



ISSN:1984-2295

# Revista Brasileira de Geografia Física

Homepage: <https://periodicos.ufpe.br/revistas/rbgfe>



## Micorrizas arbusculares e absorção de fósforo em função da capacidade de fixação de fósforo do solo e da competição com a microbiota

Regina Lúcia Félix de Aguiar Lima<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Professora Adjunta da Universidade de Pernambuco Campus Petrolina, Programa de Pós-Graduação em Ciência e Tecnologia Ambiental, Universidade de Pernambuco Campus Petrolina, BR 203 Km 2, SN – Campus Universitário - Cidade Universitária, CEP 56300-000, Petrolina - Pernambuco, Email: regina.aguiar@upe.br.

Artigo recebido em 20/11/2019 e aceito em 17/03/2020.

### RESUMO

Fungos micorrízicos arbusculares (FMA) se associam às raízes das plantas e incrementam a absorção de fósforo (P), macronutriente com baixa mobilidade no solo. A capacidade de fixação de P do solo e a competição com a biota heterotrófica afetam sua disponibilidade para plantas. Visando avaliar a contribuição dos FMA na absorção de P em solos com capacidade crescente de fixação ou em situação de competição com a biota foram realizados experimentos em vasos compartimentalizados cultivados com braquiária associada a FMA, contendo substrato marcado com <sup>32</sup>P. Foram quantificadas a massa seca das plantas, o conteúdo e a atividade específica do P. No experimento 1 avaliou-se a absorção de P por raízes e hifas de FMA ou somente por hifas em solos com alta, média e baixa capacidade fixação de P. No experimento 2 avaliou-se a absorção de P por raízes e hifas de FMA ou somente por hifas em solos com alta e baixa capacidade fixação de P em situação de competição com a biota do solo ativada por fontes de carbono. O aumento da capacidade de fixação de P pelo solo resultou em diminuição de massa seca, conteúdo de P e atividade específica nas plantas. No solo com alta fixação de P, plantas com absorção exclusiva por hifas de FMA tiveram aumento da massa seca e conteúdo de P. Em situação de competição, houve diminuição na massa seca e no conteúdo de P nas plantas. Plantas com absorção por raízes e hifas de FMA tiveram maior atividade específica de P.

Palavras-chave: <sup>32</sup>P, fixação de P no solo, FMA, micélio extraradicular, absorção hifal.

## Arbuscular mycorrhizae and phosphorus uptake in soils as a function of adsorption capacity and competition with microbiota

### ABSTRACT

Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) are associated with plant roots and increase the absorption of phosphorus (P), macronutrient with low soil mobility. Soil P fixation capacity and competition with heterotrophic biota affect its availability. To evaluate the contribution of AMF to P uptake in soils with increasing fixation capacity or in competition with biota, experiments were carried out in compartmentalized pots cultivated with AMF-associated *Brachiaria decumbens* containing <sup>32</sup>P-labeled substrate. Plant dry mass, content and specific activity of P. were quantified. In experiment 1, the absorption of P by roots and hyphae of AMF or only by hyphae in soils with high, medium and low P. fixation capacity was evaluated. In experiment 2, the absorption of P by roots and hyphae of AMF or only by hyphae in soils with high and low P fixation capacity in competition with carbon-activated soil biota was evaluated. Increasing P fixation capacity by soil resulted in decreased dry matter, P content and specific activity in plants. In soil with high P fixation, plants with exclusive absorption by FMA hyphae had increased dry matter and P content. In a competition situation, there was a decrease in dry matter and P content in plants. Plants absorbed by roots and hyphae of AMF had higher P-specific activity.

**Keywords:** <sup>32</sup>P, P-soil fixing, AMF, extraradical mycelium, hyphal absorption

### Introdução

Plantas associadas aos fungos micorrízicos arbusculares (FMA), em simbiose mutualista do tipo micorriza arbuscular (MA), têm a zona de depleção de nutrientes ampliada, com isso há

incrementos na absorção nutrientes dos solos. Ressalta-se a importância das MA na absorção de nutrientes com baixa mobilidade na solução do solo, como o fósforo, zinco e cobre (Cardoso et al., 2017; Jansa et al., 2019).

As MA têm presença generalizada das nos ecossistemas terrestres, sejam naturais ou antropizados. Elas podem aumentar a absorção de P pelas plantas em solos com baixa disponibilidade de P, como os solos do semiárido nordestino, que apresentam deficiência de fósforo, com teores baixos ( $< 9 \text{ mg.kg}^{-1}$ ) em 73% dos solos e teores médios ( $9\text{-}25 \text{ mg.kg}^{-1}$ ) em 16% deles (Sampaio et al., 2009; Jansa et al., 2019; Wang e Lambers, 2020). A baixa disponibilidade de P nos solos se deve geralmente a processos de precipitação e adsorção das formas inorgânicas. O grau de adsorção de P é maior em solos com textura argilosa, contendo íons de ferro e alumínio. Estudo com solos do semiárido pernambucano apresentaram fixação de P maior em solos com maior proporção de argila (Jorhi et al., 2015; Santos et al., 2016).

As plantas micorrizadas apresentam menor concentração limiar para absorção de P que as plantas não micorrizadas. Esse aumento da capacidade de absorção de P também foi verificado em solos com adição de hidróxidos de ferro. No entanto, não se conhece o grau de contribuição dos FMA em solos que apresentem diferentes capacidades de fixação de P (Bolan et al., 1984; Sainz e Arines, 1988; Qiao et al., 2015).

O fósforo está presente em todas as células vivas, na forma biomoléculas como proteínas quinases, ácidos nucleicos, adenina trifosfato (ATP) e lipídios das membranas celulares. Em nutrição vegetal é um macronutriente, sendo requerido em grande quantidade pelas plantas, pois participa de processos vitais para a células vegetais: metabolismo energético, transdução de sinais e fotossíntese (Barra et al., 2019). Fosfatos são íons grandes e eletronegativos e por isso possuem baixa mobilidade no solo ( $10^{-12}$  a  $10^{-15} \text{ m}^2\text{s}^{-1}$ ), com consequente limitação na disponibilidade para as plantas. Em solos ácidos podem ser adsorvidos firmemente à superfície de argilas minerais e em óxidos de ferro e alumínio, e em solos alcalinos adsorvidos ao cálcio. Além disso, a distribuição horizontal e vertical do P nos solos é heterogênea (Jorhi et al., 2015; Santos et al., 2016; van de Wiel et al., 2017).

A absorção de nutrientes pelas plantas pode acontecer de forma direta pela ação das raízes, via células epidérmicas e pelos radiculares, ou indireta pela atuação do micélio dos FMA. A densidade, o diâmetro e o comprimento de pelos das raízes são fatores que interferem na absorção de P dos solos (Jorhi et al., 2015; Kaiser et al., 2015; van de Wiel et al., 2017).

A absorção de fósforo diretamente pelas raízes das plantas é feita predominantemente por processo dependente da difusão do P no solo, que

ocorre numa taxa muito lenta para atender às necessidades das plantas. Nesse contexto se destaca a contribuição do micélio dos FMAs, o qual é constituído pelo conjunto das hifas dos FMAs que crescem além da zona de depleção das raízes, explorando maior volume de solo e possuem alta afinidade por íons de fosfato (Jorhi et al., 2015; Zou et al., 2019).

O micélio dos FMA faz conexão entre o solo e as células corticais das raízes, podendo inclusive interconectar plantas (Hu et al., 2019). Ele é constituído por uma rede de hifas que cresce pelo solo ou no interior das raízes, diferenciadas em componentes de absorção, de crescimento ou de infecção. Os componentes de absorção consistem em hifas extrarradiculares que absorvem ativamente fosfatos do solo, os quais são transportados passivamente para hifas intrarradiculares formadas interior das raízes, e a partir daí são transferidos ativamente para as células vegetais por proteínas transportadoras de P localizadas principalmente na membrana dos arbúsculos (Jansa et al., 2019).

O aumento na absorção de P pelo micélio extrarradicular se deve possivelmente pela mais completa exploração do volume de solo, tomando disponíveis fosfatos que estejam em locais inacessíveis às raízes, diminuindo a distância de difusão de íons de fosfato. Elas conseguem explorar melhor o solo também porque têm diâmetro médio menor que o dos pelos radiculares e podem entrar em poros do solo inacessíveis às raízes, aumentando a superfície de absorção (Jorhi et al., 2015). O crescimento extensivo das hifas diminui a distância para difusão e a zona de depleção para P em torno das raízes micorrizadas é aumentada (Smith et al., 2011; Azcón-Aguilar e Barea, 2015; Zou et al., 2019).

As hifas de FMA podem absorver maior quantidade de fosfatos que as raízes das plantas, e podem armazená-los na forma de polifosfatos e transferi-los continuamente às plantas. Dessa forma, a concentração de P nas hifas é maior que na solução do solo (Kaiser et al., 2015). Essa diferença na concentração de P entre as hifas de FMA e a plantas determina a direção e a velocidade do transporte deste nutriente. Os FMA contribuem para a eficiência no uso do P pelas plantas, essa contribuição pode ser otimizada pela ação de isolados de FMA mais efetivos na absorção e transferência de P (Bever, 2015; Jorhi et al., 2015; van de Wiel et al., 2017).

Outro fator que limita a disponibilidade de P para as plantas são os microrganismos do solo que competem com os as plantas pelos nutrientes inorgânicos. Eles são competidores mais eficientes, pois além de poderem mineralizar a matéria

orgânica de diferentes composições, eles têm maior razão entre área superficial e volume, bem como maior taxa de crescimento (Azcón-Aguilar e Barea, 2015; Frey, 2019). Por outro lado, os FMA fornecem fotossintatos obtidos das plantas aos micróbios da hifosfera e isso estimula a mineralização e produz aumento na disponibilidade de nutrientes por meio da matéria orgânica do solo (Kaiser et al., 2015; Jilling et al., 2018; Frey, 2019).

Os nutrientes da matéria orgânica do solo se tornam disponíveis para absorção pelas plantas ou por FMAs após o processo de mineralização pelos microrganismos do solo ou por enzimas extracelulares produzidas pelos microrganismos ou pelas plantas (Azcon-Aguillar e Barea, 2015; Silva et al., 2015). Os FMA não são capazes de decompor moléculas orgânicas complexas, mas existe proliferação de hifas sobre matéria orgânica, o que pode ser um indicativo da competição com a biota heterotrófica do solo por nutrientes (Azcón-Aguilar e Barea, 2015; Jansa et al., 2019; Jilling et al., 2018; Frey, 2019).

As raízes micorrizadas podem exercer influência sinérgica ou antagônica sobre as diferentes populações de microrganismos da rizosfera, que por sua vez afetam indiretamente a disponibilidade de fontes orgânicas e inorgânicas de P para plantas (Jorhi et al., 2015; Kaiser et al., 2015; Christian e Bever, 2018). O aumento da disponibilidade de P na solução do solo pelos FMA pode ser devido à produção de sideróforos que modificam a rizosfera diretamente (Barra et al., 2019) ou pelo aumento na absorção de P, afetando o equilíbrio do P no solo ou ainda pela utilização mais eficiente do  $\text{NH}_4^+$  pelas plantas micorrizadas, assimilado na forma de  $\text{NH}_3$  com liberação do íon  $\text{H}^+$  para o solo, com consequente diminuição do pH rizosférico, o que pode disponibilizar P de fontes

pouco solúveis (Azcón-Aguilar e Barea, 2015; Jansa et al., 2015; Jorhi et al., 2015; Jilling et al., 2018).

Medidas diretas do transporte de P por hifas dos FMA podem ser feitas usando sistema de vasos compartimentados em combinação com o uso do isótopo radioativo  $^{32}\text{P}$ , para medir a absorção de P por hifas de FMA, separadamente da absorção radicular. Dessa forma se pode determinar a contribuição relativa de ambos sistemas para o desenvolvimento das plantas (Jakobsen e Hammer, 2015).

Esse estudo foi realizado tendo por hipótese que o efeito benéfico promovido pelos FMA de incrementar a absorção de fósforo do solo, favorecendo a nutrição das plantas com as quais se associam, é mais pronunciado em solos com maior capacidade de fixação de P. Sendo esse efeito mais pronunciado quando as plantas estão em situação de competição por nutrientes com a microbiota heterotrófica do solo.

Buscando esclarecer essas questões, foram montados dois experimentos em vasos compartimentalizados, contendo solos com capacidade crescente de fixação de P, marcados com  $^{32}\text{P}$ . Em um experimento o solo marcado estará será acessível ao sistema raízes-hifas de FMA ou ao sistema hifal. No outro experimento, será avaliada uma situação de competição pelo P entre plantas micorrizadas e microbiota do solo, ativada com uso de matéria orgânica de dois tipos: com relação CP baixa ou alta.

Nesse estudo o objetivo foi avaliar a contribuição dos FMA tanto na absorção de fósforo em solos com capacidade crescente de fixação desse mineral, quanto em situação de competição pelo fósforo entre plantas e a microbiota heterotrófica do solo em solos com baixa ou alta capacidade de adsorção de P.

## Material e métodos

### *Solos, vasos, FMAs e planta*

Os solos para realização desse estudo foram selecionados a partir de testes preliminares visando selecionar amostras que apresentassem um gradiente de adsorção de P. Foi realizada uma prospeção com amostras de solo provenientes de áreas de pastagem, em posição de encosta, da microbacia Vaca Brava (Areia, Paraíba).

As amostras foram selecionadas com base na caracterização física e química (Tabela 1) e foram avaliadas quanto à capacidade de adsorção de P (Teixeira, et al., 2017).

Foram incluídas na prospeção amostras que apresentavam teor de argila variando de baixo a alto, desde que apresentassem pH ácido (entre 5 e 6) e baixo teor de fósforo ( $< 9 \text{ mg Kg}^{-1}$ ). A determinação da capacidade de adsorção de fósforo das amostras de solo foi feita colocando-se 1,0 g de cada amostra em tubos de centrifuga com tampa rosqueável, nos quais adicionou-se 30 mL de solução  $\text{CaCl}_2$  0,005 M contendo  $5,2 \text{ mg L}^{-1}$  de fósforo, na forma de fosfato de potássio monobásico ( $\text{KH}_2\text{PO}_4$ ).

Tabela 1 - Características físicas e químicas das amostras de solo selecionadas para uso nos experimentos

Solo	Textura (g Kg <sup>-1</sup> )			pH	Fósforo	Carbono (mg Kg <sup>-1</sup> )	Nitrogênio
	Argila	Silte	Areia				
A	163	81	756	5,79	3,84	10,69	0,88
B	348	116	536	5,08	1,04	20,25	1,59
C	528	116	356	5,48	1,77	24,34	1,71

pH: potencial hidrogeniônico.

Os tubos foram tampados e mantidos sob agitação por 16 horas e a seguir, submetidos a centrifugação a 5000 rpm por 15 minutos. O sobrenadante foi analisado quanto ao teor de fósforo, por colorimetria (Teixeira, et al., 2017).

O solo A apresentou menor capacidade de fixação (adsorção de cerca de 5% do P adicionado);

o solo B, teve fixação intermediária (cerca de 50%), e o solo C, alta fixação (cerca de 75%) (Tabela 2).

A partir dos resultados, as amostras A, B e C receberam as denominações: baixa, média e alta fixação de P, respectivamente.

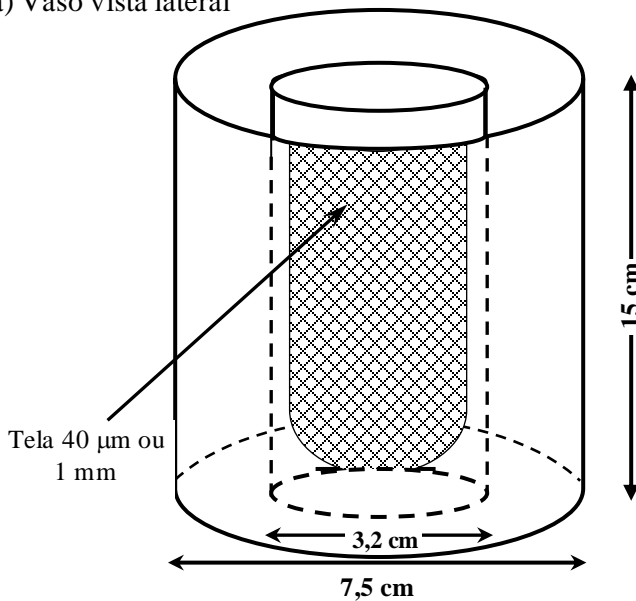
Tabela 2 - Capacidade de adsorção de fósforo (P) das amostras de solo selecionadas para os experimentos

Solo	P adicionado	P na solução	P adsorvido pelo solo
	(mg de P Kg <sup>-1</sup> de solo)		
A (Baixa fixação de P)	155,6	147,2	8,4
B (Média fixação de P)	155,6	75,4	80,2
C (Alta fixação de P)	155,6	38,0	117,6

Os ensaios em casa de vegetação foram feitos em vasos com dois compartimentos concêntricos, confeccionados com tubos de PVC.

Os vasos tinham altura igual a 15 cm, com diâmetro do compartimento externo igual a 7,5 cm e do compartimento interno 3,2 cm (Figura 1).

a) Vaso vista lateral



b) Vaso vista superior

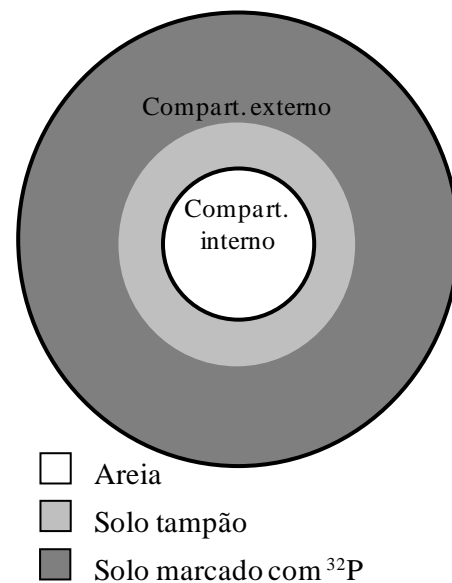


Figura 1. Vaso com dois compartimentos: a) vista lateral, mostrando abertura lateral do vaso delimitadas por telas (40 µm ou 1 mm) e suas dimensões: altura do vaso e diâmetro dos compartimentos externo e interno. b) vista superior, mostrando os compartimentos interno e externo e a área para preenchimento com os substratos: areia, solo tampão e solo marcado com <sup>32</sup>P.

Os dois compartimentos estavam conectados por janelas laterais delimitadas por telas com malha de 40 µm ou 1 mm de abertura (Figura 1a).

O plantio de braquiária foi feito no compartimento interno dos vasos. Assim, foram estabelecidas duas situações: nos vasos com tela de 1 mm, as raízes das plantas e as hifas dos FMAs tinham acesso ao solo do compartimento externo, permitindo a avaliação da absorção conjunta por raízes e hifas; nos vasos com tela de 40 µm, por outro lado, somente as hifas dos FMAs tinham acesso ao solo do compartimento externo, permitindo avaliar a absorção somente por hifas.

O compartimento interno dos vasos contendo duas janelas laterais delimitadas por telas com dois tipos de malha de diferentes aberturas: com abertura de 40 µm ou de 1 mm (Figura 1a). A tela com malha de 40 µm de abertura permitia a passagem de hifas, mas não permitia a passagem de raízes. Enquanto, pela tela com malha de 1 mm, hifas e raízes podiam passar.

A malha 40 µm permitiu estimar a contribuição das hifas dos FMAs na absorção de P do solo. A malha 1 mm, a contribuição conjunta de raízes e hifas no processo de aquisição de P do solo.

O compartimento interno com volume igual 85 cm<sup>3</sup>, foi preenchido com 145 g de areia esterilizada com hipoclorito de sódio (NaOCl) e lavada com ácido clorídrico para retirada de fósforo.

O compartimento externo, com volume 435 cm<sup>3</sup>, foi preenchido com solo de modo a formar duas zonas: zona tampão e a zona com solo marcado, sem barreira física entre elas (Figura 1b). A massa de cada tipo de solo usada para preencher os vasos nessas zonas variou com a densidade dos solos (Tabela 3).

A zona tampão de solo foi estabelecida para evitar que o <sup>32</sup>P chegasse por difusão até as raízes das plantas crescendo no compartimento interno do vaso. Tendo sido montada ao redor do compartimento interno, sendo uma camada de solo com 0,8 cm de espessura (Figura 1b), entre a areia e o solo marcado com <sup>32</sup>P.

O restante do espaço do vaso foi preenchido com solo marcado com <sup>32</sup>P livre de carreador (0,3 MBq/vaso).

No compartimento interno dos vasos se adicionou solução de Hoagland sem P (diluída ½) para preencher 50% do volume total de poros (VTP). O compartimento externo também teve 50% do VTP preenchidos, mas com água destilada.

Tabela 3. Massa de solo e areia nos compartimentos externo e interno dos vasos

Capacidade de fixação de fósforo	Massa de solo (g/vaso)			Massa de areia (g/vaso)
	Tampão	Marcado com <sup>32</sup> P	Total	
Baixa	105	450	555	145
Média	100	410	510	145
Alta	95	360	455	145

### Experimentos: delineamento, condução e análise

#### Experimento 1: absorção de P por FMAs em solos capacidade crescente de fixação

O delineamento experimental foi ao acaso, com arranjo fatorial de 3 solos (alta, média e baixa fixação de P) × 2 tipos de telas nos vasos (40 µm e 1 mm), com 4 repetições.

Após o preenchimento dos vasos com areia e solo, cada vaso recebeu no compartimento interno duas plântulas de braquiária (*Brachiaria decumbens* Stapf) e 60 esporos de isolados FMA.

A braquiária foi selecionada como planta-teste, por ser uma espécie micotrófica e de crescimento rápido. As plântulas foram produzidas a partir de sementes esterilizadas superficialmente (NaOCl 1% por 5 minutos) colocadas em bandeja contendo areia esterilizada e umedecida.

Foram utilizados para inoculação das plantas isolados de FMA das espécies *Ambispora leptoticha* (N.C. Schenck & G.S. Sm.) R.J. Bills & J.B. Morton e de *Acaulospora colombiana* Spain & N.C. Schenck.

Os esporos de FMA foram extraídos do solo por peneiramento úmido e centrifugação em solução de sacarose (Johnson, et al. 1999). Foram inoculados 30 esporos de cada espécie no compartimento interno de cada vaso, totalizando 60 esporos/vaso.

Os solos usados no compartimento externo dos vasos não foram esterilizados. Dessa forma, além dos esporos dos isolados de FMAs inoculados, possuíam também propágulos de FMAs nativos.

Após a montagem do experimento, os vasos foram mantidos em casa de vegetação

durante cinco semanas para crescimento das plantas.

Durante os primeiros cinco dias de experimento, período inicial de crescimento das plantas, os vasos receberam solução de Hoagland sem P (diluída a 50%), a qual foi adicionada nos compartimentos internos dos vasos. A partir do 6º dia, passaram a receber água destilada.

Ao final do tempo do experimento a parte aérea das plantas foi cortada, e colocada em sacos de papel para secar a 60° C, até atingir peso constante.

Em relação às raízes das plantas, foram coletadas para análise da concentração de P somente aquelas das plantas mantidas nos vasos com tela de 40 µm. Elas tiveram crescimento restrito ao compartimento interno e sem contato direto com o solo marcado com <sup>32</sup>P, e o processo de coleta não traria riscos de contaminação.

O material vegetal foi submetido a pesagem, cortado em pedaços pequenos e colocado na mufla a 500° C por 4 horas. As cinzas das amostras foram diluídas em 1 l mL de ácido nítrico 1 M (Teixeira, et al., 2017).

O fósforo não radioativo nas cinzas foi determinado pelo método do molibdato, somente após período de decaimento de 8 meias-vida do <sup>32</sup>P (Teixeira, et al., 2017).

A atividade do <sup>32</sup>P foi medida por contagem Cerenkov num espectrômetro de cintilação líquida.

As contagens foram corrigidas para o decaimento isotópico e pela eficiência de contagem de 50%.

## Resultados e discussão

### *Micorrizas arbusculares em solos com capacidade crescente de fixação de fósforo (Experimento 1)*

Os resultados de massa seca, conteúdo de P e atividade específica do P possibilitaram o conhecimento dos efeitos da capacidade de fixação de fósforo do solo sobre a ação dos FMAs de incrementar a nutrição de fósforo das plantas; seja a capacidade da absorção unicamente via hifas de FMAs seja a absorção conjunta de raízes e hifas.

A massa seca e a quantidade de fósforo (P) absorvido pelas plantas diminuíram com o aumento da capacidade de fixação de P dos solos (Figuras 2 e 3). Isso foi verificado tanto na parte aérea quanto nas raízes de braquiária. As plantas crescendo no solo com baixa fixação tiveram desempenho

### *Experimento 2: absorção de P por FMAs em competição com a biota heterotrófica do solo*

O delineamento experimental foi ao acaso, com arranjo fatorial de 2 solos (alta e baixa fixação de P) × 2 tipos de telas nos vasos (40 µm e 1 mm) × 3 tipos de fontes de carbono (C) (sem adição de fonte de C; adição de celulose; adição de palha de braquiária), com 3 repetições.

A matéria orgânica foi adicionada ao solo durante a montagem dos vasos, numa proporção muito baixa, de 0,1%, visando somente ativar a biota heterotrófica do solo e promover a competição por nutrientes do solo.

As fontes de carbono orgânico adicionadas ao solo foram celulose e palha de braquiária (matéria seca e moída da parte aérea de plantas). A celulose sendo constituída de moléculas de glicose, formando o polímero (C<sub>6</sub>H<sub>12</sub>O<sub>6</sub>)<sub>n</sub>. Enquanto a palha de braquiária apresentava na sua composição relação C:N de 400:1 e relação C:P de 570:1.

Após a etapa de adição de matéria orgânica, a montagem do experimento 2 seguiu os mesmos procedimentos no experimento 1, bem como a condução e as análises.

A atividade específica (AE) do P das plantas foi calculada com a equação:

$$AE \text{ (Bq } \mu\text{g P}^{-1}\text{)} = \frac{\text{atividade } ^{32}\text{P (Bq } ^{32}\text{P/vaso)}}{\text{conteúdo de P (}\mu\text{g P/vaso)}}$$

A análise estatística foi feita com os dados de matéria seca das plantas, do conteúdo de P e a atividade específica do P dos dois experimentos. Os dados foram submetidos a análise de variância e as médias comparadas pelo teste de Tukey ( $p < 0,05$ ), usando o programa STATISTICA.

superior do desenvolvimento que aquelas crescendo nos outros dois solos, com maior poder de fixação de P. Podem ter contribuído para esse resultado o fato do solo com baixa fixação de P ter apresentado maior teor P extraível e textura mais arenosa (Tabela 3).

A concentração média de fósforo na parte aérea das plantas foi de aproximadamente 0,1%, naquelas que se desenvolveram no solo de baixa fixação de P, sendo essa proporção considerada normal para folhas de gramíneas (Tang et al., 2018). Por outro lado, verificou-se que a concentração de fósforo nas plantas diminuiu para cerca de 0,06%, nas plantas mantidas nos solos com média e alta fixação de P, indicando situação de deficiência de P nesses solos.

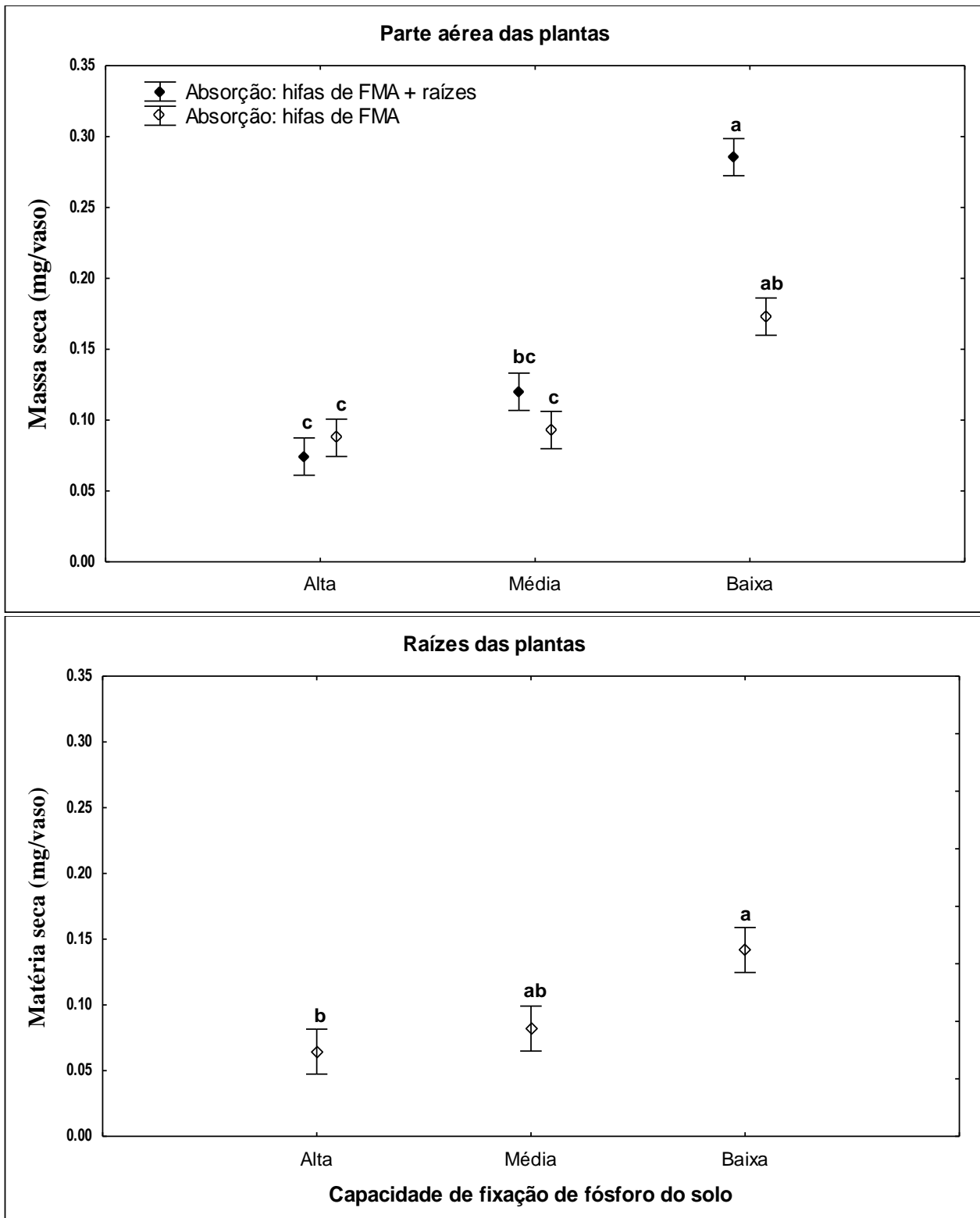


Figura 2. Massa seca da parte aérea e das raízes de plantas de braquiária, crescendo em solos com diferentes capacidades de fixação de fósforo (P).

FMA: fungos micorrízicos arbusculares; Alta: fixação alta de P, Média: fixação média de P; Baixa: fixação baixa de P.

Médias com letras iguais nos gráficos não diferem entre si ( $p < 0,05$ ). Gráficos apresentam médias  $\pm$  erro padrão.

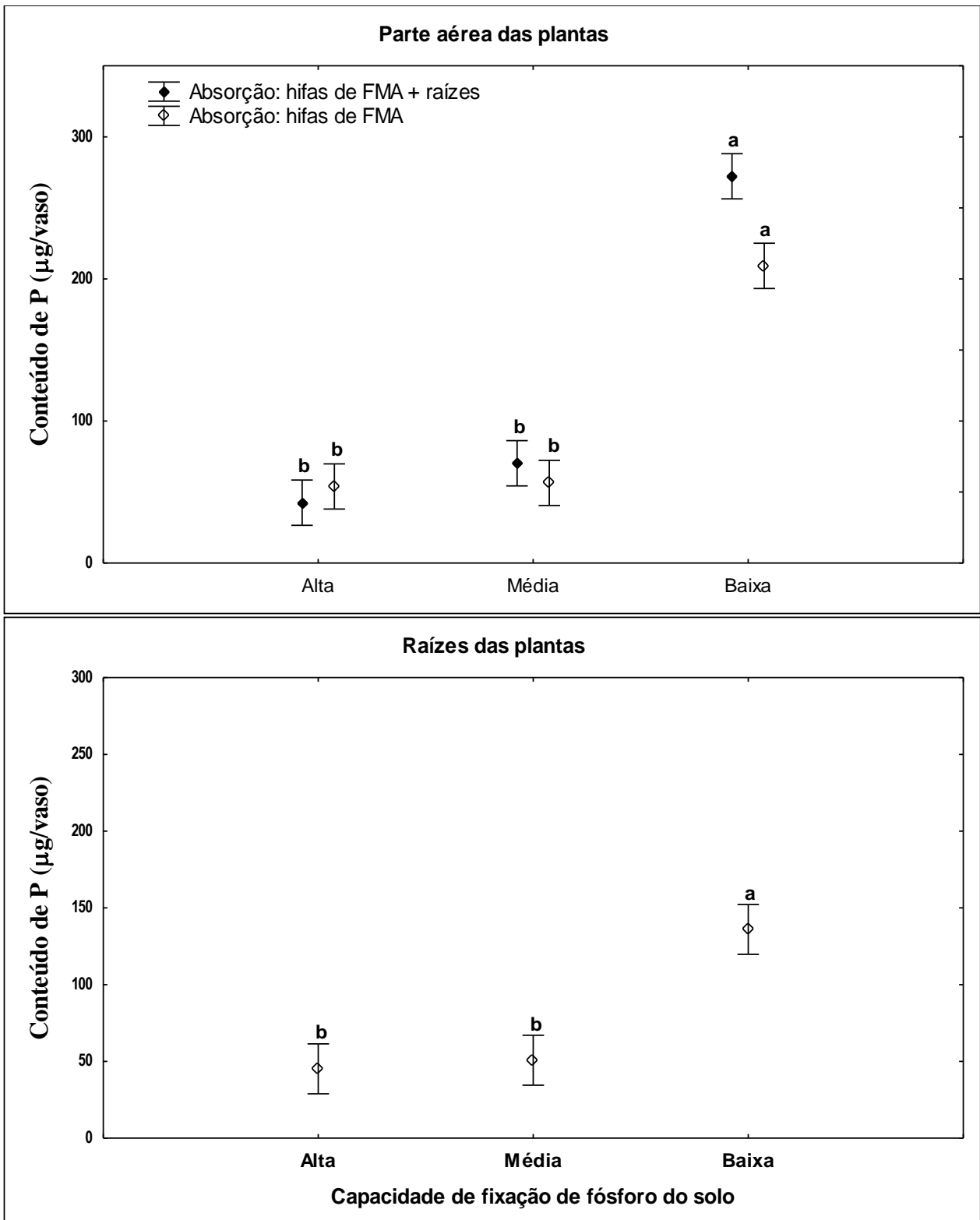


Figura 3. Conteúdo de P da parte aérea e das raízes de plantas de braquiária, crescendo em solos com diferentes capacidades de fixação de fósforo (P).

FMA: fungos micorrízicos arbusculares; Alta: fixação alta de P, Média: fixação média de P; Baixa: fixação baixa de P.

Médias com letras iguais nos gráficos não diferem entre si ( $p < 0,05$ ). Gráficos apresentam médias  $\pm$  erro padrão.



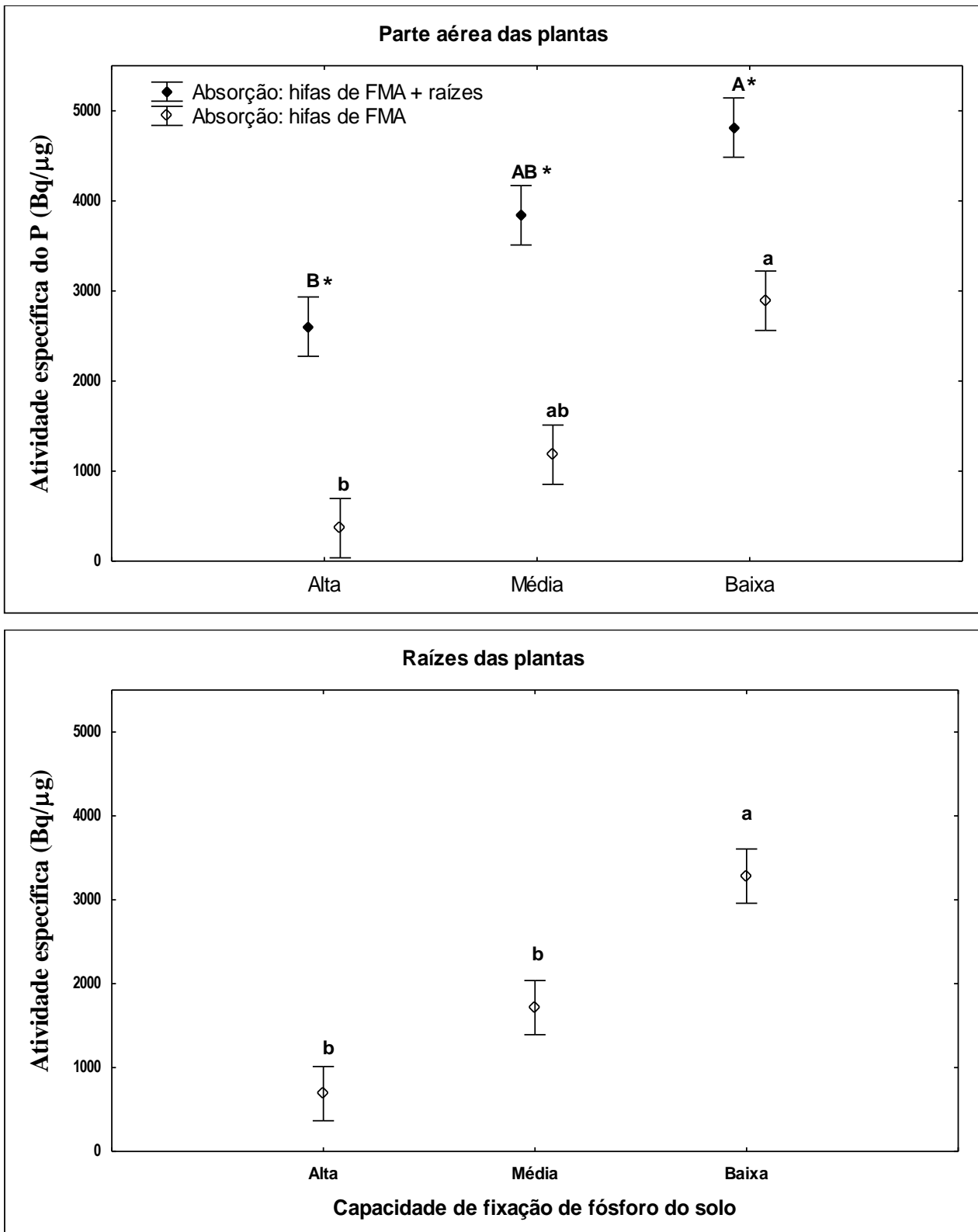


Figura 4. Atividade específica do  $^{32}\text{P}$ (fósforo) na parte aérea e nas raízes de plantas de braquiária, crescendo em solos com diferentes capacidades de fixação de P. FMA: fungos micorrízicos arbusculares; Alta: fixação alta de P; Média: fixação média; Baixa: fixação baixa. Médias com letras iguais nos gráficos não diferem entre si ( $p < 0,05$ ). Gráficos apresentam médias  $\pm$  erro padrão. Letras maiúsculas comparam unicamente absorção conjunta de hifas de FMA + raízes entre os solos. Letras minúsculas comparam unicamente absorção somente por hifas de FMA entre os solos. Presença de asterisco (\*) indica que há diferença estatística ( $p < 0,05$ ) entre absorção por hifas de FMA + raízes e absorção por hifas de FMA, dentro de determinado solo.

A atividade específica do fósforo nas plantas, ou seja, a razão entre  $^{32}\text{P}$  radioativo/P das plantas, teve comportamento semelhante ao verificado para massa seca e conteúdo de P. Ela também decresceu com o aumento da capacidade de fixação de fósforo do solo, indicando diferentes níveis de disponibilidade de P e de diluição isotópica em cada solo (Figura 4).

Os valores de atividade específica do P foram maiores no solo com baixa fixação (Figura 4), como esperado, uma vez que uma proporção maior do  $^{32}\text{P}$  ficou disponível para as plantas durante o período experimental (Fardeau e Jappe, 1980; Salcedo et al., 1990; Smith et al., 2011). Entretanto, esperava-se que a atividade específica nos outros dois solos diminuíssem na mesma proporção que o conteúdo de P nas plantas, o que não aconteceu.

A atividade específica do P torna-se relativamente constante 4 a 5 semanas após a adição de  $^{32}\text{P}$ , pois é o tempo necessário para a proliferação das hifas dos FMAs no solo durante o estabelecimento de plantas AM (Smith et al., 2011). O tempo de duração desse experimento foi de 5 semanas, sendo um desenho experimental adequado para o estudo, mas aparentemente a diluição isotópica foi influenciada pelo poder de fixação de P dos solos.

Admitindo-se que o equilíbrio isotópico tenha sido atingido no solo com baixa fixação, a ausência de proporcionalidade observada nos outros dois solos, indica que neles o  $^{32}\text{P}$  não estava ainda em equilíbrio com o  $^{31}\text{P}$  disponível para as plantas. A troca isotópica é um processo contínuo e tem sido observado que o  $^{32}\text{P}$  adicionado é trocado com a fração lentamente trocável de P. Além disso, o P no solo que pode ser trocado com  $^{32}\text{P}$  pode não estar acessível para as plantas, que usam indistintamente fósforo marcado ou não, havendo possibilidade de que as diferenças na disponibilidade de P para as plantas não seja refletida por diferenças em atividade específica (Bolan et al., 1984; Smith et al., 2011).

A capacidade de fixação de P de um solo é um dos fatores que afeta a eficiência do uso do fósforo (van der Wiel et al., 2016), condição agravada em solos com deficiência de P, contudo nesses casos uma possível resposta das plantas é o aumento no grau de associação com FMAs (Johri et al., 2015), e no favorecimento na obtenção de fosfatos proporcionada pela simbiose.

O decréscimo da atividade específica do P com o aumento da capacidade de fixação de fósforo do solo foi verificado tanto para as plantas em que o processo absorção foi realizado pelo sistema raízes-hifas de FMA, quanto para aquelas que utilizaram o sistema de hifas de FMA somente

(Figura 4). Contudo, para cada tipo de solo, os valores de atividade específica foram maiores nas plantas que utilizaram o sistema raízes-hifas.

No solo com baixa fixação de P, as plantas que utilizaram para absorção o sistema raízes-hifas de FMA tiveram maior produção de massa seca ( $p < 0,05$ ) que as plantas que utilizaram o sistema raízes-hifas (Figura 2). No entanto, essa diferença foi mais acentuada no solo com baixa fixação, enquanto nos solos com alta e média fixação de P os valores de massa seca das plantas foram semelhantes para os dois sistemas de absorção. Isto indica que, no solo com baixa capacidade de fixação de P, a ação das raízes micorrizadas foi mais efetiva em promover a produção de massa seca vegetal que a ação unicamente de hifas de FMA. Por outro lado, nos solos de média e alta de fixação de P, que apresentavam menor disponibilidade do nutriente, a atuação conjunta de raízes e hifas de FMA não representou vantagem significativa em relação à atuação das hifas unicamente (Figura 2).

O uso de isótopos de P tem mostrado que mesmo na ausência de respostas de crescimento pela planta, pode haver aumento na transferência de P para as plantas, feita com mediação dos FMAs (Efthymiou et al., 2018; Smith et al., 2018).

A captação de P via hifas de FMAs ocorre nas plantas micorrizadas e pode funcionar como principal via de captação de P, mesmo em plantas que não apresentam maior desenvolvimento quando associadas aos FMAs, com registro de altas quantidades de isótopos de P transferidas ativamente para a planta, feitas pelo compartimento hifal, em níveis de P no solo variando de baixo a alto (Smith et al., 2011; Efthymiou et al., 2018).

A tendência no conteúdo de P absorvido pelas plantas foi semelhante à verificada na massa seca, embora a diferença entre absorção via raízes micorrizadas (raízes + hifas de FMA) ou via hifas de FMA no solo de baixa fixação não tenha atingido significância estatística (Figura 3).

Estudo feito em condição similar, ou seja, com vasos compartimentados, solo arenoso com baixo teor de P e de argila (possivelmente com baixa fixação de P), apresentou resultados que em parte contrastam e em parte corroboram o obtido. Mackay et al. (2017) verificaram massa seca e teor de P semelhantes entre as plantas que tinham acesso amplo ao solo via raízes e hifas de FMA e aquelas com acesso somente por hifas, em substrato sem adição de P. Contudo, em condição de adição de fertilização fosfatada ao substrato, as plantas com acesso amplo ao solo, realizando absorção por raízes e hifas, apresentaram maiores médias de massa seca e teor de fósforo que as

plantas com acesso ao solo restrito às hifas de FMA.

Avaliando em detalhes a metodologia desse trabalho, se verifica diferenças que podem explicar parcialmente as variações do resultado contrastante. O substrato utilizado, originalmente arenoso, foi misturado com areia na proporção de em 50% e recebeu solução nutritiva sem P. Aumentando a deficiência em P do solo, situação em que o processo de absorção sofre limitação, independentemente da participação micorrízica. Essa suposição se fortalece, ao se verificar em outro estudo, resultado similar na produção de massa seca e teor de P em plantas com de absorção por sistema raízes-hifas de FMA comparada ao sistema hifas, também em solo arenoso diluído com areia, na proporção de 75% (Qin et al., 2018). Isso indica que estudos sobre o funcionamento de micorrizas, especialmente sobre absorção de P, devem considerar cuidadosamente as características do substrato quanto à capacidade de fixação de P dos solos, visto que afetam o desempenho das micorrizas na absorção de P. Não é incomum que a preparação de substrato inclua a mistura de areia em diferentes proporções. Muitos estudos selecionam solos com baixo teor de P, visto que a funcionalidade da simbiose diminui em solos com alto teor de P (Smith et al., 2011; Ji e Bever, 2016; Efthymiou et al, 2018).

A atividade específica nos solos com diferentes capacidades de fixação de P foi significativamente maior ( $p < 0,05$ ) nas plantas em que a absorção se deu pelo sistema raízes-hifas de FMA, que naquelas com absorção somente por hifas (Figura 4). Isto pode ser justificado admitindo-se que a exploração do solo do compartimento externo pelo sistema radicular através da malha de 1 mm foi mais imediata que o processo de colonização das raízes por FMA e sua subsequente contribuição na absorção de  $^{32}\text{P}$ .

Além disto, é possível considerar que a colonização das raízes com acesso amplo ao solo (vasos com malha 1 mm) tenha sido mais rápida que a daquelas crescendo restritas ao compartimento interno (vasos com malha 40  $\mu\text{m}$ ),

embora se tenha adicionado propágulos de FMA na areia, em ambos os casos, uma vez que o solo não foi esterilizado. Com isto, as plantas com acesso livre ao solo começaram a absorver P numa diluição isotópica diferente das plantas com acesso restrito pela malha 40  $\mu\text{m}$ .

As raízes de braquiária que tiveram acesso ao solo somente via hifas apresentaram massa seca, conteúdo de P e atividade específica do P (Figuras 2, 3 e 4) maiores no solo com baixa fixação de P que nos solos com média e alta fixação, de modo geral esse resultado foi semelhante ao da parte aérea. Isso indica que o  $^{32}\text{P}$  estava uniformemente distribuído pelas plantas, em cada tipo de solo (Figura 4).

#### *Efeito do micélio extrarradicular dos FMA*

A razão entre a massa seca de plantas mantidas nos vasos com malha de 40  $\mu\text{m}$  e com malha 1 mm (dados do experimento 1) fornece uma estimativa da contribuição do micélio extrarradicular dos FMA em promover o crescimento das plantas, em relação à exploração do solo pela contribuição conjunta de raízes e hifas de FMA (Tabela 4). O mesmo cálculo foi aplicado às variáveis absorção de P e atividade específica do P.

A contribuição do micélio dos FMAs foi maior que 60% tanto para a produção de massa seca e quanto para a absorção de P pelas plantas nos três tipos de solo. Essa contribuição mostrou-se crescente à medida que a capacidade de fixação de P dos solos também aumentou (Tabela 4).

A contribuição relativa da captação micorrízica de P para a nutrição total de fósforo das plantas micorrízicas mostrou variação, em outros estudos, sob efeito de fatores da planta, do solo e dos FMAs (Smith et al., 2011; Jakobsen e Hammer, 2015; Efthymiou et al, 2018).

A contribuição do sistema de hifas pode sofrer variações decorrentes das condições experimentais testadas, pois em situação de competição entre plantas resultou em decréscimo em massa seca e conteúdo de P (Hu et al., 2019).

Tabela 4. Relação da massa seca, conteúdo de fósforo e atividade específica das plantas entre vasos com malha 40  $\mu\text{m}$  e com 1 mm, nos solos com capacidade crescente de fixação de fósforo

Fixação de fósforo do solo	Massa seca*	Fósforo absorvido*	Atividade Específica*
Baixa	0,61	0,77	0,60
Média	0,78	0,80	0,31
Alta	1,18	1,27	0,14

\*Média das plantas mantidas nos vasos com malha 40  $\mu\text{m}$ / média das plantas nos vasos com malha 1 mm

No caso da atividade específica, somente no solo com baixa fixação de P a contribuição do micélio extrarradicular foi semelhante à verificada para a massa seca, mas decresceu com o aumento da fixação de P do solo. O decréscimo dessa razão provavelmente deveu-se, como foi hipotetizado anteriormente, à exploração mais lenta do solo pelo sistema de absorção por hifas de FMA em relação ao sistema raízes-hifas, o que permitiu uma maior diluição isotópica nos solos com maior capacidade de fixação de P.

*Micorrizas arbusculares em solos com alta e baixa fixação de P em competição com a biota heterotrófica do solo (Experimento 2)*

A parte aérea das plantas de braquiária mantidas em solo com baixa capacidade de fixação de P em situação de adição de matéria orgânica (MO) apresentou diminuição na produção de massa seca das plantas e no conteúdo de P, em relação ao tratamento sem adição de MO (Figuras 5 e 6). Esse resultado foi verificado tanto para as plantas com absorção pelo sistema raízes-hifas quanto no sistema de hifas, sendo mais pronunciado nesse último (Figuras 5 e 6).

Em relação à qualidade da matéria orgânica adicionada ao solo para ativar a microbiota, a celulose produziu diminuição mais acentuada na produção de massa seca e no conteúdo de P em relação à adição de palha, independentemente do acesso mais amplo por hifas e raízes ou mais restrito, somente por hifas (Figuras 5 e 6). A ausência de P na celulose provocou uma situação de forte competição (imobilização) por este nutriente e as diminuições observadas indicaram que o sistema hifal utilizado pelas plantas para absorção foi menos eficiente que a biota heterotrófica na competição por P no período estudado.

No caso de adição de palha de braquiária o decréscimo observado em relação ao controle foi menor por conta do P aportado por ela. O efeito estimulante da entrada simultânea de fósforo e nitrogênio ao solo ativa a atividade da

as bactérias e fungos da rizosfera, aumentando a taxa de crescimento e aceleração dos processos de decomposição (Jiang et al., 2018). Por outro lado, pode-se promover atuação sinérgica de FMAs e bactérias solubilizadoras de fosfato que resulte em incremento na biomassa de plantas (Saia et al., 2020).

Isso indica que, na condição muito competitiva estabelecida pela adição de celulose, o sistema hifal de absorção conseguiu igualar o desempenho do sistema raiz-hifas de FMA, mas com o aumento na disponibilidade de P pela adição

de palha, o sistema raízes-hifas foi mais eficiente na absorção de P. Esse resultado contrasta com o de Scrase et al. (2019) em que a contribuição hifal foi equivalente à absorção por raízes e hifas para a produção de massa seca e de absorção de P sob efeito da adição de matéria orgânica. Isso se deu em solo com características semelhantes ao utilizado nesse experimento: arenoso, baixo pH e teor de P, que apresenta baixa fixação de P. Contudo as fontes de matéria orgânica foram de natureza microbiana, diferente da usada nesse estudo.

O efeito benéfico das micorrizas arbusculares em favorecer os FMAs e a simbiose que eles formam com as plantas não tem sido observado em estudos que envolvem substratos pobres em N e P, como celulose (Jansa, 2019). Esses efeitos são relatados em estudos que incluem compostos orgânicos contendo N e P, como a palha de braquiária usada no experimento.

As fontes de MO usadas nesse experimento, palha de braquiária e celulose, representam as principais fontes de carbono orgânico para os solos fornecidas pelas plantas, seja pela vegetação natural seja pelas espécies cultivadas (Jansa et al., 2019; Jesus et al., 2019). A celulose é um polissacarídeo presente na matéria orgânica do solo, sendo uma das maiores frações de carbono orgânico do solo. Contudo, é uma molécula complexa para degradação pela microbiota do solo. Em solos do semiárido há registro de presença de actinobactérias com alto potencial para atividade celulolítica (Silva et al., 2015).

A atividade específica nas plantas foi maior ( $p < 0,05$ ) pelo efeito da adição de palha do que pela adição de celulose, considerando-se o sistema de absorção por raízes e hifas de FMA no solo com baixa fixação de P, enquanto o controle, sem adição de matéria orgânica, apresentou valor intermediário (Figura 7). Essas diferenças indicam acesso a reservatórios com diferentes graus de diluição isotópica de P. No caso da adição de palha, a troca isotópica se processa de forma mais lenta devido à adição do P contido na palha. Com isso, a biota heterotrófica não depende tão fortemente do P do solo e este fica com os sítios de troca relativamente mais saturados com P do que no caso da adição de celulose. Neste último caso, como o P lábil do solo é a única fonte de P acessível à biota, o número de sítios de adsorção disponíveis para o  $^{32}\text{P}$  é maior, o que acelera a diluição isotópica. A relação entre a cinética de diluição isotópica e a capacidade de sorção de P tem sido discutida por alguns autores (Fardeau et al., 1983; Tran et al., 1988; Salcedo et al., 1990; Svenningsen et al., 2018).

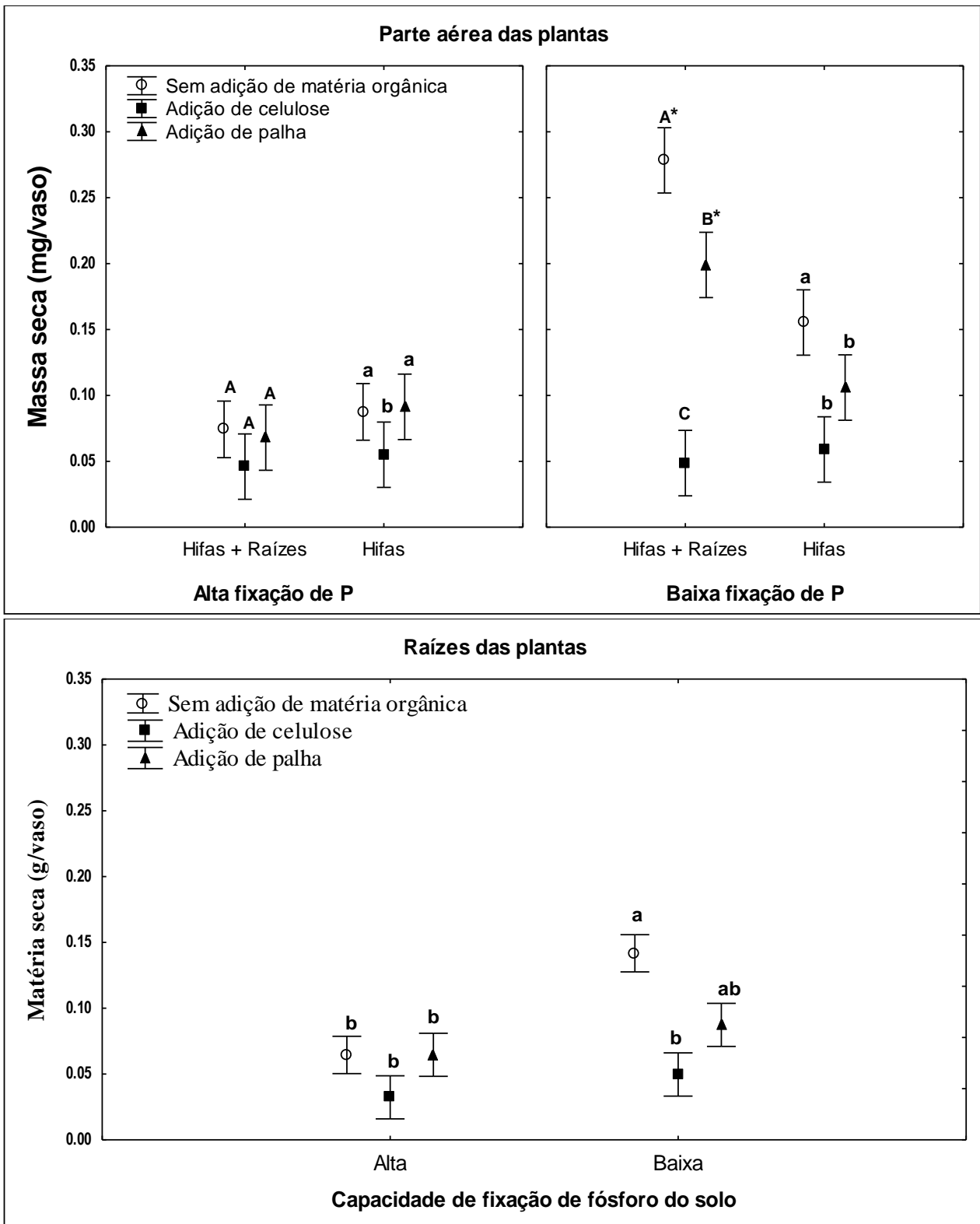


Figura 5. Massa seca da parte aérea e raízes de braquiária, crescendo em solos com capacidades alta ou baixa de fixação de fósforo, sem adição de matéria orgânica ou com adição de matéria orgânica (palha de braquiária ou celulose).

Hifas: hifas de fungos micorrízicos arbusculares; Alta: fixação alta de P; Baixa: fixação baixa de P.

Médias com letras iguais nos gráficos não diferem entre si ( $p < 0,05$ ). Gráficos apresentam médias  $\pm$  erro padrão.

Letras maiúsculas comparam unicamente absorção conjunta de hifas de FMA + raízes em cada solo.

Letras minúsculas comparam unicamente absorção somente por hifas de FMA em cada solo.

Presença de asterisco (\*) indica que há diferença estatística ( $p < 0,05$ ) entre absorção por hifas de FMA + raízes e absorção por hifas de FMA, dentro de determinado solo.

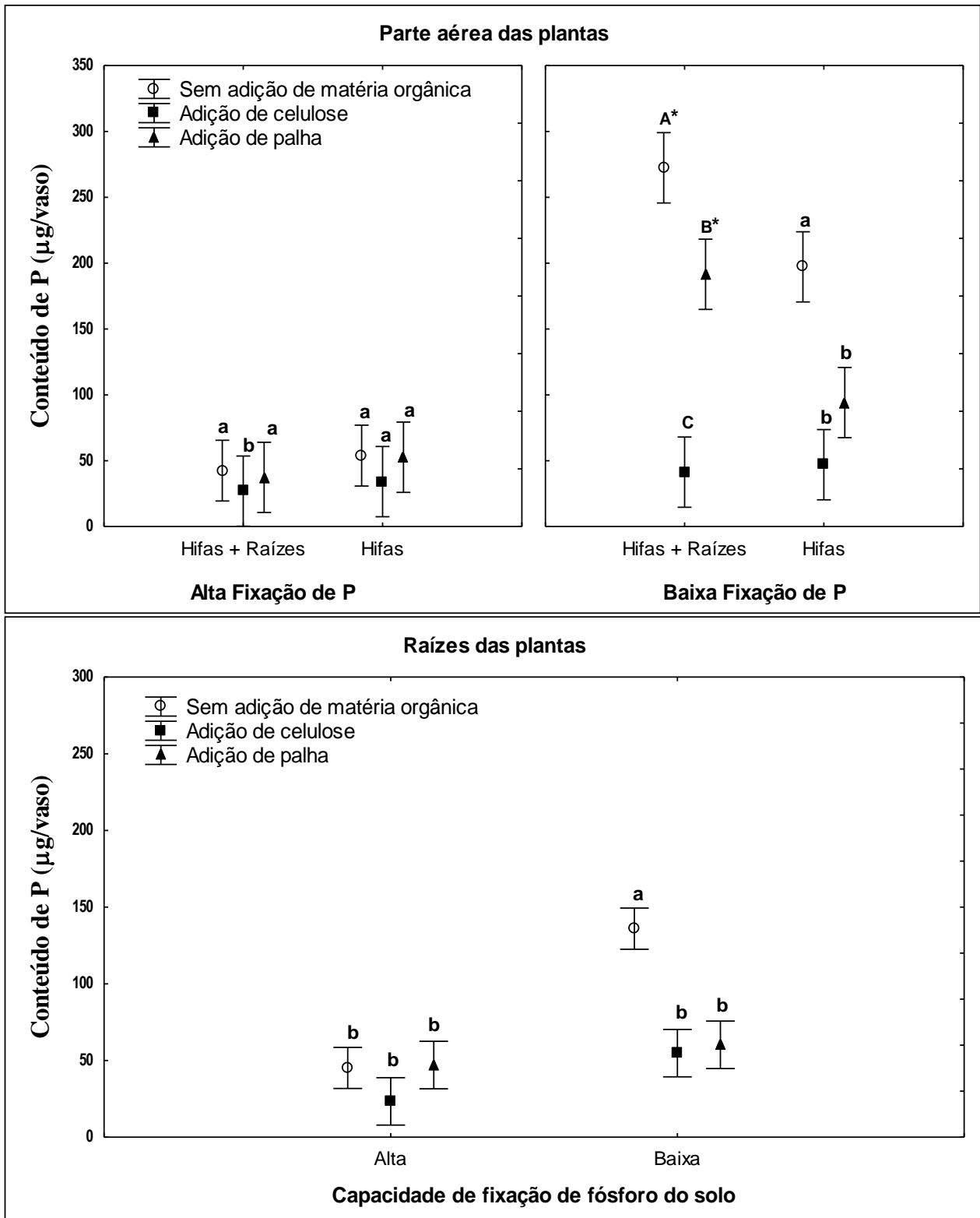


Figura 6. Conteúdo de P (fósforo) na parte aérea e raízes de braquiária, crescendo em solos com capacidades alta ou baixa de fixação de fósforo, sem adição de matéria orgânica ou com adição de matéria orgânica (palha de braquiária ou celulose).

Hifas: hifas de fungos micorrízicos arbusculares; Alta: fixação alta de P; Baixa: fixação baixa de P.

Médias com letras iguais nos gráficos não diferem entre si ( $p < 0,05$ ). Médias  $\pm$  erro padrão.

Letras maiúsculas comparam a absorção conjunta de hifas de FMA + raízes no solo de baixa fixação.

Presença de asterisco (\*) indica que há diferença estatística ( $p < 0,05$ ) entre absorção por hifas de FMA + raízes e absorção por hifas de FMA, dentro de determinado solo.

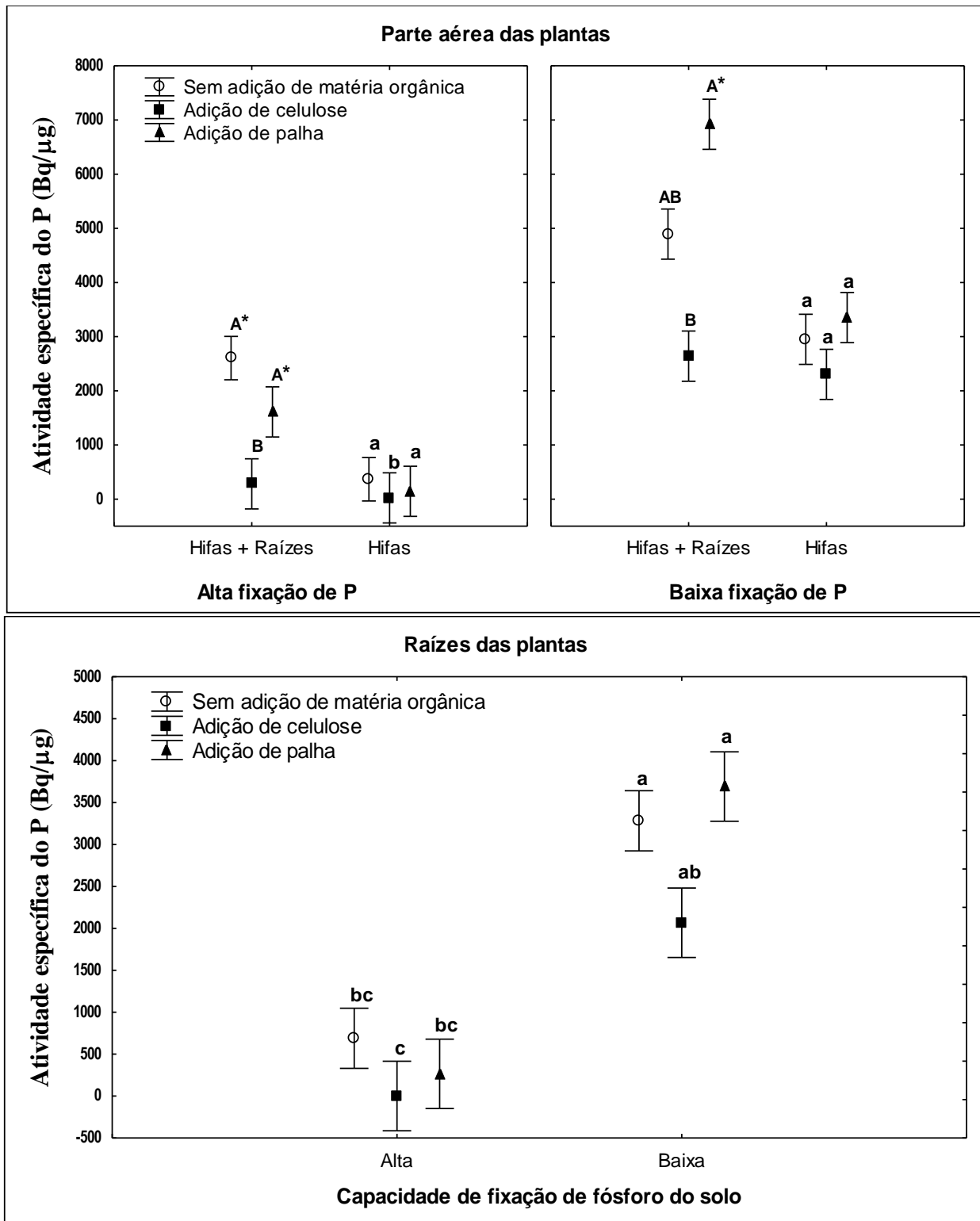


Figura 7. Atividade específica do P (fósforo) na parte aérea e raízes de braquiária, crescendo em solos com capacidades alta ou baixa de fixação de fósforo, sem adição de matéria orgânica ou com adição de matéria orgânica (palha de braquiária ou celulose).

Hifas: hifas de fungos micorrízicos arbusculares; Alta: fixação alta de P; Baixa: fixação baixa de P.

Médias com letras iguais nos gráficos não diferem entre si ( $p < 0,05$ ). Gráficos apresentam médias  $\pm$  erro padrão.

Letras maiúsculas comparam unicamente absorção conjunta de hifas de FMA + raízes entre os solos

Letras minúsculas comparam unicamente absorção somente por hifas de FMA entre os solos.

Presença de asterisco (\*) indica que há diferença estatística entre absorção por hifas de FMA + raízes e absorção por hifas de FMA, dentro de determinado solo.

Quando se restringiu o acesso das raízes ao solo (vasos com malha 40 µm) não houve diferença na atividade específica entre os tratamentos (Figura 7). O efeito do sistema de absorção somente foi observado no caso de adição palha, observando-se maior atividade específica nas plantas com acesso livre ao solo ( $p < 0,05$ ) (Fig. 5 e 6).

Como os processos de decomposição que ocorreram no solo dependeram do sistema de absorção, a menor atividade específica no sistema com absorção hifal indicou que, neste caso, houve exploração mais tardia que a das plantas com absorção pelo sistema raízes e hifas; isto permitiu que houvesse maior diluição isotópica do traçador no solo e a queda consequente na atividade específica do P.

No solo com alta capacidade de fixação de P, não foram observados efeitos do sistema de absorção ou de adição ou qualidade de matéria orgânica, em relação à produção de massa seca e conteúdo de P (Figura 7). O efeito do aumento da fixação de P do solo anulou os efeitos dos demais tratamentos. Embora tenha havido diferenças significativas em comparações específicas entre fontes ou entre malhas, as diferenças foram quantitativamente bastante pequenas.

A produção de matéria seca e o P acumulado foram bem menores no solo com alta fixação em comparação com o solo de baixa fixação (Figuras 5 e 6). Este efeito do solo foi mais marcante no caso do tratamento controle e menos marcante, mas significativo, no tratamento com adição de palha. Por outro lado, a adição de celulose praticamente anulou as diferenças causadas pelo efeito do solo.

A biota heterotrófica do solo realiza serviços ecossistêmicos para o desenvolvimento das plantas. Ela coabita o solo juntamente com micélio dos FMA (Barra et al., 2018). Contudo, tanto podem exercer efeitos estimulantes quanto supressores do micélio, produzindo variações na produção de massa seca e absorção de P de plantas micorrizadas em interações com componentes da biota do solo (Efthymiou et al, 2018; Svenningsen et al., 2018).

Em relação a atividade específica, o efeito da mudança de solo não cancelou os efeitos de fonte de MO e do sistema de absorção. Como observado no solo da baixa fixação, a adição de palha não modificou significativamente a atividade específica das plantas em relação ao controle (Figura 7), mas a adição de celulose diminuiu significativamente o valor dessa variável provavelmente pelos mesmos mecanismos explicados para o solo de baixa fixação. Da mesma forma, o livre acesso ao solo permitiu valores maiores de atividade específica que o acesso

restrito mencionados quando se comparou o efeito da malha no solo de baixa fixação.

Independentemente do tratamento, os menores valores de atividade específica no solo da alta fixação que no de baixa fixação foram devidos à maior velocidade com que se processa a diluição isotópica naquele solo (Fardeau et al., 1983; Tran et al., 1988; Salcedo et al., 1990; Smith et al., 2011).

As raízes das plantas de braquiária que cresceram nos solos de baixa e alta fixação apresentaram, de maneira geral, o mesmo comportamento que a parte aérea para as variáveis massa seca, conteúdo de P e atividade específica (Figuras 5, 6 e 7), tal como observado no experimento 1 sobre o efeito da fixação de P pelo solo e contribuição das micorrizas arbusculares (Figuras 2, 3 e 4).

Neste caso, também se considerou que a semelhança entre os valores de atividade específica nas raízes e na parte aérea em cada tipo de solo e fonte de MO indicou que o  $^{32}\text{P}$  estava uniformemente distribuído nas plantas.

## Conclusões

A absorção de fósforo pelas micorrizas arbusculares diminuiu com o aumento da capacidade de fixação de P do solo.

A crescente capacidade de fixação de fósforo (P) pelo solo inibe o crescimento de plantas e a absorção de P. Em compensação, a contribuição do micélio extrarradicular dos FMAs para a produção de massa seca e absorção de P aumenta na medida em que a capacidade de fixação de P dos solos aumenta.

Na situação de competição por P entre plantas micorrizadas e biota heterotrófica, estabelecida pela adição de fontes de carbono, a absorção pelo sistema raízes e hifas de FMAs é mais eficiente em promover o crescimento das plantas e a absorção de fósforo que o sistema hifal unicamente.

## Agradecimentos

Ao Dr. Ignacio Hernan Salcedo (*in memoriam*), orientador da tese de doutorado que originou esse trabalho, pelos anos de convívio e de amizade, e pela orientação para a tese e para a vida.

Ao financiamento dessa pesquisa feito, de forma conjunta, pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), Brasil (Código de Financiamento 001), pelo Conselho Nacional de Pesquisa (CNPq) e pelo Inter American Institute for Global Change Research (IAI).



## Referências

- Azcón-Aguilar, C., Barea, J. M., 2015. Nutrient cycling in the mycorrhizosphere, *Journal of Soil Science and Plant Nutrition* 25 (2), 372-396.
- Barra, P. J., Viscardi, S., Jorquera, M. A., Duran, P. A., Valentine, A. J., Mora, M. L., 2018. Understanding the strategies to overcome phosphorus-deficiency and aluminum-toxicity by ryegrass endophytic and rhizosphere phosphobacteria. *Frontiers in Microbiology* [online] 9, 1155. Disponível: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01155>. Acesso: 18 mar. 2020.
- Barra, P. J., Pontigo, S., Delgado, M., Parra-Almuna, L., Duran, P. A., Valentine, A. J., Jorquera, M. A., Mora, M. L., 2019. Phosphobacteria inoculation enhances the benefit of P-fertilization on *Lolium perenne* in soils contrasting in P-availability. *Soil Biology and Biochemistry* [online] 136, 107516. Disponível: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.06.012>. Acesso: 18 mar. 2020.
- Bolan, N. S., Robson, A. D., Barrow, N. J., Aylmore, L. A. G., 1984. Specific activity of phosphorus in mycorrhizal and non-mycorrhizal plants in relation to the availability of phosphorus to plants. *Soil Biology and Biochemistry* 16 (4), 299-304.
- Bever, J. D., 2015. Preferential allocation, physio-evolutionary feedbacks, and the stability and environmental patterns of mutualism between plants and their root symbionts. *New Phytologist* 205, 1503-1514.
- Cardoso, E. J. B. N., Nogueira M. A., Zangaro W., 2017. Importance of mycorrhizae in tropical soils. In: Azevedo, J., Quecine, M. (Eds.) *Diversity and benefits of microorganisms from the tropics*. Springer: Cham.
- Christian, N., Bever, J. D., 2018. Carbon allocation and competition maintain variation in plant root mutualisms. *Ecology and Evolution* 8, 5792-5800.
- Efthymiou, A., Jensen, B., Jakobsen, I., 2018. The roles of mycorrhiza and *Penicillium* inoculants in phosphorus uptake by biochar-amended wheat. *Soil Biology and Biochemistry* [online] 127, 168-177. Disponível: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.09.027>. Acesso: 20 mar. 2020.
- Fardeau, J. C., Diatta, S., Ndiaye, J. P., Jappe, J., 1983. Selection of the most suitable phosphorus fertilization in some soils of Senegal: use of P-32. *Agronomie Tropicale* 38 (2), 103-109.
- Frey, S. D., 2019. Mycorrhizal fungi as mediators of soil organic matter dynamics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* [online] 50 (1), 237-259. Disponível: <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110617-062331>. Acesso: 18 mar. 2020.
- Hu, J., Li, M., Liu, H., Zhao, Q., Lin, X., 2019. Intercropping with sweet corn (*Zea mays* L. var. rugosa Bonaf.) expands P acquisition channels of chili pepper (*Capsicum annuum* L.) via arbuscular mycorrhizal hyphal networks. *Journal of Soils and Sediments* 19 (4), 1632-1639.
- Jakobsen, I., Hammer, E. C., 2015. Nutrient dynamics in arbuscular mycorrhizal networks. In: Horton, T. R. (Ed.) *Mycorrhizal networks: ecological studies*. Springer: Dordrecht, p. 91-132.
- Jesus, K. N., Albuquerque, E. R. G. M., Sampaio, E. V. S. B., Sales, A., 2019. Estoques de carbono em solos de Pernambuco, Brasil. *Revista Brasileira de Geografia Física* 12 (3), 714-721.
- Jansa, J., Forczek, S., Rozmoš, M., Püschel, D., Bukovská, P., Hřelová, H., 2019. Arbuscular mycorrhiza and soil organic nitrogen: network of players and interactions. *Chemical and Biological Technologies in Agriculture* [online] 6, 10. Disponível: <https://doi.org/10.1186/s40538-019-0147-2>. Acesso: 9 out. 2019.
- Ji, B., Bever, J. D., 2016. Plant preferential allocation and fungal reward decline with soil phosphorus: implications for mycorrhizal mutualism. *Ecosphere* 7, 1-11.
- Jilling, A., Keiluweit, M., Contosta, A. R., Frey, S. D., Schimel, J., Schaefer, J., Smith, R. G., Tiemann L., Grandy, A. S., 2018. Minerals in the rhizosphere: overlooked mediators of soil nitrogen availability to plants and microbes. *Biogeochemistry* 139: 103-22. Disponível: <https://doi.org/10.1007/s10533-018-0459-5>. Acesso: 18 mar. 2020.
- Johnson, N. C., O'dell, T. E., Bledsoe, C. S., 1999. *Methods for ecological studies of mycorrhizae*. In: Robertson, G. P., Coleman, D. C., Bledsoe, C. S., Sollins, P. (Eds.) *Standard soil methods for long-term ecological research*. Oxford University Press: New York, p. 378-412.
- Jorhi, A. K., Oelmüller, R., Dua, M., Yadav, V., Kumar, M., Tuteja, N., Varma, A., Bonfante, P. Persson, B. L., Stroud, R. M., 2015. Fungal association and utilization of phosphate by plants: success, limitations, and future prospects. *Frontiers in Microbiology* [online] 6. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00984>
- Kaiser, C., Kilburn, M. R., Clode, P. L., Fuchslueger, L., Koranda, M., Cliff, J. B., Solaiman, Z. M., Murphy, D. V., 2015. Exploring the transfer of recent plant photosynthates to soil microbes: mycorrhizal pathway vs direct root exudation. *New Phytologist* 205, 1537-1551.

- Mackay, J. E., Cavagnaro, T. R., Stöver, D. S. M., Macdonald, L. M., Grønlund, M., Jakobsen, I., 2017. A key role for arbuscular mycorrhiza in plant acquisition of P from sewage sludge recycled to soil. *Soil Biology and Biochemistry* 115, 11-20.
- Qiao, X., Bei, S., Li, C., Dong, Y., Li, H., Christie, P., Zhang, F., Zhang, J., 2015. Enhancement of faba bean competitive ability by arbuscular mycorrhizal fungi is highly correlated with dynamic nutrient acquisition by competing wheat. *Scientific Reports* [online]. 5, 8122. Disponível: <https://doi.org/10.1038/srep08122>. Acesso: 19 out. 2019.
- Qin, Y., Duan, G., Zhao, Z., Tian, H., Solaiman Z. M., 2018. <sup>18</sup>O-labeled phosphate applied to soil appears in the shoots of maize after uptake by roots but not after uptake by an arbuscular mycorrhizal fungus. *Mycorrhiza* [online] 28, 787–793. Disponível: <https://doi.org/10.1007/s00572-018-0849-5>. Acesso: 18 out. 2019.
- Saia, S., Aissa, E., Luziatelli, F., Ruzzi, M., Colla, G., Ficca, A. G., Cardarelli, M. T., Roupheal, Y., 2020. Growth-promoting bacteria and arbuscular mycorrhizal fungi differentially benefit tomato and corn depending upon the supplied form of phosphorus. *Mycorrhiza* [online] 30, 133–147. Disponível: <https://doi.org/10.1007/s00572-019-00927-w>. Acesso: 18 mar. 2020.
- Sainz, M. J., Arines, J., 1988. P absorbed from soil by mycorrhizal red clover plants as affected by soluble P fertilization. *Soil Biology and Biochemistry* 20 (1), 61-67.
- Salcedo, I. H., Bertino, F., Sampaio, E. V. S. B. 1990. Reactivity of phosphorus in northeastern brazilian soils assessed by isotopic dilution. *Soil Science Society of American Journal* 55, 140-145.
- Sampaio, E. V. S. B., Araújo, M. S. B., Salcedo, I. H., Menezes, R. S. C., 2009. Agricultura sustentável no semi-árido nordestino. Recife, Editora Universitária UFPE.
- Santos, H. C., Oliveira, F. H. T., Souza, A. P., Salcedo, I. H., Silva, V. D. M., 2016. Disponibilidade de fósforo em função do seu tempo de contato com diferentes solos. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental* 20 (11), 996-1001.
- Scrase, F. L., Sinclair, J. F., Farrar, P. S., Pavinato, F. M., Jones, D. L., 2019. Mycorrhizas improve the absorption of non-available phosphorus by the green manure *Tithonia diversifolia* in poor soils. *Rhizosphere* 9, 27-33.
- Smith, S.E., Jakobsen, I., Grønlund, M., Smith, F. A., 2011. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition. *Plant Physiology* 156, 1050–1057.
- Smith, S. E., Anderson, I. C., Smith, F. A., 2018. Mycorrhizal associations and phosphorus acquisition: from cells to ecosystems. In: *Annual Plant Reviews online*, [online]. J. A. Roberts (Ed.). Disponível: <https://doi.org/10.1002/9781119312994.apr0529>. Acesso: 19 mar. 2020.
- Silva, V. M., Brito, F. A. E., Ramos, K. A., Silva, R. M., Martins, C. M., Martins, S. C. S., 2015. Atividade enzimática de actinobactérias do semiárido. *Revista Brasileira de Geografia Física* 8, IV SMUD, 560-572.
- Svenningsen, N. B., Watts-Williams, S. J., Jøner, E. J., Battini, F., Efthymiou, A., Cruz-Paredes, C., Nybro, O., Jakobsen, I., 2018. Suppression of the activity of arbuscular mycorrhizal fungi by the soil microbiota. *The ISME Journal: Multidisciplinary Journal of Microbial Ecology* 12, 1296–1307.
- Tang, Z., Xu, W., Zhou, G., Bai, Y., Li, J., Tang, X., Chen, D., Liu, Q., Ma, W., Xiong, G., He, H., He, N., Guo, Y., Guo, Q., Zhu, J., Han, W., Hu, H., Fang, J., Xie, Z., 2018. Patterns of plant carbon, nitrogen, and phosphorus concentration in relation to productivity in China's terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115 (16) 4033-4038. Disponível: <https://doi.org/10.1073/pnas.1700295114>. Acesso: 18 mar. 2020.
- Teixeira, P. C., Donagemma, G. K., Fontana, A. Teixeira, W. G., 2017. Manual de métodos de análises de solos. 3 ed. Embrapa: Brasília, DF.
- Tran, S. T., Fardeau, J. C., Giroux, M., 1988. Effects of soil properties on plant-available phosphorus determined by the isotopic dilution phosphorus-32 method. *Soil Science Society of American Journal* 52, 1383-1390.
- van de Wiel, C. C. M., van der Linden, C. G., Scholten, O. E., 2016. Improving phosphorus use efficiency in agriculture: opportunities for breeding. *Euphytica* 207: 1-22.
- Wang, Y., Lambers, H., 2020. Root-released organic anions in response to low phosphorus availability: recent progress, challenges and future perspectives. *Plant Soil* [online] 447, 135–156. Disponível: <https://doi.org/10.1007/s11104-019-03972-8>. Acesso: 18 mar. 2020.
- Zou, Y., Zhang, D., Liu, C., Wu, Q., 2019. Relationships between mycorrhizae and root hairs. *Pakistan Journal of Botany* 51 (2), 727-733.