosis. **The Plant Cell**, v. 8, p. 1871-1883, 1996.

GIANINAZZI-PEARSON, V.; DUMAS-GAUDOT, E.; GOLLOTTE, A.; TAHIRI-ALAU, A.; GIANINAZZI, S. Cellular and molecular defense-related root response to invasion by arbuscular mycorrhizal fungi. **New Phytologist**, v.133, n.1, p.45-57, 1996.

GIRI, B.; KAPOOR, R.; MUREJI, K. G. VA Mycorrhizal Tecnicas/ VAM Technology in establishment of plant under salinity stress conditions. In: MUREJI, K. G.; MANOHARACHARY, C.; CHAMOLA, B. P. **Techniques in mycorrhizal studies**. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, 2002.

KAPULNIK, Y. Plant growth promotion by rhizosphere bacteria. In: WAISEL, Y.; ESHEL, A; KAFKAFI, U (ed.). **Plant roots: the hidden half**. New York, Marcel Dekker,, 1996b. Cap. 37, p. 757-68.

KNOGGE, W. Fungal Infection of plants. **The Plant Cell**, v. 8, p. 1711-22, 1996.

McCULLY, M. E. Roots in soil: unearthing the complexities of roots and their rhizospheres. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 50, p. 695-718, 1999.

MARSCHNER, H.; DELL, B. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. **Plant and Soil**, v. 159, p.89-102, 1994.

PAVAN KUMAR, P.; SHAILAJA, K. M.; RAO, M. S.; RAM REDDY, S. Genotype dependent variation in VAM infection and growth response of twelve cultivars of sesame (*Sesamum indicum* L.) Journal of the Indian Botanical Society, v. 77, nº1-4, p. 71-74 , 1998.

PAWLOWSKI, K.; BISSELING, T. Rhizobial and actinorhizal symbioses: what are shared features. **The Plant Cell**, v. 8, p. 1899-1913, 1996.

RENKER, C.; HEINRICHS, J.; KALDORF, M.; BUSCOT, F. Combining nested PCR and restriction digest of the internal transcribed spacer region to characterize arbuscular micorrhizal fungi on roots from the field. **Mycorrhiza**, v. 13, p. 191-198, 2003.

RICH, J.R.; BIRD, G.W. Association of early-season vesicular-arbuscular mycorrhizae with increased growth and development of cotton. **Phytopathology**, 64 (11): 1421-1425.

SIJMONS, P. C.; ATKISON, H. J.; WYSS, U. Parasitic strategies of root nematodes and associated host cell response. **Annual Review of Phytopatology**, v. 32, p. 235-259, 1994.

SIMON, L.; BOUSQUET, J.; LÉVESQUE, R. C.; LALONDE, M. Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. **Nature**, v.363, p.67-69, 1993.

SIMPSON, D; DAFT, M. J. Interactions between water stress and different mycorrhizal inocula on plant growth and micorrhizal development in maize and sorghum. **Plant and Soil**, v. 121, p. 179-186, 1990.

SILVEIRA, A. P. D. Micorrizas. In: CARDOSO, E. J. B. N.; TSAI, S. M.; NEVES, M.C.P. **Microbiologia do Solo**. Campinas, Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 1992. Cap.19, p.282.

WALKER, C. AM or VAM: What ´s in a word? In: VARMA, A; HOCK, B. Mycorrhiza. Spriger-Verlag, Berlin, 1995. p.25-26.

Embrapa

Algodão

**Ministério da Agricultura,
Pecuária e Abastecimento**

