



UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALAGOAS
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA



POLYANA GEYSA DA SILVA CAVALCANTE

RESPOSTAS FISIOLÓGICAS DE *Jatropha curcas* L. À MICORRIZAÇÃO,
ADUBAÇÃO FOSFATADA E ESTRESSE HÍDRICO

RIO LARGO, ALAGOAS

2013

POLYANA GEYSA DA SILVA CAVALCANTE

RESPOSTAS FISIOLÓGICAS DE *Jatropha curcas* L. À MICORRIZAÇÃO,
ADUBAÇÃO FOSFATADA E ESTRESSE HÍDRICO

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia, Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal de Alagoas, como requisito para obtenção do título de Mestre em AGRONOMIA, área de concentração em Produção Vegetal.

Orientador: Prof. Dr. Laurício Endres

RIO LARGO, ALAGOAS

2013

**Catálogo na fonte
Universidade Federal de Alagoas
Biblioteca Central
Divisão de Tratamento Técnico**

Bibliotecária Responsável: Fabiana Camargo dos Santos

- C376r Cavalcante, Polyana Geysa da Silva.
Respostas fisiológicas de *Jathopha curcas* L. à micorrização, adubação fosfatada e estresse hídrico / Polyana Geysa da Silva Cavalcante. – 2013.
80 f. : il.
- Orientador: Laurício Endres.
Dissertação (Mestrado em Agronomia : Produção vegetal) – Universidade Federal de Alagoas. Centro de Ciências Agrárias. Rio Largo, 2013.
- Bibliografia: f. 66-78.
Anexos: f. 79-80.
1. Pinhão manso – Cultivo. 2. Micorriza. 3. Estresse hídrico. 4. Fósforo – Adubação. I. Título.

CDU: 631.85:581.557

Aos meus pais,

*Cicero José e Maria Betânia, pelo
amor, carinho, dedicação,
principalmente por todo o incentivo
e pelo exemplo de coragem e
honestidade...*

Aos meus irmãos,

*Paula Esmith e Paulo Victor, pela
compreensão, carinho e amizade...*

DEDICO

AGRADECIMENTOS

- ❖ *A DEUS, no qual acredito e confio, agradeço por todos os dias da minha vida...*
- ❖ *À Universidade Federal de Alagoas e Centro de Ciências Agrárias, pela ótima estrutura...*
- ❖ *Ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia do Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal de Alagoas, por todo apoio e por ter concedido o tempo necessário para findar este trabalho.*
- ❖ *A CAPES pelo apoio financeiro para o desenvolvimento deste trabalho...*
- ❖ *Ao meu orientador, Prof. Dr. Lauricio Endres, pela confiança, ensinamento, dedicação e pelo grande exemplo profissional...*
- ❖ *A todos os professores do Curso de Pós-Graduação em Agronomia, pelo ensinamento e dedicação...*
- ❖ *A todos os meus colegas de curso, Tatiana Salvador, Maria Inajal, Benigno França, William Rodrigues, Dijson Silvestre, José Jadilson, Renato Araújo, Letice Souza e Lucas Medeiros pelo companheirismo e amizade...*
- ❖ *Aos colegas do laboratório de fisiologia vegetal (CECA) pelo bom convívio, amizade e por toda colaboração, em especial aos companheiros, Luan Norberto, Paul Lineker e Tiago Cândido.*
- ❖ *Aos colegas do laboratório de Microbiologia (CECA) José Dailson e Jakson Cavalcante e ao Prof. Dr Júlio Cardoso por toda ajuda e colaboração...*
- ❖ *Ao Dr Nelson Oliveira por toda colaboração e amizade.*
- ❖ *Aos participantes da banca Prof^ª. Dr^ª. Vilma Marques, Prof. Dr. Lauricio Endres, Prof. Dr Júlio Cardoso e Prof. Dr Marcelo Pompelli pelas sugestões e correções.*
- ❖ *A todos, amigos e colegas que de algum modo colaboraram para realização deste trabalho...*

Agradeço de maneira especial,

- ❖ *As minhas avós, Maria Geni e Tercilia Cavalcante (in memoriam), por todo carinho e amor que a mim dedicaram. Amo muito vocês...*
- ❖ *Aos meus pais, pessoas fundamentais para minha existência... Amor eterno...*
- ❖ *Ao meu amado namorado, Tassyano Amorim, por todo amor, amizade, companheirismo....Te amo!!!*

- ❖ *Aos meus irmãos, Paula Esmith e Paulo Victor por todos os momentos de alegria, companheirismo... Amor eterno...*
- ❖ *Aos meus primos, Roberta Patrícia e Adnelson Wilson, por toda amizade e carinho, meus irmãos de coração...*
- ❖ *As minhas queridas tias, Rita da Silva, Lia e Zeza Cavalcante, por todo amor e carinho...*
- ❖ *A toda minha família, que sempre esteve presente em todos os momentos da minha vida, pelo carinho, incentivo e amor...*

A todos os meus sinceros agradecimentos...

*“Educação não é o que se guarda na memória, ou mesmo o quanto se sabe.
É ser capaz de distinguir entre o que se sabe e o que não se sabe.
É saber aonde ir para encontrar o que se precisa saber.”*

William Feather

RESUMO

Este trabalho teve como objetivo avaliar as respostas fisiológicas de plantas de pinhão manso em associação com fungos micorrízicos arbusculares sob condições de estresse hídrico e níveis de fósforo. O experimento foi conduzido em casa de vegetação no esquema fatorial 4x2x2, sendo quatro níveis de fósforo: P0= P da análise do solo; P1= 25 mg de P/Kg de solo; P2= 50 mg de P/Kg de solo; P3= 75 mg de P/Kg de solo, inoculação ou não com fungo micorrízico e presença ou ausência de estresse hídrico. O estresse hídrico causou redução nas trocas gasosas, na eficiência quântica máxima do fotossistema II (Fv/Fm) e nos teores de pigmentos das plantas de pinhão manso, porém não afetou a eficiência quântica efetiva. A aplicação de fósforo inibiu a fotossíntese na presença de micorriza e reduziu os pigmentos de plantas sem micorriza em regime irrigado. A inoculação de pinhão manso com micorriza aumentou significativamente a produtividade de massa seca em baixos níveis de fósforo. Portanto, pôde se observar uma interação negativa entre doses de P e presença de micorrizas no desenvolvimento do pinhão manso.

Palavra-Chave: Pinhão manso - Cultivo. Micorriza. Estresse hídrico. Fósforo - Adubação.

ABSTRACT

This study aimed to evaluate the physiological responses of plants physic nut in association with mycorrhizal fungi under conditions of water stress and phosphorus levels. The experiment was conducted in a greenhouse in a 4x2x2 factorial scheme, with four levels of phosphorus: P0= P soil analysis; P1= 25 mg P/Kg soil; P2= 50 mg P/Kg soil; P3= 75 mg P/Kg soil, with or without inoculation with mycorrhizal fungi and presence or absence of water stress. Water stress caused a reduction in gas exchange, the maximum quantum efficiency of photosystem II (Fv/Fm) and in pigment plant physic nut, but did not affect the effective quantum efficiency. Phosphorus application inhibited photosynthesis in the presence of mycorrhizae and reduced pigment plants without mycorrhiza under irrigated. Inoculation of physic nut with mycorrhiza increased the productivity of dry mass at low levels of phosphorus. So could observe a negative interaction between P levels and presence of mycorrhizae in the development of physic nut.

Keyword: Physic nut - Cultivation. Mycorrhiza. Water stress. Phosphorus - Fertilization.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** - Temperatura (A), umidade relativa do ar (B), radiação solar (C) e déficit de pressão de vapor (DPV) (D) registrados dentro da casa de vegetação no período do estresse hídrico28
- Figura 2** - Umidade (A) e potencial hídrico (B) do solo durante o período de estresse hídrico.30
- Figura 3** - Fotossíntese (A) (A) e concentração interna de CO₂ (Ci) (B) em plantas de pinhão manso não-inoculadas e inoculadas com micorriza e sem e sob estresse hídrico. Médias seguidas por letras iguais nas colunas de mesma cor não diferem entre si pelo teste F ao nível de 1 e 5% de probabilidade. Médias dentro de cada tratamento hídrico sobrescritos com ** e * diferem entre inoculado e não-inoculado ao nível de 1 e 5% pelo teste F.....35
- Figura 4** - Eficiência quântica máxima do PSII (Fv/Fm) na antemã (A) e ao meio-dia (B), eficiência quântica efetiva do PSII (ΦPSII) ao meio-dia (C) em plantas de pinhão manso não-inoculadas e inoculadas com micorriza e sem e sob estresse hídrico. Médias seguidas por letras iguais nas colunas de mesma cor não diferem entre si pelo teste F ao nível de 1 e 5% de probabilidade. Médias dentro de cada tratamento hídrico sobrescritos com ** e * diferem entre inoculado e não-inoculado ao nível de 1 e 5% pelo teste F.....37
- Figura 5** - Teores de clorofila *a* (A), *b* (B), total (C) e índice SPAD (D) em plantas de pinhão manso não-inoculadas e inoculadas com micorriza e sem e sob estresse hídrico. Médias seguidas por letras iguais nas colunas de mesma cor não diferem entre si pelo teste F ao nível de 1 e 5% de probabilidade. Médias dentro de cada tratamento hídrico sobrescritos com ** e * diferem entre inoculado e não-inoculado ao nível de 1 e 5% pelo teste F.....39
- Figura 6** - Fotossíntese (A) em plantas de pinhão manso não-inoculadas e inoculadas com micorriza em quatro níveis de fósforo (P0= P da análise do solo; P1= 25 mg de P/kg de solo; P2= 50 mg de P/kg de solo; P3= 75 mg de P/kg de solo) sem e sob estresse hídrico. Médias seguidas por letras iguais nas colunas de mesma cor não diferem entre si pelo teste

de Tukey ao nível de 1 e 5% de probabilidade. Médias dentro de cada níveis de fósforo sobrescritos com ** e * diferem entre inoculado e não-inoculado ao nível de 1 e 5% pelo teste F.40

Figura 7 - Eficiência quântica máxima do PSII (Fv/Fm) na antemanhã (A) e ao meio-dia (B), eficiência quântica efetiva do PSII (ΦPSII) ao meio dia (C) em plantas de pinhão manso não-inoculadas e inoculadas com micorriza em quatro níveis de fósforo (P0= P da análise do solo; P1= 25 mg de P/kg de solo; P2= 50 mg de P/kg de solo; P3= 75 mg de P/kg de solo) sem e com estresse hídrico. Médias seguidas por letras iguais nas colunas de mesma cor não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 1 e 5% de probabilidade. Médias dentro de cada níveis de fósforo sobrescritos com ** e * diferem entre inoculado e não-inoculado ao nível de 1 e 5% pelo teste F.....42

Figura 8 - Teores de clorofila *a* (A), *b* (B) e total (C) em plantas de pinhão manso não-inoculadas e inoculadas com micorriza em quatro níveis de fósforo (P0= P da análise do solo; P1= 25 mg de P/kg de solo; P2= 50 mg de P/kg de solo; P3= 75 mg de P/kg de solo) sem e sob estresse hídrico. Médias seguidas por letras iguais nas colunas de mesma cor não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 1 e 5% de probabilidade. Médias dentro de cada níveis de fósforo sobrescritos com ** e * diferem entre inoculado e não-inoculado ao nível de 1 e 5% pelo teste F.....44

Figura 9 - Índice SPAD nas plantas de pinhão manso não-inoculadas e inoculadas com micorriza em quatro níveis de fósforo (P0= P da análise do solo; P1= 25 mg de P/kg de solo; P2= 50 mg de P/kg de solo; P3= 75 mg de P/kg de solo) sem e sob estresse hídrico. Médias seguidas por letras iguais nas colunas de mesma cor não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 1 e 5% de probabilidade. Médias dentro de cada tratamento sobrescritos com ** e * diferem entre inoculado e não-inoculado ao nível de 1 e 5% pelo teste F.45

Figura 10 - Massa seca da parte aérea (A), massa seca da raiz (B) e massa seca total (C) em plantas de pinhão manso não-inoculadas e inoculadas com micorriza em quatro níveis de fósforo (P0= P da análise do solo; P1= 25 mg de P/kg de solo; P2= 50 mg de P/kg de solo; P3= 75 mg de P/kg de

solo). Médias seguidas por letras iguais nas colunas de mesma cor não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 1 e 5% de probabilidade. Médias dentro de cada níveis de fósforo sobrescritos com ** e * diferem entre inoculado e não-inoculado ao nível de 1 e 5% pelo teste F.....**46**

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Caracterização física e química do solo do experimento. SB: soma de bases, t: CTC efetiva, V: saturação por base, m: saturação por alumínio. **29**

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	14
2	REVISÃO DE LITERATURA	16
2.1	Pinhão manso	16
2.2	Fungos Micorrízicos	19
2.3	Coevolução Planta-Fungo	17
2.4	Associações Micorrízicas Arbusculares.....	20
2.5	Benefícios da Associação	21
2.6	Fatores que Influenciam a Simbiose	22
2.7	Assimilação e Transporte de Fósforo.....	24
2.8	Relações Hídricas-Plantas-Fungos Micorrízicos	25
3	MATERIAL E MÉTODOS.....	27
3.1	Local e Caracterização do Ambiente	27
3.2	Delineamento e Procedimentos Experimentais.....	30
3.3	Medidas de Trocas Gasosas e Eficiência Fotoquímica.....	31
3.4	Índice SPAD e Teores de Clorofilas.....	32
3.5	Determinação Massa Seca da Planta	33
3.6	Análises Estatísticas.....	33
4	RESULTADOS E DISCUSSÃO	34
4.1	Efeitos da Micorrização	34
4.1.1	Trocas gasosas, rendimento quântico máximo e efetivo do fotossistema II ...	34
4.1.2	Teores de Pigmentos Fotossintéticos	38
4.2	Efeitos dos Níveis de Fósforo	40
4.2.1	Trocas gasosas, rendimento quântico máximo e efetivo do fotossistema II ..	40
4.2.2	Teores de Pigmentos Fotossintéticos	43
4.2.3	Massa Seca da Planta	45
5	CONCLUSÕES	47
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	48

1 INTRODUÇÃO

O Brasil vem investindo recursos na produção de energias menos poluidoras como os biocombustíveis, fontes de energia limpa e renovável. Os óleos vegetais provenientes de diversas oleaginosas têm sido testados com sucesso na produção desse combustível, e a espécie *Jatropha curcas* L., conhecida como pinhão manso uma planta oleaginosa, é considerada promissora para essa produção devido ao seu elevado teor de óleo (25 a 40%) superior ao da maioria das oleaginosas estudadas (ARRUDA et al., 2004; POMPELLI et al., 2010). De acordo com Drummond et al. (1984) o pinhão manso é uma planta produtora de óleo com todas as qualidades necessárias para ser transformado em óleo diesel. Para este autor, esta é uma cultura que pode se desenvolver nas pequenas propriedades, com a mão-de-obra familiar disponível, como acontece com a cultura da mamona, na Bahia, sendo mais uma fonte de renda para as propriedades rurais das regiões árida e semi-áridas do Nordeste brasileiro.

Mas, embora seja uma planta conhecida, o pinhão manso ainda encontra-se em processo de domesticação (SATURNINO et al., 2005). Fazendo-se necessário a realização de estudos que possibilitem fazer recomendações técnicas seguras sobre seu cultivo. Como as regiões potencialmente promissoras para sua produção, apresentam insuficiência hídrica e chuvas mal distribuídas, essas plantas estão sob constante condição de estresse. O estresse hídrico está entre os mais sérios fatores que limitam o crescimento e as produtividades das plantas (NETO e TABOSA, 2000).

A irrigação é uma das alternativas para incrementar a produtividade da cultura, mas aumenta o custo da produção. Outra alternativa seria a associação das plantas com fungos micorrízicos, que vem sendo muito estudada pelo fato de aumentar a sobrevivência de várias plantas quando submetidas a vários tipos de estresses ambientais (FARIAS et al., 2008), principalmente por essas associações simbióticas formadas entre raízes das plantas e alguns fungos promover aumento da capacidade de absorção de nutrientes, especialmente o fósforo, de água e protegem o sistema radicular contra patógenos do solo (SMITH e READ, 1997). O conhecimento de que plantas que possuem sistema radicular com pêlos absorventes pouco desenvolvidos, como é caso de plantas de pinhão manso, não crescem satisfatoriamente na ausência de micorriza, principalmente em solos com baixos teores de fósforo (ARRUDA et al., 2004; MOREIRA e SIQUEIRA, 2006), e que os fungos micorrízicos arbusculares apresentam

ampla variação quanto à eficiência simbiótica (SMITH e READ, 1997), estimulou a investigação científica nessa área da microbiologia do solo.

Assim, este trabalho teve como objetivo avaliar as respostas fisiológicas de plantas de pinhão manso em associação com fungo micorrízico arbuscular sob condições de estresse hídrico em quatro níveis de fósforo.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Pinhão manso

A espécie *Jatropha curcas* L., conhecida como pinhão-manso, é uma oleaginosa pertencente à família Euphorbiaceae, a mesma da mamona (*Ricinus communis* L). É uma espécie nativa da América tropical que apresenta distribuição geográfica bastante vasta devido à sua rusticidade, sendo adaptável a várias condições edafoclimáticas. Desenvolve-se tanto em regiões tropicais secas como nas zonas equatoriais úmidas, assim como em terrenos áridos e pedregosos podendo suportar longos períodos sem chuva (AUGUSTUS et al., 2002; ARRUDA et al., 2004; PRAMANIK, 2003). Por essas características, a planta de pinhão manso está sendo considerada uma alternativa agrícola para o Nordeste brasileiro visando à produção de biodiesel.

Óleos vegetais provenientes de diversas oleaginosas têm sido testados com sucesso na produção de biodiesel e a espécie *J. curcas* L. que possui um elevado teor de óleo (25 a 40%), superior ao da maioria das oleaginosas utilizadas no mercado de biocombustíveis, é considerada promissora para essa produção (ARRUDA et al., 2004; POMPELLI et al. 2010). Segundo Carnielli (2003) é uma planta oleaginosa viável para a obtenção do biodiesel, pois produz, no mínimo, duas toneladas de óleo por hectare, levando de três a quatro anos para atingir a idade produtiva, que pode se prolongar por 40 anos. Além disso, por se tratar de uma arbórea, pode ser utilizada na conservação do solo, reduzindo a erosão, a perda de água por evaporação e evitando enxurradas pelo sistema radicular mais profundo e pelo aporte de material orgânico sobre o solo. De acordo Akbar et al. (2009) o pinhão manso pode ser uma nova opção econômica às regiões carentes do país decorrendo não somente dos baixos custos de sua produção agrícola, conforme se deve esperar diante das vantagens anunciadas, mas sobretudo, porque poderá ocupar solos pouco férteis, inaptos à agricultura de subsistência.

Portanto, pelo fato do grande interesse dos produtores no seu cultivo, faz-se necessário a realização de estudos que possibilitem recomendações técnicas seguras sobre seu cultivo, colheita e aproveitamento industrial.

2.2 Fungos Micorrízicos

Micorriza foi um termo proposto por Frank em 1885, do grego mico “fungo” e riza “raiz”, para denominar a associação mutualista não patogênica existente entre as raízes das plantas e determinados fungos do solo. Os fungos envolvidos nessa simbiose são denominados micorrízicos, sendo encontrados amplamente distribuídos, desde pólos gelados às florestas tropicais úmidas e desertos, estando presentes em mais de 90% das plantas superiores, onde grande parte é de interesse agrícola e florestal (SOUZA e AUGUSTI, 1996; SIQUEIRA, 1991; SYLVIA, 1993). Segundo J.L. Harley, “Plantas não têm raízes, elas têm micorrizas”, ele proferiu essas palavras com o intuito de alertar ecologistas e biólogos para o fato de que, em condições naturais, a maioria das espécies de plantas se encontra associada a determinados fungos de solo numa simbiose mutualística do tipo micorrízica (BERBARA et al., 2006).

De acordo com Siqueira e Franco (1988), os fungos micorrízicos são divididos em três grupos: ectomicorrizas, ectoendomicorrizas e endomicorrizas. Entre os grupos de micorrizas, as endomicorrizas, e dentro deste o dos fungos micorrízicos arbusculares (FMAs) pertencente ao Filo Glomeromycota, são os mais disseminados nos trópicos, onde estão bem distribuídos e ocorrem com grande frequência nas espécies de Briófitas, Pteridófitas, Gimnospermas e Angiospermas. Estudos fósseis estimam que essa simbiose seja a mais antiga, datada do começo do Devoniano (398 milhões de anos atrás) e também tenha sido de grande importância no sucesso da conquista do ambiente terrestre pelas plantas a mais de 460 milhões de anos (CARNIEL, 2004; SCHUBLER et al., 2001; GADKAR et al., 2001; REDECKER et al., 2000b).

Os FMAs diferenciam dos outros grupos de micorrizas por apresentarem duas estruturas diferenciadas, que são os arbúsculos e as vesículas. Os arbúsculos, estrutura responsável pelo nome do grupo, são estruturas intracelulares efêmeras que são originadas a partir das ramificações das hifas no interior das células do córtex das raízes e constituem o sítio de trocas de carboidrato e nutriente entre a micorriza e a planta. As vesículas são estruturas de reserva, que se formam nas extremidades das hifas. Os esporos, fonte de disseminação e sobrevivência dos FMAs, são estruturas assexuadas normalmente globosas e com um diâmetro entre 45 a 700 μm . Todas essas estruturas consistem nas formas de propagação do fungo (LOPES et al., 1983; ALEXOPOULOS et al., 1996 apud CARNIEL, 2004).

O estudo da classificação dos FMAs evoluiu consideravelmente nos últimos anos, devido, principalmente ao avanço do uso de técnicas moleculares no estudo de sua filogenia. Através de evidências moleculares, com base na análise do RNA ribossômico 18S de mais de 200 espécies, foi demonstrado que os FMAs constituem um grupo monofilético. Com base nesses estudos, os FMA foram reclassificados, passando a representar não mais uma ordem (Glomerales) inserida no filo Zigomycota, mas sim, elevado a uma nova categoria taxonômica, o Filo Glomeromycota, colocando esse grupo de fungos no mesmo nível da hierarquia taxonômica que os tradicionais grupos Basidiomycota e Ascomycota (MORTON e BENNY, 1990; SCHUBLER et al., 2001).

Os FMAs agora classificados no Filo Glomeromycota com uma classe (Glomeromycetes) estão distribuídas em quatro ordens, treze famílias, dezenove gêneros e com 215 espécies de FMA conhecidas. Além da inclusão de um único gênero, *Geosiphon*, que não forma associação micorrízica arbuscular típica, vivendo em simbiose obrigatória com cianobactérias, que são bactérias fotossintetizantes, do gênero *Nostoc*, mas nesse caso o fungo é o macrosimbionte e a alga azul é o microsimbionte (SCHUBLER et al., 2001; DE SOUZA et al., 2010).

No Brasil, já foram registrados um total de 82 espécies de FMAs das 215 atualmente conhecidas, sendo encontradas em ecossistemas naturais, agrossistemas e até mesmo em áreas degradadas. Contudo, mesmo com todos esses estudos e avanços na classificação dos FMAs, a pequena riqueza de espécies conhecidas para esse Filo é paradoxal, principalmente quando comparada à origem ancestral desse grupo, à grande diversidade de plantas que esses fungos se associam e a ocorrência quase que generalizada em ecossistemas terrestres. Mas a explicação para esse fato ainda é a difícil multiplicação e cultivo desses fungos “in vitro”, ou seja, a impossibilidades de crescimento dos FMAs em meios sintéticos na ausência de raízes metabolicamente ativas e também pelo não conhecimento da fase sexuada no seu ciclo de vida, sendo necessários critérios mais eficientes de identificação, principalmente com a ajuda da sistemática molecular, já que a identificação e classificação destes fungos ainda estão baseadas, quase que exclusivamente, na morfologia e estrutura de seus esporos (STÜRMER et al., 2009; DE SOUZA et al., 2007; FERNANDES, 2009; MORTON, 1993). Logo, a classificação dos FMAs, assim como a taxonomia de todas as espécies conhecidas, pode sofrer mais modificações.

2.3 Coevolução Planta-Fungo

A colonização do ambiente terrestre foi uma grande evolução para a vida vegetal, mas este novo meio que proporcionou amplas oportunidades também trouxe grandes dificuldades para a vida das plantas. Na terra, existiam grandes espaços desocupados, luz intensa durante o dia, grande disponibilidade de oxigênio e dióxido de carbono, onde estão mais uniformemente distribuídos no ar que na água, e onde especificamente o dióxido de carbono se encontra mais prontamente disponíveis para os vegetais. No entanto, mesmo com todas essas vantagens, esse meio terrestre apresenta uma variedade de problemas para as plantas, e um é praticamente fatal, a falta de água. Além desse, as plantas passaram a enfrentar outros estresses bióticos e abióticos, mas mesmo assim tiveram sucesso nessa colonização (RAVEN, 2001). Segundo Gianinazzi-Pearson (1996), a associação micorrízica pode ser considerada uma das mais bem sucedidas estratégias de proteção desenvolvida pelas plantas para enfrentar o estresse causado pela mudança de habitat e essa interação simbiótica foi importante tanto para evolução das plantas como para o próprio fungo.

Como prova dessa importante simbiose entre plantas e fungos mais de 80% das famílias de plantas apresentam espécies que formam micorrizas. Essa simbiose tem caráter cosmopolita, sendo encontrada em todas as latitudes e em praticamente todos os ecossistemas terrestres. Evidências fósseis indicam que a simbiose micorrízica arbuscular é a mais ancestral dentre todos os tipos de micorrizas conhecidas. Estudiosos observaram que fósseis das primeiras plantas terrestres já apresentavam colonização por fungos com estruturas miceliais e esporos similares aos dos atuais fungos arbusculares (SIQUEIRA e FRANCO, 1988; REDECKER et al., 2000a). Pirozynski e Malloch (1975) sugerem que essa associação micorrízica tenha evoluído em ambiente aquático, pois provavelmente as primeiras plantas terrestres encontraram um ambiente inóspito para seu desenvolvimento, ressecado e infértil. Além disso, suas raízes eram estruturas semelhantes a rizóides, desprovido de pêlos radiculares ou ramificações e sem tecidos vasculares. Logo, essa simbiose foi importante nesse processo, pois essas plantas viviam em um ambiente onde os nutrientes eram mobilizados facilmente, sem o auxílio da simbiose, e com água abundante para um ambiente onde era necessária uma estratégia para suprir essas necessidades. Portanto, apesar da origem da associação ser ainda matéria em debate, não se discute mais o papel dessa relação mutualista na

ecologia e evolução dos vegetais (MALLOCH et al., 1980; RAVEN e EDWARDS, 2001; BERBARA et al., 2006).

2.4 Associações Micorrízicas Arbusculares

Fungos micorrízicos arbusculares (FMAs), sem exceção, são simbioses obrigatórios. Eles dependem da simbiose com plantas compatíveis para sua multiplicação e sobrevivência. Essa simbiose vem sendo considerada a mais importante de todas as que envolvem plantas, principalmente pela sua importância nos sistemas agrícolas, onde elas podem representar cerca de 50% da biomassa microbiana. Essa associação é simbiótica, pelo fato de os organismos envolvidos co-existirem em um mesmo ambiente físico, raiz e solo, e mutualística, porque, ambos se beneficiam da associação. Apresentando uma relação mutualista nutricional, onde a planta supre o fungo com energia via produtos fotossintéticos para seu crescimento e manutenção, enquanto o fungo provê a planta com nutrientes e água (OLSSON et al., 1999; BERBARA et al., 2006).

O processo de colonização das raízes pelo FMAs é inicialmente estabelecido com troca de sinais antes do contato físico entre os simbioses, onde secreções de exsudatos são capazes de estimular a germinação do esporo e a ramificação das hifas até raízes. A chegada da hifa na superfície da raiz, na epiderme, promove a sua diferenciação em apressório, estrutura responsável pela penetração do fungo. A hifa resultante do apressório passa entre as células epidérmicas e então se ramifica entre e dentro das células do córtex, formando os arbúsculos e vesículas, sendo estes sempre envolvidos pela plasmalema da célula vegetal. Essa relação permite um aumento na superfície de contato entre as membranas dos simbioses, promovendo uma eficiente troca de sinais, nutrientes e compostos orgânicos entre a planta e o fungo. O surgimento das hifas, a partir de apressórios, é a primeira indicação de compatibilidade entre os simbioses, que depende do genoma do fungo micorrízico e da planta hospedeira (BONFANTE-FASOLO, 1984 apud KIRIACHEK et al., 2009; AZCÓN-AGUILLAR e BAREA, 1997).

A condição de simbiote obrigatório dos FMAs provém do fato de que, ao longo da evolução, esses organismos perderam sua capacidade de fixar carbono, passando a depender exclusivamente do hospedeiro autotrófico para obter compostos orgânicos

(GADKAR et al., 2001). No entanto, as plantas apresentam uma grande relação de resposta à simbiose, onde são classificadas, quanto à dependência micorrízica, em facultativas, obrigatórias ou não-micorrízicas. As espécies facultativas geralmente se beneficiam da simbiose apenas em situações nas quais a fertilidade do solo é baixa, principalmente sob baixa disponibilidade de fósforo (P). Em condições de alta disponibilidade de nutrientes, as plantas inibem a simbiose, pois elas, em geral, apresentam um sistema radicular bem desenvolvido com alta taxa de crescimento (SMITH e READ, 1997; LAMBAIS e MEHDY, 1998; LAMBAIS et al., 2003). Outras espécies vegetais possuem, obrigatoriamente, dependência de FMAs para conseguirem completar seu ciclo de vida. Essas plantas, micorrízicas obrigatórias, não crescem na ausência de fungos MA mesmo em solos com ótimos teores de nutrientes disponíveis. Possuem raízes pouco desenvolvidas ou são nativas de solos de baixa fertilidade natural, como boa parte dos solos brasileiros (AMIJEE et al., 1993; JOHNSON et al., 1997). Segundo Paula et al. (1992), inúmeras espécies vegetais são incapazes de absorver P na ausência da MA. Contudo, mesmo nas plantas micorrizadas, a dependência varia de acordo com a espécie de fungo associado. Mesmo tendo o conhecimento de muitos anos dessa relação simbiótica entre plantas e FMAs, o mecanismo que regula esse processo é muito complexo e ainda é pouco conhecido. No entanto, sabe-se que a concentração de P tem grande importância no desenvolvimento da simbiose (SIEVERDING, 1991; SMITH e READ, 1997).

2.5 Benefícios da Associação

A zona radicular das plantas micorrizadas é enormemente expandida pelo desenvolvimento de hifas externas que se ramificam, proporcionando aumento da área de superfície de contato com o solo e do volume de solo explorado (BRESSAN et al., 2001; PFEFFER et al., 1999), o que favorece o aumento da absorção de nutrientes e água pela planta. Entre os nutrientes, o que se destaca é o fósforo (P), que é um macronutriente presente no solo em baixas concentrações e pouco móvel em solos intemperizados, como os tropicais. Além desse nutriente, o fungo também incrementa a absorção de zinco (Zn), cobre (Cu), nitrogênio (N) e potássio (K). Melhora a resistência das plantas ao estresse hídrico, às temperaturas elevadas, à acidez, e aumenta a tolerância às condições de toxidez do solo. Os fungos MA também auxiliam na proteção

contra os patógenos radiculares e as hifas dos FMAs promovem a estabilização de macroagregados, diminuindo a erosão do solo (MARSCHNER e DELL, 1994; SMITH e READ, 1997; HWANG et al., 1992).

O interesse pela utilização dos FMAs nas últimas décadas se intensificou, devido aos benefícios que esses proporcionam às plantas. Vários trabalhos vêm constatando que a utilização desses fungos pode aumentar o crescimento, a qualidade e a produtividade das plantas (FARIA et al., 1995 e 1996; COSTA et al., 2001, 2005). Segundo Berbara et al. (2006), várias espécies de plantas respondem positivamente à inoculação com fungos MA, como café, soja, milho, batata-doce, mandioca, cana-de-açúcar, além de várias florestais e frutíferas brasileiras. De acordo com Hartnett e Wilson (2002) os FMAs podem auxiliar no estabelecimento das mudas no campo contribuindo para aumento da resistência às ações de transplante, aumentando a absorção de P, água e a resistência a doenças. Os FMAs também podem amenizar problemas causados pela degradação do solo, podendo assim ser considerados em programas de recuperação ambiental (CAVALCANTE et al., 2009). Jasper et al. (1991), consideram a inoculação com FMAs de mudas de espécies florestais na fase de formação fundamental para o sucesso de programas de reflorestamento, devido a baixa fertilidade natural e o baixo potencial de inóculo encontrados em áreas degradadas. Além disso, devido ao aumento da absorção de nutrientes pelas plantas micorrizadas, os tratamentos culturais, principalmente com adubação, podem ter seus custos reduzidos (SOUSA et al., 2010).

Entretanto, existem diferenças entre as relações FMAs-Planta-Solo, devido ao fato de que muitos fungos apresentam baixa eficiência micorrízica em relação ao hospedeiro ou ao ambiente em questão, sendo necessários mais estudos sobre a ocorrência e eficiência de FMAs nativos e exóticos que proporcionem uma simbiose mais efetiva entre as espécies para tornar viável a aplicação dessa prática na produção de mudas (MARTINS et al., 2000).

2.6 Fatores que Influenciam a Simbiose

As condições do ambiente têm grande influência no processo de infecção do fungo nas plantas principalmente levando em consideração a fertilidade do solo. A elevada fertilidade do solo, especialmente em N, P, Mn, Zn e Cu, geralmente, inibe a

micorrização. A influência do P tem sido mais estudada pela importância dos FMAs no ciclo desse nutriente, atuando principalmente no seu transporte do solo para as plantas. Sendo assim, geralmente, a dependência das plantas à micorrização é diminuída em solo com alta concentração de P e favorecida quando este nutriente está presente em baixas quantidades (SIQUEIRA e FRANCO, 1988; BAGYARAJ, 1991; MOREIRA e SIQUEIRA, 2002). Segundo Sylvia et al. (1993), a influência negativa da alta concentração de P no potencial infectivo dos FMA, também é influenciada pelo genótipo do hospedeiro. De acordo com Bagyaraj (1991), não é o P do solo que regula a colonização micorrízica, mas a quantidade de P absorvida pela planta.

Outro fator que influencia qualitativa e quantitativamente a micorrização é o pH do solo. Apesar de que os efeitos do pH do solo são difíceis de serem avaliados, devido às muitas propriedades químicas e físicas que variam com a alteração deste fator, mesmo assim sabe-se que ele reflete na ocorrência das espécies de plantas e FMAs, na densidade de esporos na rizosfera e no crescimento e absorção de P pelas plantas. As espécies de FMAs, podem ser encontradas em solos com pH na faixa de 2,7 a 10 e os esporos germinam bem entre pH 6 e 7 (BAGYARAJ, 1991; DIEDERICHS e MOAWAD, 1993; MOREIRA e SIQUEIRA, 2002).

Os FMAs ocorrem em ampla faixa de umidade no solo, de regiões áridas a ambientes de plantas submersas. Mesmo assim, a umidade do solo influencia no processo de germinação dos esporos e no crescimento micelial. Em solos secos os esporos têm menos contato com os filmes de água resultando no atraso dos processos iniciais da germinação, além de dificultar o percurso das hifas até as raízes das plantas. A umidade do solo considerada ótima para o desenvolvimento e eficiência dos FMAs está entre 40 e 80% de capacidade de campo (BAGYARAJ, 1991; CAVALCANTE et al., 2001)

A microbiota do solo também pode influenciar a diversidade, a densidade e o potencial infectivo dos FMAs, de forma negativa atuando na translocação de nutrientes através das hifas externas, competindo por nutrientes do solo, inclusive fosfatos ou, ao contrário, atuando sinergicamente com os FMAs sobre o crescimento da planta (SMITH e READ, 1997; MOREIRA e SIQUEIRA, 2002).

Além de todas essas questões há também uma importante relação que envolve diretamente a fisiologia da planta e a do fungo. Na planta, idade e estado nutricional são importantes fatores que influenciam essa relação. Portanto, quanto à dependência micorrízica, as plantas apresentam respostas diferenciadas aos FMAs envolvendo

questões fisiológicas, onde plantas da mesma espécie podem variar na suscetibilidade a fungos micorrízicos e estando presentes também as questões do ambiente, especificamente do solo, por isso, a importância do conhecimento da relação planta-fungo-solo (CAVALCANTE et al., 2009; SMITH e READ, 1997).

2.7 Assimilação e Transporte de Fósforo

O fósforo mesmo sendo exigido em menor quantidade que os outros nutrientes pelas plantas, ele é um dos elementos mais limitantes ao crescimento vegetal. Sua limitação se destaca por ser um elemento componente de moléculas ativas como ácidos nucleicos, fosfolipídios e ATP, assim como de diversas enzimas. Apesar da quantidade de P em muitos solos ser alta, ela está frequentemente em formas não disponíveis ou disponíveis somente além da região da rizosfera. Na complexa dinâmica de solo, os íons fosfatos estão fortemente ligados às partículas do solo, especialmente nas condições de solos mais intemperizados, ácidos e argilosos que possuem alta capacidade de fixação de fosfatos e isso diminui a disponibilidade de fósforo para ser absorvido pela planta (NOVAIS e SMYTH, 1999; SCHACHTMAN et al., 1998). A deficiência de fósforo pode causar distúrbios imediatos e severos no metabolismo e desenvolvimento das plantas. São nessas condições que as FMAs assumem papel determinante na sobrevivência e desenvolvimento de diversas espécies vegetais, maximizado a absorção deste nutriente. Essa contribuição à nutrição fosfatada de plantas está amplamente aceita e documentada na literatura (BERBARA et al., 2006; BRESSAN et al., 2001; PFEFFER et al., 1999).

A aquisição de fósforo, via simbiose, começa com a absorção de fósforo inorgânico (Pi) pela hifa. Dentro do fungo, o Pi é translocado na forma de polifosfatos, moléculas orgânicas sintetizadas pelo fungo MA ricas em P, sendo novamente convertido a Pi para a passagem para o interior do sistema radicular das plantas. Essa passagem do P do fungo para plantas ocorre através de transportadores de fosfato codificados pela planta que são induzidos durante o desenvolvimento da simbiose (SOLAIMAN et al., 1999; OHTOMO e SAITO, 2005; RAUSCH et al., 2001; HARRISON et al., 2002; GLASSOP et al., 2005).

O fósforo liberado pelos FMAs é provavelmente transferido para a planta estimulado pela transferência de compostos carbônicos (C) da planta para o fungo, onde

as raízes inoculadas podem utilizar de 4 a 17% mais carbono que as sem micorrizas. Estudos usando ^{14}C têm verificado que fotossintatos são deslocados da parte aérea da planta para hifas poucas horas após este elemento ter sido marcado (BUCKING, 2004; BUCKING e SHACHAR-HILL, 2005). Esses resultados confirmam que FMAs são drenos importantes de C e como resposta a essa demanda imposto pelo sistema micorrízico, ocorre um aumento significativo na taxa fotossintética da plantas (JAKOBSEN et al., 2002).

Contudo, a atuação do P nessa relação de benefícios é variável, pois a concentração do P é um dos fatores que influenciam a micorrização, em geral, a simbiose é favorecida em solos com baixa disponibilidade de fósforo (SIQUEIRA e MOREIRA, 2001); embora vários estudos venham obtendo diferentes respostas de plantas micorrizadas à adubação fosfatada. Com Aguiar et al. (2004), trabalhando com algaroba (*Prosopis juliflora* (Sw) DC), obtiveram respostas da planta inoculada com micorrizas, no incremento em altura, diâmetro do colo e no número de folhas, somente até a aplicação da dose de 50 mg dm^{-3} de P no solo, sendo essa espécie considerada micotrófica facultativa. Por outro lado, os autores Chaves e Borges (2005), observaram que independente da dose de P adicionada (0, 50, 100, 150 e 200 mg dm^{-3}), as mudas de jacarandá-da-bahia, inoculadas com os fungos *Gigaspora margarita* e *Glomus fasciculatum*, apresentaram maior massa seca, maior conteúdo de P e maior eficiência de utilização de P, tanto na parte aérea quanto no sistema radicular, em comparação as plantas não-inoculadas.

2.8 Relações Hídricas-Plantas-Fungos Micorrízicos

O estresse hídrico está entre os mais sérios fatores que limitam o crescimento e o desenvolvimento das plantas, e em casos extremos, pode levar a planta à morte (QUIANG et al., 2000; NOGUEIRA et al., 2001).

As respostas das plantas ao estresse hídrico são complexas e envolvem mudanças adaptativas e/ou efeitos deletérios, como alterações fisiológicas e bioquímicas, tais como diminuição nas atividades fotoquímicas, redução da fixação de CO_2 , acúmulo de osmólitos e osmoprotetores, alteração no metabolismo de carboidratos, diminuição da expansão foliar e do crescimento celular e alterações no

metabolismo secundário, que tem consequência direta na redução da produção das culturas (LIU e BAIRD, 2003; JALEEL et al., 2009).

As plantas micorrizadas possuem zonas radiculares enormemente expandidas pelo desenvolvimento de hifas externas que se ramificam, aumentando o volume de solo explorado. Através disso que plantas micorrizadas são consideradas mais tolerantes ao estresse hídrico, pois as redes de hifas possibilitam aumento da absorção de água mesmo durante os períodos de seca (SIEVERDING, 1991; DAVIES JR. et al., 1992; BRESSAN et al., 2001).

Contudo, a contribuição de FMAs para as plantas em ambientes sob déficit hídrico vem sendo variados em muitos estudos. De acordo com Duan et al. (1996), plantas de caupi inoculadas com *Glomus intraradices* em solo com baixo potencial hídrico resistiram mais à seca do que as não micorrizadas, ressaltando que os FMAs aumentaram a capacidade do sistema radicular em explorar água no solo. Levy e Krikun (1980), trabalhando com inoculação de FMAs em limoeiro cv. Rugoso não observaram influência na condutância estomática nem na densidade do fluxo transpiratório de plantas submetidas a estresse hídrico. Mas, durante o período de recuperação, essas variáveis, além da fotossíntese, apresentaram valores mais elevados em mudas micorrizadas. Subramanian et al. (1995) encontraram respostas variáveis do milho micorrizado ao estresse hídrico.

Sendo assim, a água é o fator mais importante e mais limitante a produtividade das culturas. De acordo com Roza (2010) a atual preocupação mundial com a escassez dos recursos hídricos e o seu alto custo em determinadas situações, tem sido motivo pela buscas de culturas mais tolerantes a seca e estratégias que diminuam os efeitos do estresse hídrico.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Local e Caracterização do Ambiente

O experimento foi conduzido em casa de vegetação no Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal de Alagoas (CECA/UFAL), localizado no município de Rio Largo, Alagoas, com coordenadas geodésicas 09°28'02"S; 35°49'43"W e 127 m de altitude, no período de março de 2012 a março de 2013.

As condições ambientais durante o período experimental foram monitoradas por uma estação meteorológica automática modelo WS - GP1 (DELTA-T Devices, Cambridge - England), localizada dentro da casa de vegetação, registrando: temperatura (°C), umidade relativa do ar (%) a cada 5 min e radiação solar ($W \cdot m^{-2}$) a cada 15 seg e a média armazenada a cada 15 minutos em datalog (Figura 1). Com base nos dados de umidade e temperatura foi calculado o DPV (Déficit de Pressão de Vapor) do ar (kPa), através da fórmula:

$$DPV = es - e = \left[0,6108 \exp \left(\frac{17,27 \cdot T}{237,3 + T} \right) \right] - \left(\frac{es - UR}{100} \right)$$

Onde:

es = Pressão de vapor saturado

e = Pressão de vapor do ar

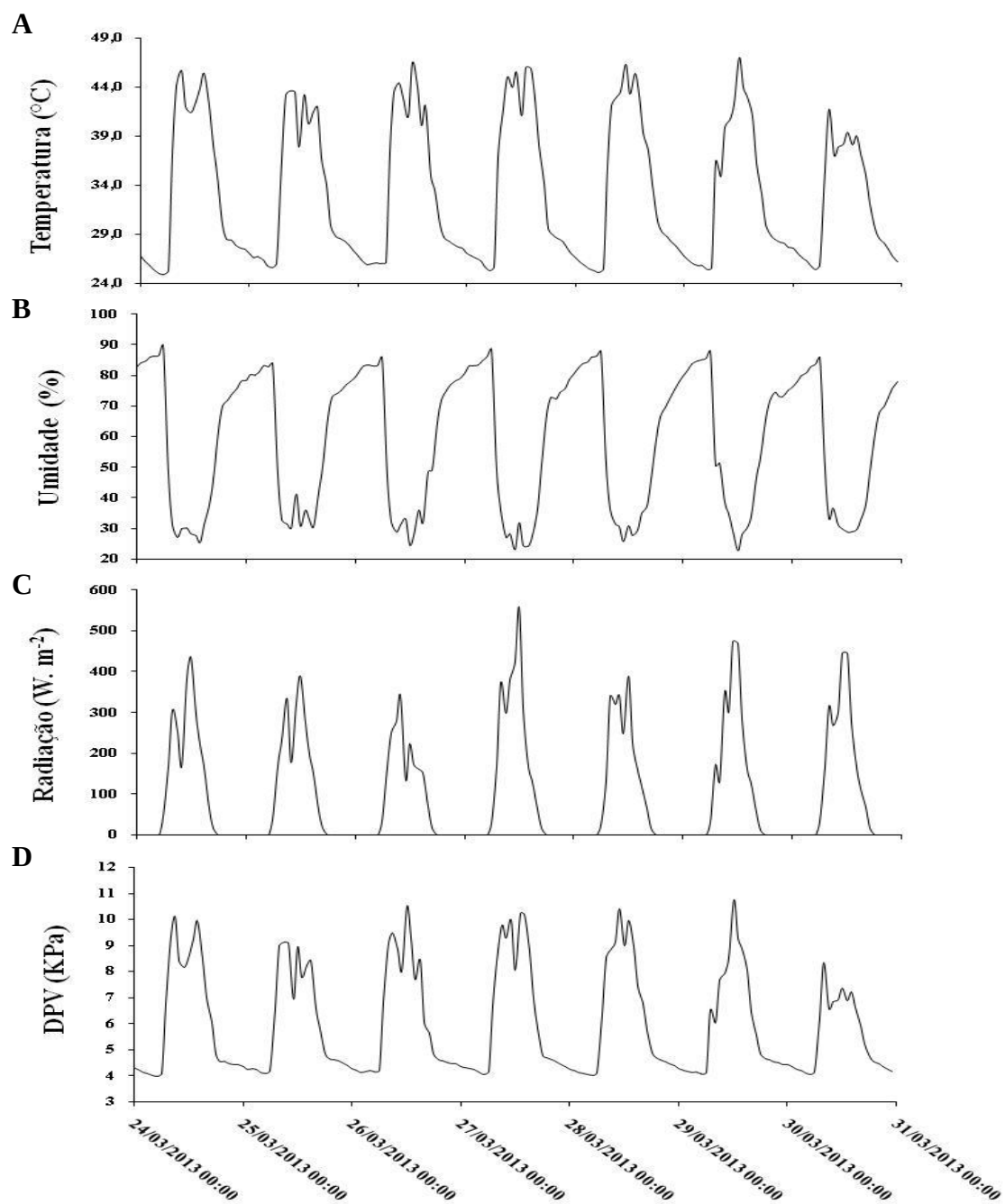
T = Temperatura

UR = Umidade relativa

O solo utilizado no experimento foi coletado na região próxima ao CECA, o qual foi posto para secar, em seguida peneirado e autoclavado durante 30 minutos, a 121°C 1 atm, para desinfestação. Apresentando classe textural argiloso, cuja análise química e física encontra-se na Tabela 1.

Durante todo período de estresse hídrico submetidas às plantas de pinhão manso foi acompanhada a umidade do solo por vaso, à profundidade de 5 cm, utilizando-se um sensor de umidade modelo SM200 acoplado a um medidor de umidade modelo HH2 ambos do mesmo fabricante (DELTA-T Devices, Cambridge - England) (Figura 3A) e potencial hídrico do solo (Ψ_w) do tratamento com estresse hídrico através da coleta de amostra de solo utilizando-se o equipamento WP4C (Dewpoint Potentia Meter) da Decagon Device (Figura 3B). No tratamento irrigado não foi acompanhado o potencial hídrico do solo (Ψ_w), pois o equipamento não foi sensível a saturação próxima de zero.

Figura 1 - Temperatura (A), umidade relativa do ar (B), radiação solar (C) e déficit de pressão de vapor (DPV) (D), registrados dentro da casa de vegetação no período do estresse hídrico.



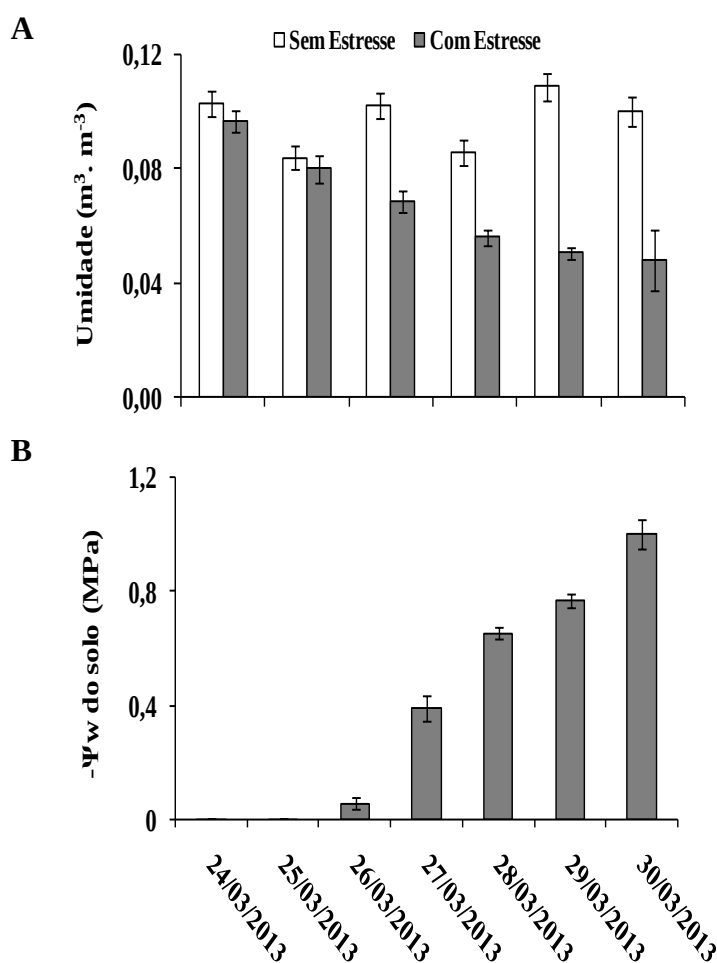
Fonte: Autora, 2013.

Tabela 1 - Caracterização física e química do solo do experimento. SB: soma de bases, t: CTC efetiva, V: saturação por base, m: saturação por alumínio.

Caracterização	Parâmetro	Unidade	Valor
Física	Areia	(g kg ⁻¹)	304,00
	Areia Fina	(g kg ⁻¹)	119,00
	Silte	(g kg ⁻¹)	33,00
	Argila	(g Kg ⁻¹)	544,00
Química	pH		5,20
	P	(mg dm ⁻³)	4,20
	K	(mg dm ⁻³)	42,00
	B	(mg dm ⁻³)	0,22
	Fe	(mg dm ⁻³)	15,00
	Mn	(mg dm ⁻³)	0,10
	Zn	(mg dm ⁻³)	0,20
	Ca ²⁺	(cmol _c dm ⁻³)	1,40
	Mg ²⁺	(cmol _c dm ⁻³)	0,40
	Al ³⁺	(cmol _c dm ⁻³)	0,20
	H+Al	(cmol _c dm ⁻³)	2,10
	MO	(dag kg ⁻¹)	1,10
	SB	(dag kg ⁻¹)	1,91
	t	(dag kg ⁻¹)	2,06
	V	(%)	48,00
	m	(%)	7,00

Fonte: Laboratório de análises de solos e calcários, UFU, Uberlândia-MG, 2012.

Figura 2 - Umidade (A) e potencial hídrico (B) do solo durante o período de estresse hídrico.



Fonte: Autora, 2013.

3.2 Delineamento e Procedimentos Experimentais

O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado, no esquema fatorial 4x2x2, sendo quatro níveis de fósforo: P0= P da análise do solo; P1= 25 mg de P/Kg de solo; P2= 50 mg de P/Kg de solo; P3= 75 mg de P/Kg de solo, duas condições de micorrização (com e sem inoculação) e duas condições hídrica (com e sem irrigação), constituindo desta forma 16 tratamentos, com cinco repetições, totalizando 80 parcelas (vasos). O fósforo utilizado foi o termofosfato de apatita de liberação lenta e sua aplicação foi feita antes do plantio em fundação de acordo com os níveis descritos acima.

A espécie de fungo micorrízico arbuscular utilizado foi *Glomus clarum* Nicol. e Schenck. O qual foi anteriormente, encontrado em pesquisas de amostras de raízes de plantas de pinhão manso do campo experimental do Centro Ciências Agrárias da Universidade Federal de Alagoas. O inóculo foi obtido através da multiplicação em *Sorghum bicolor* L., Moench durante 6 meses usando-se uma mistura de vermiculita + areia de rio (1:3 v/v), autoclavada (121°C, 1 atm e durante 30 minutos), como substrato. Para o plantio, as sementes de pinhão manso foram desinfestadas superficialmente com hipoclorito de sódio (2,5%) por 4 minutos e em seguida lavadas com água Ultra pura. O inóculo, uma mistura de raízes e hifas e 730 esporos/50 g do inoculante, foi depositado a cerca de 2 cm abaixo das sementes. Foram plantadas três sementes por vaso. Após a emergência das plântulas foi realizado o desbaste, deixando-se apenas uma planta por vaso. As plantas foram irrigadas a cada dois dias.

O estresse hídrico foi imposto pela suspensão total da irrigação por 6 dias (entre 24 e 30 de março de 2013), quando foi observado o estado de murcha das plantas sem irrigação.

3.3 Medidas de Trocas Gasosas e Eficiência Fotoquímica

As medidas de trocas gasosas foram realizadas aos 365 dias após a germinação em função da suspensão da irrigação utilizando um analisador portátil de CO₂ a infravermelho (IRGA), modelo Li-6400XT da LI-COR®, inc. (USA), avaliando as variáveis: fotossíntese (A) e concentração interna de CO₂ (Ci). Foi feita uma leitura por planta, no período das 10h00min as 11h00min da manhã, sempre na parte central da quarta folha expandida com duração média de 1,5 minutos, tempo necessário para a estabilização das trocas gasosas.

Para as medidas de eficiência fotoquímica também foi utilizada a quarta folha expandida. A eficiência quântica máxima do fotossistema II (Fv/Fm) foi medida as 4h30min da manhã e as 12h30min da tarde. As medidas foram realizadas, *in vivo*, com um fluorômetro portátil do tipo WALZ-PAM-2500, que emprega a medição de luz por modulação em amplitude de pulso (PAM - "Pulse-Amplitude-Modulation"), para promover o fechamento dos centros de reação do PSII, de acordo com o método descrito por Maxwell e Johnson (2000), sendo a Fv/Fm mensurada após condicionamento ao escuro, com pinças de metal, durante 20 minutos. A eficiência

quântica efetiva do PSII (Φ PSII) foi medida logo após as medidas de F_v/F_m no horário 12h30min nas mesmas folhas, conforme Schreiber et al. (1995).

3.4 Índice SPAD e Teores de Clorofilas

A medida indireta da clorofila (leitura SPAD) foi realizada na quarta folha expandida de cada planta de todos os tratamentos através do método não destrutivo, o clorofilômetro, SPAD-502 (Minolta, Japan), sendo as médias obtidas de três leituras aleatórias na folha.

Os teores de clorofila *a*, *b*, e totais foram determinados pelo método de extração com solvente orgânico, segundo Hendry e Grime (1993). Para as análises foi coletado um disco foliar de 1 cm de diâmetro da mesma folha que foi feito índice SPAD. Os discos foliares foram pesados, imersos em tubos de vidro rosqueado, protegidos da luz com papel alumínio, contendo 10 mL de acetona a 80%, durante 72 horas, com agitações regulares e em seguida foram feitas as leituras com espectrofotômetro nas absorvâncias de 645 e 663 nm em ambiente escuro. Os teores de clorofila *a*, *b* e total foram estimados pelas fórmulas:

- Clorofila *a* (mg. g⁻¹ MF) =
$$\frac{(12,7 \times A_{663} - 2,69 \times A_{645}) \times V}{MF}$$
- Clorofila *b* (mg. g⁻¹ MF) =
$$\frac{(22,9 \times A_{645} - 4,68 \times A_{663}) \times V}{MF}$$
- Clorofila total (mg. g⁻¹ MF) =
$$\frac{(8,02 \times A_{663} + 20,0 \times A_{645}) \times V}{MF}$$

onde:

A₆₄₅ e A₆₆₃= representam, respectivamente, as absorvâncias em 645 e 663 nm;

V = volume de acetona a 80% usado na extração; e

MF = peso da matéria fresca da qual foi extraída a clorofila.

3.5 Determinação da Massa Seca da Planta

As plantas foram cortadas rente ao solo e a parte aérea separada em caule e folhas. As raízes foram removidas do solo através de peneiração. Em seguida o material foi colocado para secar separadamente em estufa de circulação forçada, à temperatura de 65°C até atingir peso constante, que ocorreu após 72 horas para folhas e raízes, e 96 horas para o caule, sendo em seguida pesadas em balança analítica.

3.6 Análises Estatísticas

Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância a 5% de probabilidade pelo teste F, sendo as médias dos tratamentos comparadas pelo teste de Tukey. Para as análises foi utilizado o programa estatístico Sisvar.

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Efeitos da Micorrização

4.1.1 Trocas gasosas, rendimento quântico máximo e efetivo do fotossistema II

O estresse hídrico ocasionou grande diminuição na taxa fotossintética líquida das plantas de pinhão manso. Também verificou-se redução de 8,5% da taxa fotossintética das plantas inoculadas em relação às não-inoculadas do regime irrigado. No entanto, não observou-se diferença na atividade fotossintética entre plantas inoculadas e não-inoculadas sob estresse hídrico (Figura 4A).

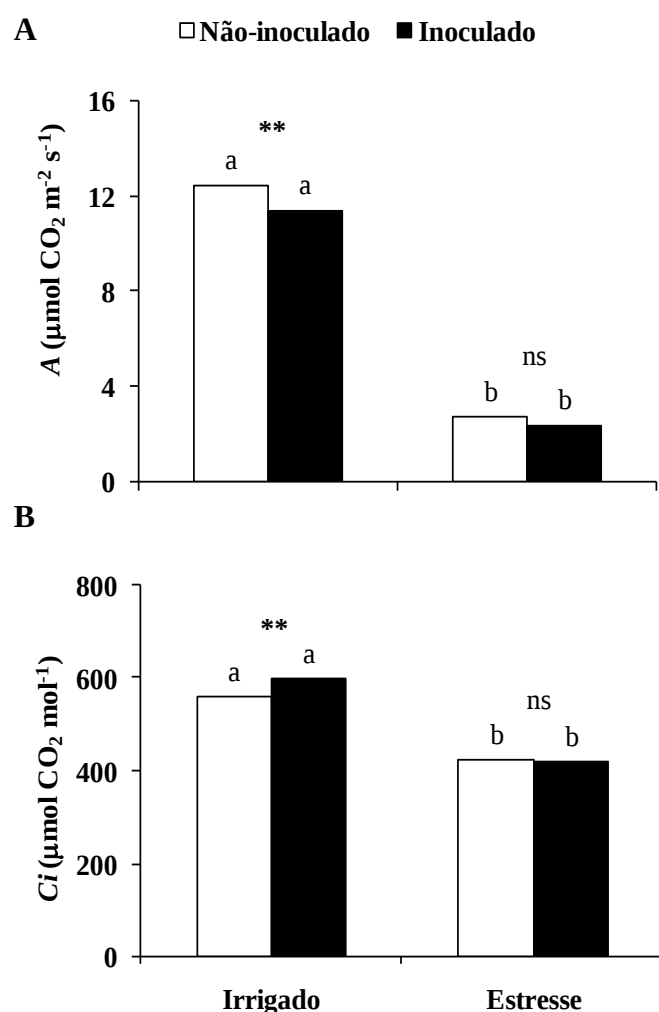
Reduções significativas nas trocas gasosas também foram observadas por Roza (2010) em plantas *J. curcas* submetidas à deficiência hídrica. Santos et al. (2013), estudando pinhão manso em duas regiões distintas do estado de Alagoas, semi-úmida e semi-árida, observaram valores mínimos de fotossíntese próximo de $2 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, nas plantas de pinhão manso da região semi-árida. Levy e Krikun (1980), trabalhando com inoculação de FMAs em limoeiro cv. rugoso não observaram influência na condutância estomática nem na densidade do fluxo transpiratório de plantas submetidas a estresse hídrico. Mas, durante o período de recuperação, essas variáveis, além da fotossíntese, apresentaram valores mais elevados em mudas micorrizadas.

O estresse hídrico também ocasionou diminuição na concentração interna de CO_2 (Ci) das plantas de pinhão manso (Figura 4B). Observou-se redução de 56 e 66%, respectivamente, de Ci das plantas estressadas não-inoculadas e inoculadas em relação às plantas sob irrigação. Também, verificou-se diferença de Ci entre as plantas irrigadas, com valores de 559,5 e 598,8 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$, respectivamente, para as plantas não-inoculadas e inoculadas. O Ci de folhas não variou entre plantas inoculadas e não inoculadas quando sob estresse (Figura 4B).

Segundo Jadoski et al. (2005) a concentração interna de CO_2 (Ci) no mesófilo foliar é reduzida pelo fechamento estomático, com consequente diminuição na taxa de assimilação de CO_2 , o que pode decorrer da resposta aos estresses abióticos, como estresse hídrico. El-sharkawy e Cock (1984), estudando plantas de mandioca sob condição de déficit hídrico, observaram alta condutância estomática e concentração interna de CO_2 também elevada em plantas não estressadas, mas quando a água tornou-se limitante, a planta fechou os estômatos em resposta a pequenos decréscimos do

potencial hídrico do solo. De acordo com os autores, esse fechamento rápido dos estômatos, protege os tecidos foliares da dessecação, evitando uma grande redução no potencial hídrico da folha.

Figura 3 - Fotossíntese (A) e Concentração interna de CO₂ (Ci) (B) em plantas de pinhão manso não-inoculadas e inoculadas com micorriza e sem e sob estresse hídrico. Médias seguidas por letras iguais nas colunas de mesma cor não diferem entre si pelo teste F ao nível de 1 e 5% de probabilidade. Médias dentro de cada tratamento hídrico sobrescritos com ** e * diferem entre inoculado e não-inoculado ao nível de 1 e 5% pelo teste F.



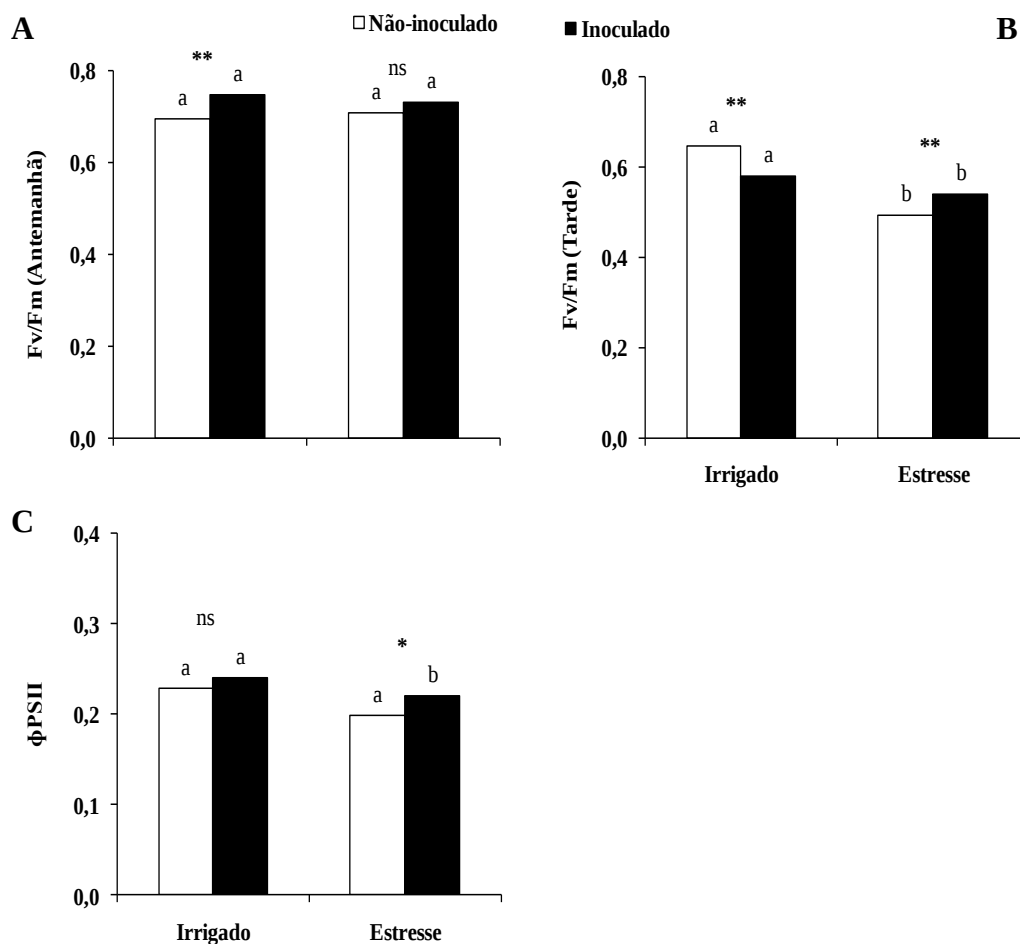
Fonte: Autora, 2013.

O pinhão manso não apresentou fotoinibição crônica pela aplicação de déficit hídrico, o que pode ser visto na eficiência quântica máxima do fotossistema II (F_v/F_m) no período de antemanhã. Já nas plantas sob irrigação verificou-se diferença entre plantas inoculadas e não-inoculadas, com valores de 0,696 e 0,746, respectivamente para F_v/F_m (Figura 5A). Ao analisar a emissão de fluorescência em torno do meio-dia, observou-se que as plantas estressadas tem uma diminuição mais acentuada dos valores de F_v/F_m , indicando uma fotoinibição dinâmica mais acentuada, com valores de 0,54 e 0,49 para as plantas estressadas, inoculadas e não-inoculadas, respectivamente (Figura 5B).

Liang et al. (2007) estudando a espécie *Jatropha curcas* submetida a estresse causado pelo frio, verificaram valores de F_v/F_m de 0,95 na planta em condições normais e valores inferiores a 0,7 durante o estresse. Segundo Lemos-Filho (2000) sob estresse hídrico severo, as plantas frequentemente apresentam um marcante efeito fotoinibitório. Roza (2010) não observou diferenças em relação à razão F_v/F_m entre plantas de pinhão manso sob déficit hídrico e o controle em casa de vegetação.

A eficiência quântica efetiva do fotossistema II (Φ_{PSII}) do pinhão manso não diferiu entre as plantas inoculadas e não-inoculadas dentro do regime irrigado. Verificou-se apenas diferença entre as plantas micorrizadas irrigadas e estressadas (Figura 5C). Santos (2008), estudando pinhão manso em duas regiões distintas do estado de Alagoas, semi-úmida e semi-árida, observou valores médios de 0,28 e 0,25 de Φ_{PSII} , respectivamente, para as regiões na época úmida, mas nos períodos mais secos do ano houve redução, com valores de 0,15 e 0,11 de Φ_{PSII} , respectivamente para as duas regiões, sugerindo que nesses meses a energia luminosa foi menos aproveitada. Verificou-se, ainda, que nesse mesmo período houve uma diminuição na taxa fotossintética das plantas, o que pode indicar que as plantas estavam passando por algum tipo de estresse durante esse período. Konrad et al. (2005) encontraram em café (*Coffea arabica*) sob condição de estresse, valores mínimos de Φ_{PSII} próximo de 0,1 nas plantas estressadas.

Figura 4 - Eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m) na antemanhã (A) e ao meio-dia (B), eficiência quântica efetiva do PSII (Φ_{PSII}) ao meio-dia (C) em plantas de pinhão manso não-inoculadas e inoculadas com micorriza e sem e sob estresse hídrico. Médias seguidas por letras iguais, nas colunas de mesma cor, não diferem entre si pelo teste F ao nível de 1 e 5% de probabilidade. Médias dentro de cada tratamento hídrico sobrescritos com ** e * diferem entre inoculado e não-inoculado ao nível de 1 e 5% pelo teste F.



Fonte: Autora, 2013.

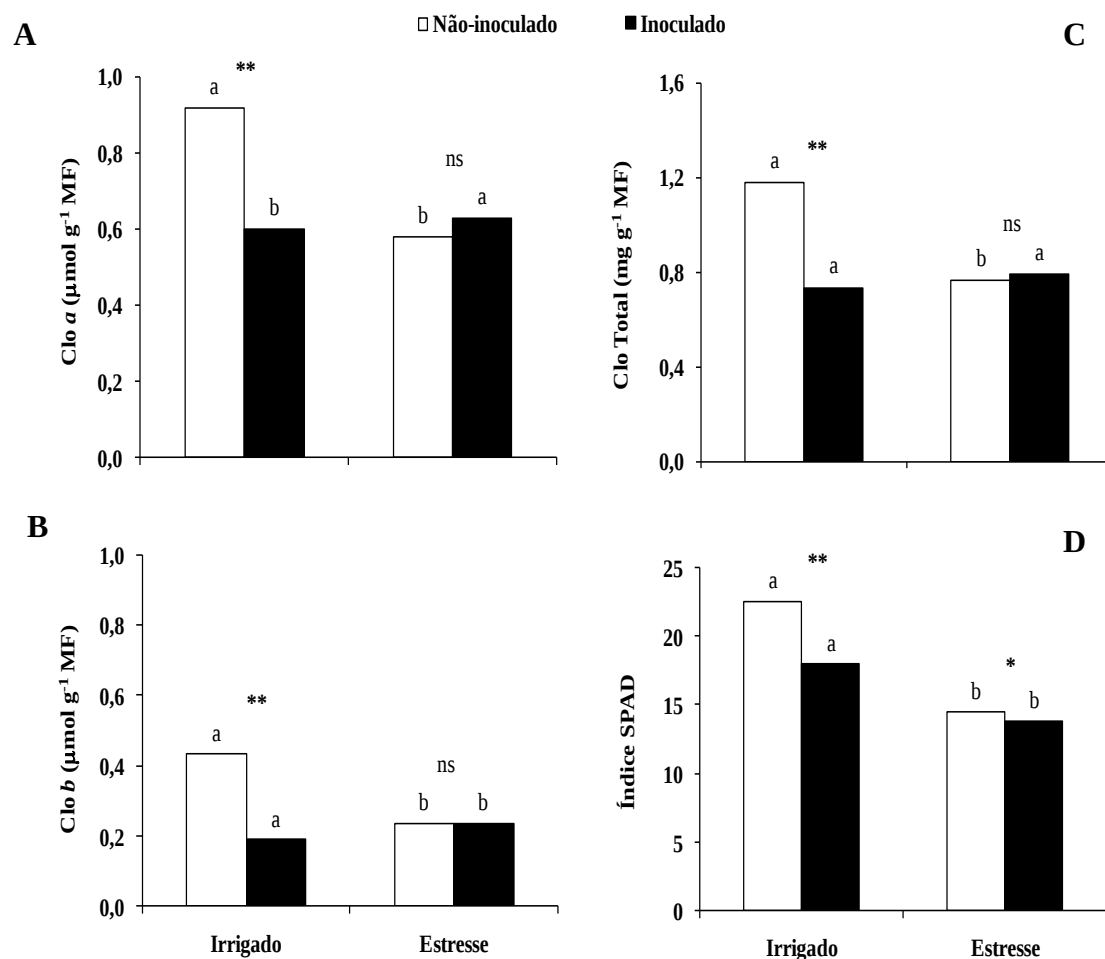
4.1.2 Teores de Pigmentos Fotossintéticos

No geral, o estresse hídrico promoveu redução significativa nos teores de pigmentos fotossintéticos nas folhas de pinhão manso, seja medido pelo clorofilômetro SPAD ou por espectrofotometria (Figura 6).

A concentração de clorofilas *a*, *b* e total em folhas de pinhão manso foram maiores nas plantas não-inoculadas, sob regime irrigado (Figura 6). No entanto, essa diferença se desfez em plantas sob estresse hídrico, quando se observou redução mais drástica dos teores de pigmentos nas folhas não-inoculadas. Da mesma forma, o índice SPAD nas folhas de pinhão manso foi mais alto nas plantas não-inoculadas com micorriza e diminuiu quando aplicado déficit hídrico (Figura 6D).

Resultados semelhantes foram encontrados por Barata Luís (2009) em pinhão manso sob estresse hídrico e por Parida et al. (2007) em algodão onde observaram decréscimos de 20% no teor de clorofila *total* após sete dias de submissão ao déficit hídrico. Franco e Cano (2006), em estudos sobre atividade de FMA na rizosfera de capim buffel (*Cenchrus ciliaris* L.) observaram que a colonização micorrízica aumentou significativamente os teores de pigmentos fotossintéticos. O que não foi observado no presente trabalho, já que os teores dos pigmentos das plantas inoculadas com FMA foram menores mesmo em plantas não estressadas.

Figura 5 - Teores de clorofila *a* (A), *b* (B), total (C) e índice SPAD (D) em plantas de pinhão manso não-inoculadas e inoculadas com micorriza e sem e sob estresse hídrico. Médias seguidas por letras iguais nas colunas de mesma cor não diferem entre si pelo teste F ao nível de 1 e 5% de probabilidade. Médias dentro de cada tratamento hídrico sobrescritos com ** e * diferem entre inoculado e não-inoculado ao nível de 1 e 5% pelo teste F.



Fonte: Autora, 2013.

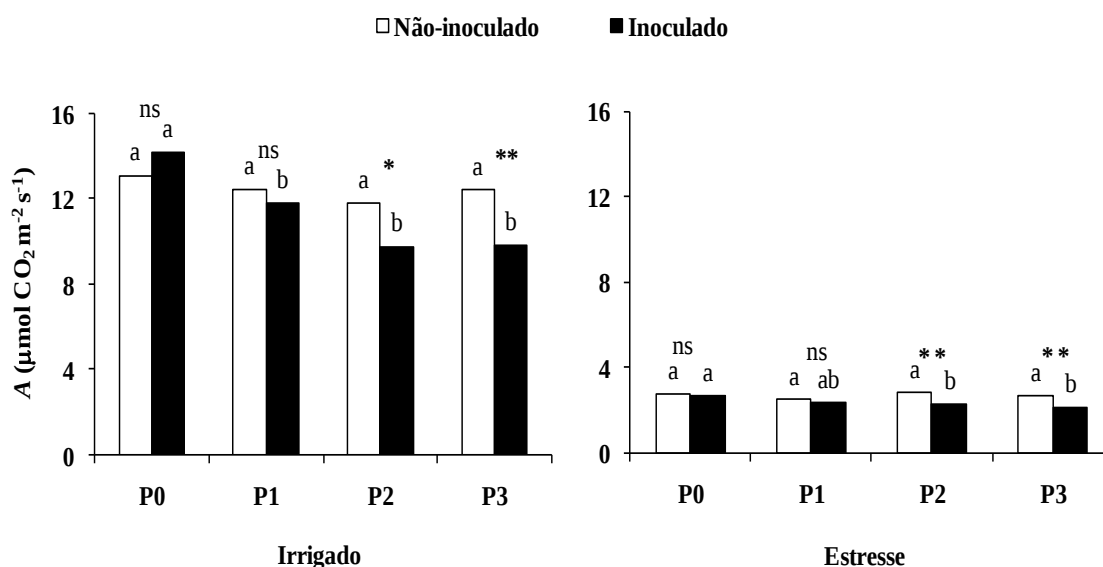
4.2 Efeitos dos Níveis de Fósforo

4.2.1 Trocas gasosas, rendimento quântico máximo e efetivo do fotossistema II

A aplicação de fósforo (P) nas plantas inoculadas de pinhão manso não estressadas causou diminuição da taxa fotossintética, o que não foi verificado com plantas não-inoculadas, as quais mantiveram a taxa fotossintética em todos os níveis de P (Figura 7). A diferença na fotossíntese entre plantas inoculadas e não-inoculadas cresceu à medida que aumentou os níveis de P. Comportamento similar foi observado em plantas sob estresse, no entanto com uma atividade fotossintética bem mais baixa.

Machineski et al. (2011), em plantas de mamona inoculadas por *Gigaspora margarita*, observaram que a adição de P aumentou a fotossíntese das plantas não-inoculadas, já as plantas com micorrizas não apresentaram diferença. O que foi contrário ao resultado encontrado no presente trabalho.

Figura 6 - Fotossíntese (A) em plantas de pinhão manso não-inoculadas e inoculadas com micorriza em quatro níveis de fósforo (P0= P da análise do solo; P1= 25 mg de P/kg de solo; P2= 50 mg de P/kg de solo; P3= 75 mg de P/kg de solo) sem e sob estresse hídrico. Médias seguidas por letras iguais nas colunas de mesma cor não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 1 e 5% de probabilidade. Médias dentro de cada níveis de fósforo sobrescritos com ** e * diferem entre inoculado e não-inoculado ao nível de 1 e 5% pelo teste F.



Fonte: Autora, 2013.

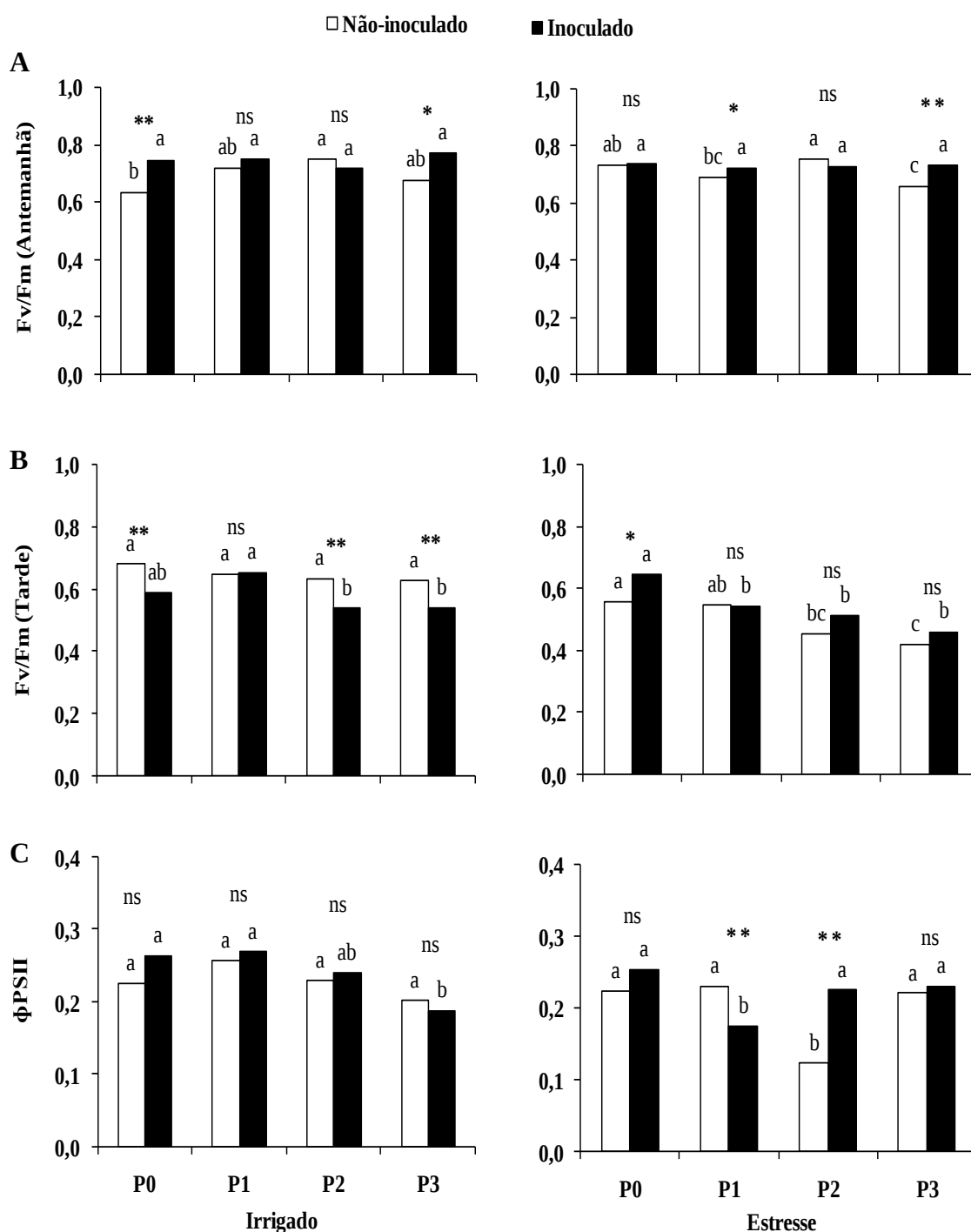
A ausência de P em plantas não micorrizadas afetou o Fv/Fm na antemanhã em plantas não estressadas. Em plantas estressadas, embora haja diferença do Fv/Fm entre plantas sob diferentes níveis de fósforo, mantem-se acima de 0,7 (Figura 8A). Em geral, as plantas não estressadas mantiveram a relação Fv/Fm mais alta quando não-inoculadas, no horário do meio dia e essa diferença se desfez em plantas sob estresse. No entanto, o aumento dos níveis de P parecem ter efeito deletério sobre Fv/Fm em plantas estressadas nesse horário (Figura 8B).

Os valores da relação Fv/Fm de plantas de pinhão manso irrigadas e estressadas no período da antemanhã apresentaram-se dentro da faixa estabelecida por Bolhar-Nordenkamp et al. (1989). Estes autores estabeleceram valores da relação Fv/Fm entre 0,750 e 0,850 em plantas saudáveis na ausência de estresse. O que não foi visto nas plantas no período da tarde.

A eficiência quântica efetiva do fotossistema II (Φ PSII) das plantas inoculadas, no regime irrigado, apresentou diferença em relação aos níveis de fósforo. Já nas plantas não-inoculadas não verificou-se diferença para Φ PSII em relação aos quatro níveis de fósforo. Não observou-se diferença na Φ PSII das plantas inoculadas e não-inoculadas dentro de cada nível de fósforo do regime irrigado. Em relação às plantas inoculadas e não-inoculadas apenas verificou-se diferença de Φ PSII nas plantas sob os níveis de P1 e P2 e sob estresse (Figura 8C).

Tótola (1999) não observou diferença na razão Fv/Fm entre plantas de eucalipto micorrizadas e não-micorrizadas em função das diferentes combinações de temperatura/irradiação. Silva et al. (2010) observaram que deficiência de fósforo em cafeeiros jovens reduziu a razão de Fv/Fm, mas não apresentou diferença entre os níveis de fósforo. Já para os valores de Φ PSII, os autores observaram aumento em relação aos níveis mais alto de P. O contrário do encontrado para Φ PSII nas plantas irrigadas, no presente trabalho.

Figura 7 - Eficiência quântica máxima do PSII (Fv/Fm) na antemanhã (A) e ao meio-dia (B), eficiência quântica efetiva do PSII (Φ PSII) ao meio dia (C) em plantas de pinhão manso não-inoculadas e inoculadas com micorriza em quatro níveis de fósforo (P0= P da análise do solo; P1= 25 mg de P/kg de solo; P2= 50 mg de P/kg de solo; P3= 75 mg de P/kg de solo) sem e com estresse hídrico. Médias seguidas por letras iguais nas colunas de mesma cor não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 1 e 5% de probabilidade. Médias dentro de cada níveis de fósforo sobrescritos com ** e * diferem entre inoculado e não-inoculado ao nível de 1 e 5% pelo teste F.



Fonte: Autora, 2013.

4.2.2 Teores de Pigmentos Fotossintéticos

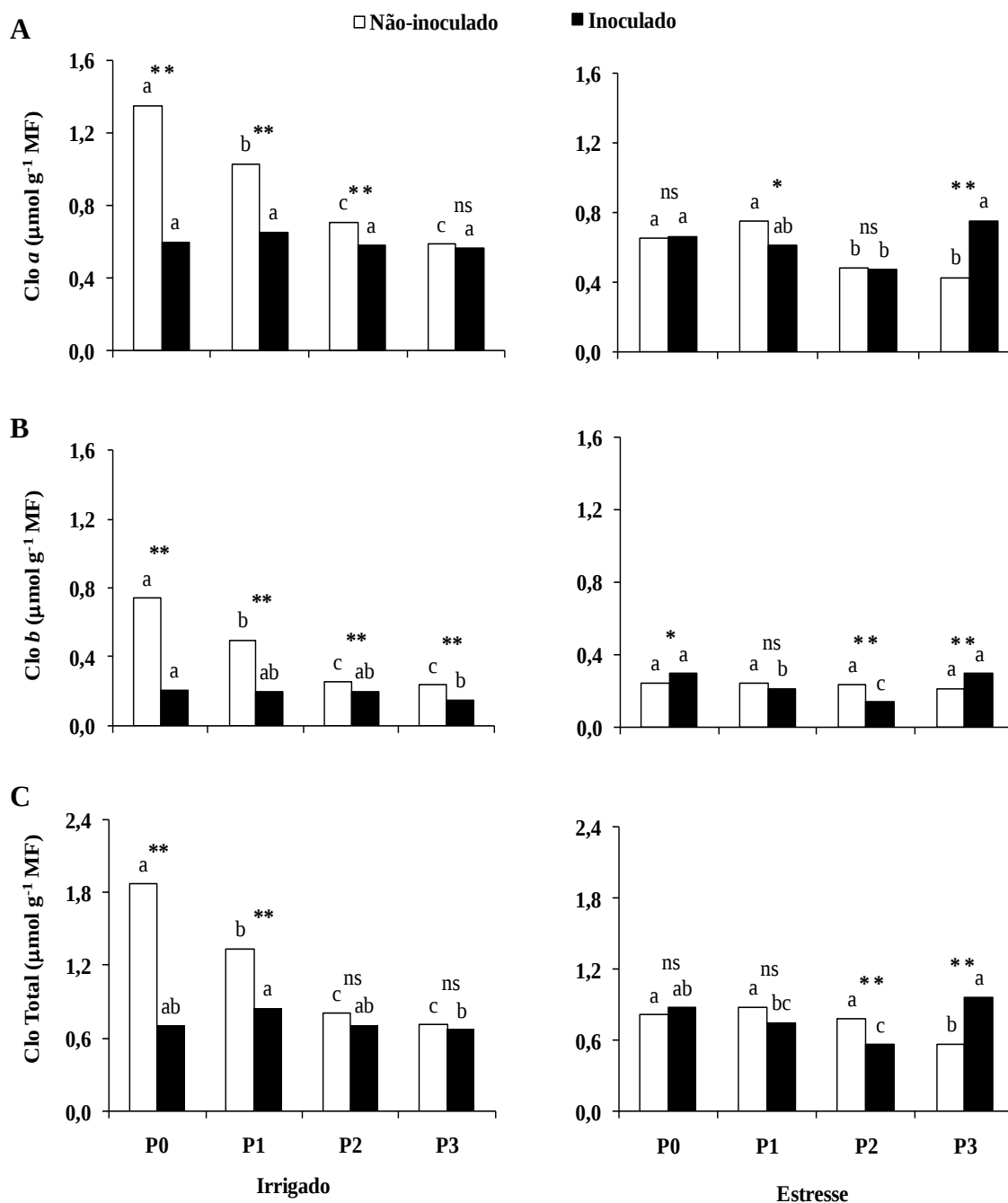
Os teores de clorofila *a*, *b* e total sofreram redução nas plantas de pinhão manso inoculadas, sob regime irrigado. As plantas não-inoculadas sofreram os efeitos negativos dos níveis crescentes de fósforo. As plantas estressadas, no geral, apresentaram menores teores de clorofila *a*, *b* e totais em comparação às plantas irrigadas e observou-se que a diferença entre plantas inoculadas e não-inoculadas foram menores nesse regime (Figura 9).

O mesmo padrão de comportamento dos teores de clorofila *a*, *b* e total em relação aos níveis de P foi verificado nos valores do índice SPAD, em que plantas não-inoculadas, sob regime irrigado, apresentaram efeito negativo do P sobre os pigmentos e esse efeito foram reduzidos em plantas sob estresse (Figura 10).

Roza (2010) em plantas *J. curcas* submetidas à deficiência hídrica não encontrou diferença nos teores de clorofila *a*, *b* e totais com a diminuição de água no substrato. Machineski (2008) observou aumento no teor de clorofila das plantas de mamona inoculadas com *G. margarita*, mesmo sem a adição de fósforo, e das plantas não-inoculadas em função das doses de fósforo. Esses resultados foram contrários aos encontrados no presente trabalho, em relação aos teores de pigmentos.

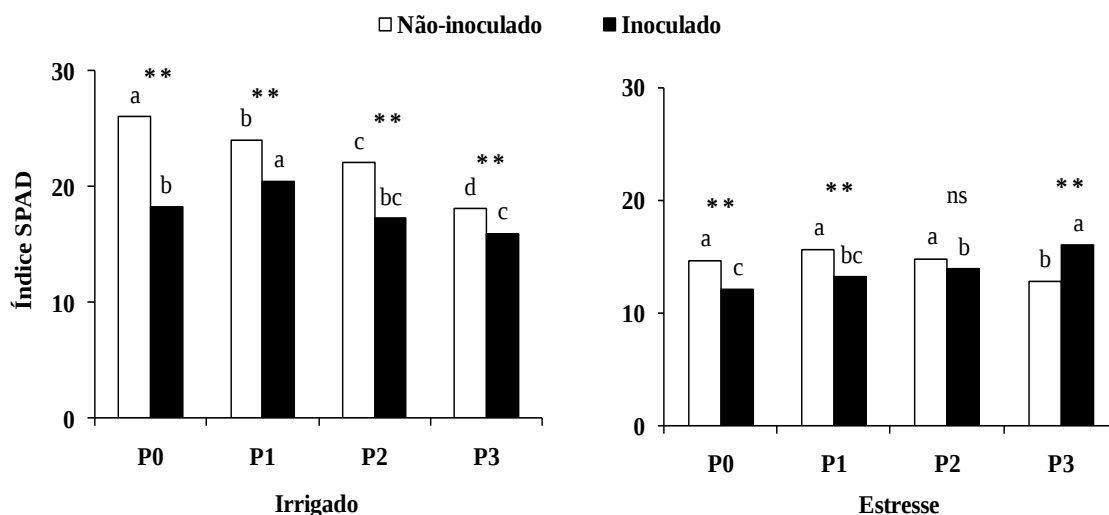
Resultados semelhantes do índice SPAD foram encontrados por Prado e Vale (2008), os quais observaram que em porta-enxerto de limoeiro cravo, os índices SPAD diminuíram com a aplicação de fósforo acima de 50 kg ha⁻¹. No entanto, Sandim (2012) em milho observou efeito positivo das doses de P nos índice SPAD.

Figura 8 - Teores de clorofila *a* (A), *b* (B) e total (C) em plantas de pinhão manso não-inoculadas e inoculadas com micorriza em quatro níveis de fósforo (P0= P da análise do solo; P1= 25 mg de P/kg de solo; P2= 50 mg de P/kg de solo; P3= 75 mg de P/kg de solo) sem e sob estresse hídrico. Médias seguidas por letras iguais nas colunas de mesma cor não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 1 e 5% de probabilidade. Médias dentro de cada níveis de fósforo sobrescritos com ** e * diferem entre inoculado e não-inoculado ao nível de 1 e 5% pelo teste F.



Fonte: Autora, 2013.

Figura 9 - Índice SPAD nas plantas de pinhão manso não-inoculadas e inoculadas com micorriza em quatro níveis de fósforo (P0= P da análise do solo; P1= 25 mg de P/kg de solo; P2= 50 mg de P/kg de solo; P3= 75 mg de P/kg de solo) sem e sob estresse hídrico. Médias seguidas por letras iguais nas colunas de mesma cor não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 1 e 5% de probabilidade. Médias dentro de cada tratamento sobrescritos com ** e * diferem entre inoculado e não-inoculado ao nível de 1 e 5% pelo teste F.



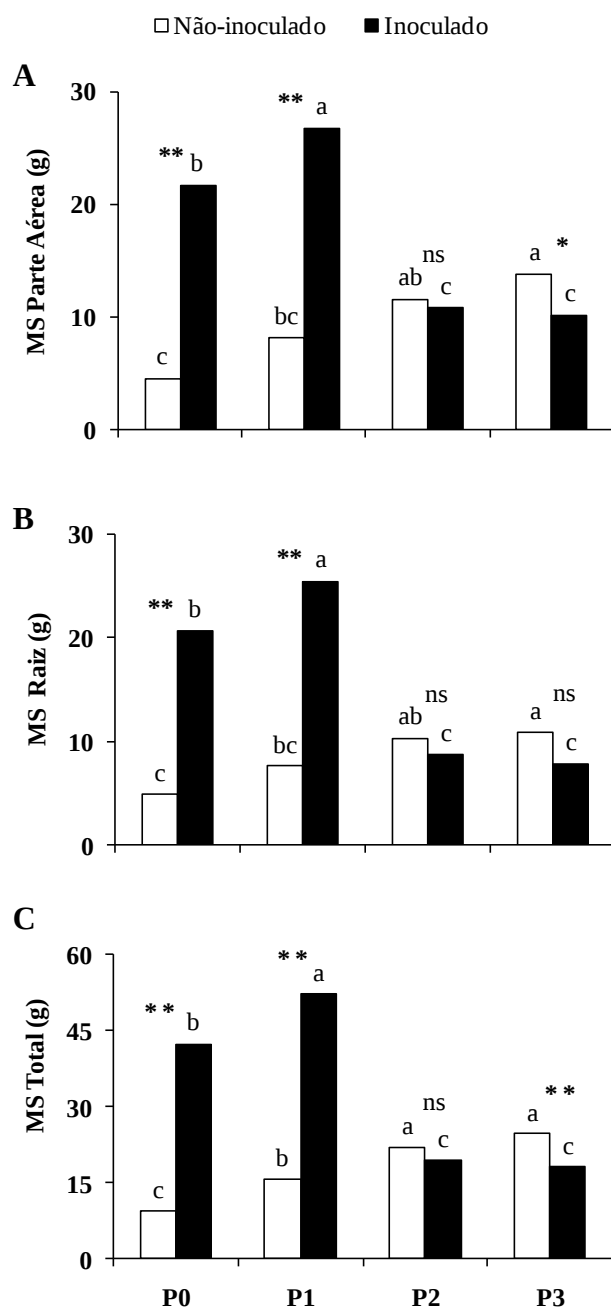
Fonte: Autora, 2013.

4.2.3 Massa Seca da Planta

Os maiores níveis de fósforo influenciaram negativamente a produção de matéria seca das plantas de pinhão manso micorrizadas, mas destacou o efeito benéfico da micorrização sobre a massa seca nas plantas sob baixos níveis de fósforo. Já nas plantas não-inoculadas observou-se o efeito positivo dos níveis crescentes de fósforo na massa seca da parte aérea, raiz e massa total das plantas de pinhão manso (Figura 11).

Resultados semelhantes foram encontrados por Garcia et al. (2009) e Sousa et al. (2011) em pinhão manso e por Machineski et al. (2011) em mamoneira, os quais, observaram que a micorrização proporcionou aumento no desenvolvimento das plantas principalmente nas menores doses de P. Este efeito de benefício em favor das plantas micorrizadas em baixos níveis de P, assim como a tendência de decréscimo com o aumento dos níveis, também foram encontrados pelos autores Sena et al. (2004) em citros e Aguiar et al. (2004) em mudas de algaroba, os quais observaram maior eficiência da inoculação na produção de matéria seca na adição de 20 e 40 mg kg⁻¹ de P no solo, e uma diminuição da eficiência com o aumento do nível de P.

Figura 10 - Massa seca da parte aérea (A), massa seca da raiz (B) e massa seca total (C) em plantas de pinhão manso não-inoculadas e inoculadas com micorriza em quatro níveis de fósforo (P0= P da análise do solo; P1= 25 mg de P/kg de solo; P2= 50 mg de P/kg de solo; P3= 75 mg de P/kg de solo). Médias seguidas por letras iguais nas colunas de mesma cor não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 1 e 5% de probabilidade. Médias dentro de cada níveis de fósforo sobrescritos com ** e * diferem entre inoculado e não-inoculado ao nível de 1 e 5% pelo teste F.



Fonte: Autora, 2013.

5 CONCLUSÕES

O estresse hídrico causa redução nas trocas gasosas, na eficiência quântica máxima do fotossistema II e nos teores de pigmentos das plantas de pinhão manso.

O fósforo inibe a fotossíntese na presença de micorriza, independente do regime hídrico, e reduz pigmentos fotossintéticos de plantas sem micorriza em regime irrigado.

A inoculação de pinhão manso com micorriza aumenta significativamente a produtividade de massa seca em baixos níveis de fósforo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGUIAR, R.L.F. et al. Interação entre fungos micorrízicos arbusculares e fósforo no desenvolvimento de algaroba (*Prosopis juliflora* (Sw) DC). **Revista Árvore**, v.28, n.4, p.589-598, 2004.
- AKBAR, E. et al. Characteristic and composition of *Jatropha curcas* oil seed from malaysia and its potential as biodiesel feedstock. **Scientific Research**, v.29, p.396-403, 2009.
- AMIJEE, F.; STRIBLEY, D.P.; LANE, P.W. The susceptibility of roots to infection by an arbuscular mycorrhizal fungus in relation to age and phosphorus supply. **New Phytology**, v.125, p.581-586, 1993.
- ARRUDA, F.P. et al. Cultivo de pinhão manso (*Jatropha curcas* L.) como alternativa para o semi-árido nordestino. **Revista Brasileira Oleaginosas e Fibrosas**, v.8, n.1, p.789-799, 2004.
- AUGUSTUS, G.D.P.S.; JAYABALAN, M.; SEILER, G.J. Evaluation and bioinduction of energy components of *Jatropha curcas*. **Biomass & Bioenergy**, v.23, p.161-164, 2002.
- AZCÓN-AGUILAR, C.; BAREA, J.M. Applying mycorrhizal biotechnology to horticulture: significance and potentials. **Scientia Horticulturae**, v.68, p.1-24, 1997.
- BAGYARAJ, D.J. Ecology of vesicular–arbuscular mycorrhizae. In: ARORA, D.K.; RAI, B.; MUKERJI, K.G.; KNUDSEN, G.R. **Handbook of applied micology: soil and plant**, Eds, v.1, 1991, p.4-34.
- BERBARA, R.L.L.; SOUZA, F.A.; FONSECA, H.M.A.C. III – Fungos micorrízicos arbusculares: muito além da nutrição. **Nutrição Mineral de Plantas**, p.432, 2006.
- BOLHAR-NORDENKAMPF, H.R. et al. Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence os leaves in the field: a review of current instrumentation. **Functional Ecology**, v.3, p.497-514, 1989.
- BRESSAN, W. et al. Fungos micorrízicos e fósforo, no crescimento, nos teores de nutrientes e na produção do sorgo e soja consorciados. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.36, p.250-260, 2001.
- BUCKING, H. Phosphate absorption and efflux of three ectomycorrhizal fungi as affected byexternal phosphate, cation and carbohydrate concentrations. **Mycological Research**, v.108, p.599-609, 2004.
- BUCKING, H.; SHACHAR-HILL, Y. Phosphate uptake, transport and transfer by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* stimulated by increased carbohydrate availability. **New Phytologist**, v.165, p.899-912, 2005.

CARNIEL, E. **Uso de fungos micorrízicos arbusculares no desenvolvimento de porta-enxertos de videira e no controle biológico de *Fusarium oxysporum* F. sp *herbemontis***. Porto Alegre-RS: UFRGS, 2004. 74f. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre – RS, 2004.

CARNIELLI, F. **O combustível do futuro**. n.1413, 2003. Disponível em: <http://www.ufmg.br/boletim/bol1413/quarta.shtml>. Acesso em: 5 jan 2009.

CAVALCANTE, U.M.T. et al. Respostas fisiológicas em mudas de maracujazeiro amarelo (*Passiflora edulis* Sims. f. *flavicarpa* Deg.) inoculadas com fungos micorrízicos arbusculares e submetidas a estresse hídrico. **Acta Botanica Brasilica**, v.15, n.3, p.379-390, 2001.

CAVALCANTE, U.M.T.; GOTO, B.T.; MAIA, L.C. Aspectos da simbiose micorrízica arbuscular. **Anais da Academia Pernambucana de Ciência Agrônômica**, v.5 e 6, p.180-208, 2008-2009.

CHAVES, L.F.C.; BORGES, R.C.G. Eficiência micorrízica na produção de mudas de jacarandá-da-bahia cultivadas em diferentes doses de fósforo. **Acta Scientiarum Agronomy**, v.27, n.4, p.587-594, 2005.

COSTA, C.M.C. et al. Influência de fungos micorrízicos arbusculares sobre o crescimento de dois genótipos de aceroleira (*Malpighia marginata* D.C.). **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.36, n.6, p.893-901, 2001.

COSTA, C.M.C. et al. Fungos micorrízicos arbusculares e adubação fosfatada em mudas de mangabeira. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.40, n.3, p.225-232, 2005.

DAVIES JR., F.T.; POTTER, J. R.; LINDERMAN, R.G. Mycorrhiza and repeated drought exposure affect drought resistance and extraradical hyphae development of pepper plants independent of plant size and nutrient content. **Journal of Plant Physiology**, v.139, p.289-294, 1992.

DE SOUZA, F.A.; SILVA, I.C.L.; BERBARA, R.L.L. Fungos micorrízicos arbusculares: muito mais diversos do que se imaginava. **Biodiversidade**, p.501-556, 2007.

DE SOUZA, F.A. et al. Classificação e taxonomia de fungos micorrízicos arbusculares e sua diversidade e ocorrência no Brasil. In: SIQUEIRA, J.O.; SOUZA, F.A.; CARDOSO, E.J.B.N.; TSAI, S.M. **Micorrizas: 30 anos de pesquisa no Brasil**. Lavras: Ed. UFLA, v.1, 2010, p.15-75.

DIEDERICH, C.; MOAWAD, A.M. The potential of VA mycorrhizae for plant nutrition in the tropics. **Angewandte Botanik**, v.67, p.91-96, 1993.

DRUMMOND, O.A. et al. Cultura do pinhão manso. **EPAMIG**, n.131, 1984.

DUAN, X. et al. Mycorrhizal influence on hydraulic and hormonal factors implicated in the control of stomatal conductance during drought. **Journal of Experimental Botany**, v.47, p.1541-1550, 1996.

EL-SHARKAWY, M.A.; COCK, J.H. water use efficiency of cassava. I. Effects of air humidity and water stress on stomatal conductance and gas exchange. **Crop Science**, v.24, p.497-509, 1984.

FARIA, M.P. et al. Crescimento de leguminosas arbóreas em resposta a fósforo nitrogênio, fungos micorrízicos e rizóbio. I. *Albizia lebbbeck* (L.) Benth. **Revista Árvore**, v.19, p.293-307, 1995.

FARIA, M.P. et al. Crescimento inicial da acácia em resposta a fósforo, nitrogênio, fungo micorrízico e rizóbio. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v.20, p.209-216, 1996.

FARIAS, S.G.G. et al. Resposta de plantas de moringa (*Moringa oleifera* Lam.) inoculadas com fungos micorrízicos e submetidas ao estresse hídrico. **Engenharia Ambiental**, v.5, n.3, p.036-046, 2008.

FERNANDES, R.A. **Impacto de usos de um latossolo vermelho de cerrado sobre a diversidade de fungos micorrízicos arbusculares**. Jataí-GO: UFG, 2009. 81f. Dissertação (Mestrado em Agronomia) - Universidade Federal Goiás, Jataí-GO, 2009.

FRANCO A.D.; CANO, I.G. Colonización micorrizica arbuscular y crecimiento de genotipos de pasto de buffel (*Cenchrus ciliaris* L.). **Revista Fitotecnia Mexicana**, v.29, p.203-206, 2006.

GADKAR, V. et al. Arbuscular mycorrhizal fungal colonization, factors involved in host recognition. **Plant Physiology**, v.127, p.1149-1499, 2001.

GARCIA, T.L. et al. Resposta do pinhão manso a inoculação de fungos micorrízicos arbusculares e a doses de fósforo. **Synergismus scyentifica**, v.4, n.1, 2009.

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

GLASSOP, D.; SMITH, S.E.; SMITH, F.W. Cereal phosphate transporters associated with the mycorrhizal pathway of phosphate uptake into roots. **Planta**, v.222, p.688-698, 2005.

HARRISON, M.J.; DEWBRE, G.R.; LIU, J. A phosphate transporter from *Medicago truncatula* involved in the acquisition of phosphate released by arbuscular mycorrhizal fungi. **Plant Cell**, v.14, p.2413-2429, 2002.

HARTNETT, D.C.; WILSON, G.W.T. The role of mycorrhizas in plant community structure and dynamics: lessons from grasslands. **Plant and Soil**, v.244, p.319-331, 2002.

HENDRY, G.A.F.; GRIME, J.P. **Methods in comparative plant ecology**. London: Chapman & Hall. p.148, 1993.

HWANG, S.F.; CHANG, K.F.; CHAKRAVARTY, P. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on the development of *Verticillium* and *Fusarium* wilts of alfalfa. **Plant Disease**, v.76, p.239-243, 1992.

JADOSKI, S.O.; KLAR, A.E.; SALVADOR, E.D. Relações hídricas e fisiológicas em plantas de pimentão ao longo de um dia. **Ambiência**, v.1, n.1, p.11-19, 2005.

JALEEL, C.A. et al. Drought Stress in Plants: A Review on Morphological Characteristics and Pigments Composition. **International Journal Agricultural Biology**, v.11, p.100-105, 2009.

JAKOBSEN, I.; SMITH, S.E.; SMITH, F.A. Function and diversity of arbuscular mycorrhizae in carbon and mineral nutrition. In: van der HEIJDEN, M.G.A.; SANDERS, I., eds. **Mycorrhizal ecology**, 2002, p.75-92.

JASPER, D.A; ABBOTT, L.K.; ROBSON, A.D. The effect of soil disturbance on vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in soils from different vegetation types. **New Phytologist**, v.118, n.2, p.471-476, 1991.

JOHNSON, N.C.; GRAHAM, J.H.; SMITH, F.A. Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. **New Phytology**, v.135, p.575-586, 1997.

KIRIACHEK, S.G. et al. Revisão de literatura: Regulação do desenvolvimento de micorrizas arbusculares. **Revista Brasileira de Ciências do Solo**, v.33, p.1-16, 2009.

KONRAD, M.L.F. et al. Trocas gasosas e fluorescência da clorofila em seis cultivares de cafeeiro sob estresse de alumínio. **Bragantia**, v.64, n.3, p.339-347, 2005.

LAMBAIS, M.R.; MEHDY, M.C. Spatial distribution of chitinases and b-1-3-glucanase transcripts in bean arbuscular mycorrhizal roots under low and high soil phosphate conditions. **New Phytologist**, v.140, p.33-42, 1998.

LAMBAIS, M.R.; RIOS-RUIZ, W.F.; ANDRADE, R.M. Antioxidant responses in bean (*Phaseolus vulgaris*) roots colonized by arbuscular mycorrhizal fungi. **New Phytologist**, v.160, p.421-428, 2003.

LEMOS-FILHO, J.P. Fotoinibição em três espécies do cerrado (*Annona crassifolia*, *Eugenia dysenterica* e *Campomanesia adamantium*) na estação seca e na chuvosa. **Revista brasileira de Botânica**, v.23, n.1, p.45-50, 2000.

LEVY, J.; KRIKUN, J. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhiza on *Citrus jambhiri* water relations. **New Phytologist**, v. 85, p. 25-31, 1980.

LIANG, Y. et al. Responses of *Jatropha curcas* seedlings to cold stress: photosynthesis-related proteins and chlorophyll fluorescence characteristics. **Physiologia Plantarum**, n.131, p.508-517, 2007.

LIU, X; BAIRD, W.V. Differential Expression of Genes Regulated in Response to Drought or Salinity Stress in Sunflower. **Crop Science**, v.43, n.2, p.678-687, 2003.

LOPES, E.S.; SIQUEIRA, J.O.; ZAMBOLIM, J. Caracterização das micorrizas visícular-arbusculares (MVA) e seus efeitos no crescimento das plantas. **Revista Brasileira de Ciências do Solo**, v.7, p.1-19, 1983.

BARATA LUIS, R. M. F. C. **Respostas de *Jatropha curcas* L. ao déficit hídrico: Caracterização bioquímica e ecofisiológica.** Lisboa- Portugal: UTL, 2009, 62f. Dissertação (Mestrado em Engenharia Agronómica) – Universidade Técnica de Lisboa, Lisboa, 2009.

MACHINESKI, O. **Resposta da mamoneira a fungo micorrízicos arbusculares e a doses de fósforo.** Londrina-PR: UEL, 2008. 68f. Dissertação (Mestrado em Agronomia) - Universidade Estadual de Londrina, Paraná, 2008.

MACHINESKI, O.; BALOTA, E.L.; SOUZA, J.R.P. Resposta da mamoneira a fungos micorrízicos arbusculares e a níveis de fósforo. **Semina: Ciências Agrárias**, v.32, n.1, p.1855-1862, 2011.

MALLOCH, D.W.; PIROZYNSKI, K.A.; RAVEN, P.H. Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbiosis in vascular plants (a review). **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.77, p.2113-2118, 1980.

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

MARTINS, M.A.; GONÇALVES, G.F.; SOARES, A.C.F. Efeito de fungos micorrízicos arbusculares associados a compostos fenólicos, no crescimento de mudas de mamoeiro. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.35, n.7, p.1465-1471, 2000.

MAXWELL, K.; JOHNSON, G.N. Chlorophyll fluorescence: a practical guide. **Journal of Experimental Botany**, v.51, p. 659-668, 2000.

MOREIRA, F.M.S.; SIQUEIRA, J.O. **Microbiologia e Bioquímica do Solo.** Lavras. Editora UFLA, 2002.

MOREIRA, F.M.S.; SIQUEIRA, J.O. **Microbiologia e Bioquímica do Solo.** 2 ed. atual. e ampl. Lavras: UFLA, p. 729, 2006.

MORTON, J.B.; BENNY, G.L. Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes). A new order, Glomales, two new suborders, Glomineae and Gigasporineae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with an emendation of Glomaceae. **Mycotaxon**, v.37, p.471-491, 1990.

MORTON, J.B. Problems and solutions for the integration of glomalean taxonomy, systematic biology, and the study of endomycorrhizal phenomena. **Mycorrhiza**, v.2, p.97-109, 1993.

NETO, A.D.A.; TABOSA, J.N. Estresse salino em plântulas de milho: parte I análise do crescimento. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.4, n.2, p.159-164, 2000.

NOGUEIRA, R.J.M.C.; MORAES, J.A.P.V.; BURITY, H.A. Alterações na resistência a difusão de vapor das folhas e relações hídricas em aceroleira submetidas a déficit de água. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v.13, n.1, p.75-87, 2001.

NOVAIS, R.F.; SMYTH, T.J. **Fosforo em solo e planta em condições tropicais**. 1 ed. Viçosa: UFV, 1999, 399p.

OHTOMO, R.; SAITO, M. Polyphosphate dynamics in mycorrhizal roots during colonization of an arbuscular mycorrhizal fungus. **New Phytology**, v.167, p.571-578, 2005.

OLSSON, P.A. et al. Estimation of the biomass of arbuscular mycorrhizal fungi in a linseed field. **Soil Biology & Biochemistry**, v.31, p.1879-1887, 1999.

PARIDA, A.K. et al. Alterations in photosynthetic pigments, protein and osmotic components in cotton genotypes subjected to short-term drought stress followed by recovery. **Plant Biotechnology Reports**, v.1, p.37-48, 2007.

PAULA, M.A.; SIQUEIRA, J.O.; DOBEREINER, J. Ocorrência de fungos micorrízicos vesículo arbusculares e de bactérias diazotróficas na cultura da batata-doce. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v.17, p.319-419, 1992.

PFEFFER P.E. et al. Carbon uptake and the metabolism and transport of lipids in an arbuscular mycorrhiza. **Plant Physiology**, v.120, p.587-598, 1999.

PIROZYNSKI, K.A.; MALLOCH, D.W. The origin of land plants; a matter of mycotrophism. **Biosystems**, v.6, p.153-164, 1975.

POMPELLI, M.F. et al. Environmental influence on the physico-chemical and physiological properties of *Jatropha curcas* seeds. **Australian Journal of Botany**, v.58, p.421-427, 2010.

PRADO, R. M.; VALE, D.W. Nitrogênio, fósforo e potássio na leitura SPAD em porta-enxerto de limoeiro cravo. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v.38, n.4, p.227-232, 2008.

PRAMANIK, K. Properties and use of *Jatropha curcas* oil and diesel fuel blends in compression ignition engine. **Renewable Energy**, v.28, p.239-248, 2003.

QUIANG, L. et al. Regulatory role of DREB transcription factors in plant drought, salt and cold tolerance. **Chinese Science Bulletin**, v.45, n.11, p.970-975, 2000.

RAUSCH, C. et al. A phosphate transporter expressed in arbuscule-containing cells in potato. **Nature**, v.414, p.462-466, 2001.

RAVEN, P.R.; EVERT, R.F.; EICHHORN, S.E. **Biologia Vegetal**. 6 ed., Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2001.

RAVEN, J.A.; EDWARDS, D. Roots: evolutionary origins and biogeochemical significance. **Journal Experimental Botany**, v.52, p.381-401, 2001.

REDECKER, D.; MORTON, J.B.; BRUNS, T.D. Ancestral lineages of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomales). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v.14, p.276-284, 2000a.

REDECKER, D.; KODNER, R.; GRAHAM, L.E. Glomalean fungi from the Ordovician. **Science**, v.289, p.1920-1921, 2000b.

ROZA, F.A. **Alterações morfofisiológicas e eficiência de uso da água em plantas de *Jatropha curcas* L. submetidas à deficiência hídrica**. Ilheus-BA: UESC, 2010. 67f. Dissertação (Mestrado em Produção Vegetal) - Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilheus-BA, 2010.

SANDIM, A.S. **Disponibilidade de fósforo em função da aplicação de calcário e silicatos em solos oxidicos**. Botucatu-SP: FCA-UNESP, 2012. 99f. Dissertação (Mestrado em Agronomia) - Faculdade de Ciências Agrônômicas da UNESP, Botucatu-SP, 2012.

SANTOS, C.M. **Fenologia e capacidade fotossintética do pinhão-mansão (*Jatropha curcas* L.) em diferentes épocas do ano no estado de Alagoas**. Rio Largo-AL: UFAL, 2008. 67f. Dissertação (Mestrado em Agronomia: Produção Vegetal) – Universidade Federal de Alagoas, Rio Largo-AL, 2008.

SANTOS, C.M. et al. Seasonal variations of photosynthesis, gas exchange, quantum efficiency of photosystem II and biochemical responses of *Jatropha curcas* L. grown in semi-humid and semi-arid areas subject to water stress. **Industrial Crops and Products**, v.41, p.203-213, 2013.

SATURNINO, H.M. et al. Cultura do pinhão-mansão (*Jatropha curcas* L.). **Informe Agropecuário**, v.26, n.229, p.44-78, 2005.

SCHACHTMAN, D.P.; REID, R.J.; AYLING, S.M. Phosphorus uptake by plants: From soil to cell. **Plant Physiology**, v.116, p.447-453, 1998.

SCHREIBER, U. et al. Assessment of photosystem II photochemical quantum yield by chlorophyll fluorescence quenching analysis. **Journal of Plant Physiology**, v.22, p.209-220, 1995.

SCHUBLER, A.; SCHWARZOTT, D.; WALKER, C. A new fungal phylum, the Glomeromycota: Phylogeny and evolution. **Mycological Research**, v.105, p.1413-1421, 2001.

SENA, J.O.A.; LABATE, C.A.; CARDOSO, E.J.B.N. Caracterização fisiológica da redução de crescimento de mudas de citros micorrizadas em altas doses de fósforo. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v.28, p.827-832, 2004.

SIEVERDING, E. **Vesicular-Arbuscular-Mycorrhiza Management in Tropical Agrosystems**. Ed. GTZ, 1991.

SILVA, L. et al. Fotossíntese, relações hídricas e crescimento de cafeeiros jovens em relação à disponibilidade de fósforo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.45, n.9, p.965-972, 2010.

SIQUEIRA, J.O.; FRANCO, A.A. **Biotechnology do solo: fundamentos e perspectivas**. Lavras: FAEPE, p.125-166, 1988.

SIQUEIRA, J. O. Fisiologia e bioquímica de micorrizas vesículo-arbusculares: alguns aspectos de relação fungo-planta e absorção de fósforo. *In: Reunião Brasileira sobre Micorrizas*, 4, Mendes, 1991. Programas e resumos. Mendes: EMBRAPA-CNPBS/UFRRJ, p.105-131, 1991.

SIQUEIRA, J.O.; MOREIRA, F.M.S. **Biologia e bioquímica do solo**. 1 ed. Lavras: UFLA/FAEPE, 2001.

SMITH, S.E.; READ, D.J. Mycorrhizal symbiosis. 2 ed., **Academic Press**, p.605, 1997.

SOLAIMAN, M.Z. et al. Polyphosphates in intraradical and extraradical hyphae of an arbuscular mycorrhizal fungus, *Gigaspora margarita*. **Applied Environmental Microbiology**, v.65, p.5604-5606, 1999.

SOUSA, J.S. et al. Avaliação da qualidade bromatológica de duas cultivares de sorgo (*Sorghum bicolor* L. Moench), submetidas à adubação fosfatada e fungos micorrizicos. **Revista Verde**, v.5, n.1, p.26-38, 2010.

SOUSA, A.E.C. et al. Crescimento e consumo hídrico de pinhão manso sob estresse salino e doses de fósforo. **Revista Ciencia Agronomica**, v.42, n.2, p.310-318, 2011.

SOUZA, P.V.D.; AUGUSTI, M. **Micorrizas vesículo-arbusculares em horticultura**. Caderno de horticultura do departamento de horticultura da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, v.4, n.6, 1996.

STÜRMER, S.L. et al. "Além das raízes": o papel dos fungos micorrízicos. **Boletim informativo da SBCS**, p.30-32, 2009.

SUBRAMANIAN, K.S. et al. Arbuscular mycorrhizas and water relations in maize under drought stress at tasselling. **New Phytologist**, v.129, p.643-650, 1995.

SYLVIA, D.M. et al. Evaluation of vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi in diverse plants and soils. **Journal of Biology and Biochemistry**, v.25, p.705-713, 1993.

TÓTOLA, M.R. **Cinética da fluorescência e atividade do sistema antioxidativo em plantas de eucalipto com micorrizas sob temperatura supra-ótima**. Viçosa-MG: UFV, 1999. 100f. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa-MG, 1999.