

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

INÁCIO PASCOAL DO MONTE JÚNIOR

**FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES (GLOMEROMYCOTA) E
ESPÉCIES DE MARACUJAZEIRO (*PASSIFLORAL.*): RELAÇÃO ENTRE
FILOGENIA DOS FUNGOS E COMPATIBILIDADE FUNCIONAL**

RECIFE

2017

INÁCIO PASCOAL DO MONTE JÚNIOR

**FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES (GLOMEROMYCOTA) E
ESPÉCIES DE MARACUJAZEIRO (*PASSIFLORA* L.): RELAÇÃO ENTRE
FILOGENIA DOS FUNGOS E COMPATIBILIDADE FUNCIONAL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração Biotecnologia, da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas.

Orientadora:

Leonor Costa Maia

Coorientadora:

Adriana Mayumi Yano-Melo

RECIFE

2017

Catálogo na fonte

Elaine Barroso
CRB 1728

Monte Júnior, Inácio Pascoal do

Fungos micorrízicos arbusculares (Glomeromycota) e espécies de maracujazeiro (Passifloral): relação entre filogenia dos fungos e compatibilidade funcional / Inácio Pascoal do Monte Júnior- 2017.

110 folhas: il., fig., tab.

Orientadora: Leonor Costa Maia

Coorientadora: Adriana Mayumi Yano-Melo

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Recife, 2017.

Inclui referências e apêndices

1. Micorriza vesículo-arbuscular 2. Passiflora 3. Filogenia I. Maia, Leonor Costa (orient.) II. Yano-Melo, Adriana Mayumi (coorient.) III. Título

579.5

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2018-038

INÁCIO PASCOAL DO MONTE JÚNIOR

**FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES (GLOMEROMYCOTA) E
ESPÉCIES DE MARACUJAZEIRO (*PASSIFLORAL.*): RELAÇÃO ENTRE
FILOGENIA DOS FUNGOS E COMPATIBILIDADE FUNCIONAL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração Biotecnologia, da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas.

Aprovado em: 16/02/2017

COMISSÃO EXAMINADORA

Dra. Leonor Costa Maia – (Orientador)
Universidade Federal de Pernambuco

Dr. Everardo Valadares de Sá Barretto Sampaio – Examinador Externo
Universidade Federal de Pernambuco - UFPE

Dr. Renata Gomes de Souza – Examinador Externo
ProRural /GEP

Dr. João Ricardo Gonçalves de Oliveira - Examinador Externo
Universidade Federal da Paraíba – UFPB

Dr. Gladstone Alves da Silva – Examinador Externo
Universidade Federal de Pernambuco – UFPE

Dedico aos meus pais, Inácio Monte e Elisabeth Monte, ao meu irmão, João Neto, e a minha namorada Anuska Almeida.

AGRADECIMENTO

A Deus, por ter dado condições para enfrentar os desafios encontrados.

Aos meus pais, Inácio e Elisabeth Monte, e ao meu irmão João Neto, pelo incentivo, dedicação e carinho em todos os momentos da minha vida.

À minha namorada, Anuska Cannuela, por tudo e por todos os momentos que compartilhamos.

À Dra. Leonor Maia, pela orientação e confiança.

À Dra. Adriana Yano-Melo, pela confiança, grande competência, discernimento e atenção dedicada a todos do laboratório de Microbiologia da UNIVASF.

Ao CNPq, pela concessão da bolsa de doutorado e à Pós-Graduação em Ciências Biológicas.

À Dra. Uided Maaze, pelos ensinamentos passados durante o início do meu doutoramento e pela confiança depositada.

Ao Dr. Nataniel Melo, pela disposição em ajudar, principalmente quando era necessário ir à Embrapa.

Ao Dr. Sidney Sturmer pelo envio de materiais importantes para o desenvolvimento da tese.

Ao Dr. Welson Simões, pelo apoio na execução do experimento de estresse hídrico.

À Danielle Karla e Indra Escobar, pela amizade, incentivos, conselhos, ajuda indispensável na realização deste trabalho e momentos de descontrações.

À Araeska Carena, pela ajuda, apoio e disponibilidade em ajudar, embora distante, me ajudou muito.

À Reginaldo Neto, pela amizade, companheirismo e por todos os momentos vividos em Petrolina.

Aos colegas, Alícia Melo, Aline Magalhães, Angélica Ricarte, Daniela Silva, Esther Novic, Karen Menezes, Khatianne Correia, Jorge Messias, Luiz Dantas, Matheus Alves, Poliana Martins, Tamires Dália, Valdirene Pedone, do laboratório de Microbiologia – UNIVASF – por serem tão prestativos, pelos momentos de descontrações e por tornarem este local um bom ambiente de trabalho.

À equipe do Laboratório de Micorrizas, Ângelo Santana, Araeska Ferreira, Catarina Mello, Camilla Maciel, Cláudia Lima, Daniele Assis, Frederico Marinho, Indra Escobar, Ingrid Lino, Iolanda Ramalho, Joana Suassuna, Juliana Pontes, Larissa Vieira, Natália Sousa, pelo companheirismo e bons momentos compartilhados.

À equipe do laboratório de solos da Embrapa Semiárido, Dr. Magnus Deon, Hélio, Viviane, Adalberto e Reinivaldo, pela realização das análises nutricionais.

Enfim, a todos que de alguma forma contribuíram para este trabalho.

RESUMO

Os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) desempenham papel de destaque nos ecossistemas terrestres, pela associação simbiótica formada com a maioria das espécies vegetais. Embora não seja relatada especificidade entre espécies de plantas e de FMA, existem preferências entre os simbiontes que podem interferir positiva ou negativamente no crescimento e em funções específicas do vegetal. O objetivo geral deste trabalho foi investigar a existência de compatibilidade funcional entre espécies de FMA e de *Passiflora*. Para isso foram realizados três experimentos, determinando-se: no primeiro experimento visou determinar se espécies de FMA filogeneticamente distintas afetam de modo diferenciado o crescimento e a absorção de nutrientes de mudas de *P. edulis* f. *flavicarpa*; no segundo, os efeitos da associação com FMA em inoculação simples ou mista sobre a nutrição e o crescimento de *P. foetida*; no terceiro, se a restrição de água no solo afeta a eficiência de espécies de FMA em incrementar a nutrição e o crescimento de *P. edulis*. Avaliaram-se em todos os experimentos foram avaliados altura, diâmetro do caule, número de folhas (NF), área foliar (AF), biomassa fresca e seca da parte aérea (BFPA, BSPA), radicular (BFR, BSR), número de glomerosporos e colonização micorrízica (CM), clorofila total (CT) e conteúdo nutricional. Das oito espécies, apenas *Archaeospora trappei*, não incrementou o crescimento das mudas. De modo geral, a inoculação com os FMA promoveu aumento no crescimento (AF, BFPA, BSPA, BFR e BSR), com destaque para o benefício da associação entre *P. edulis* e as espécies de FMA: *Gigaspora albida*, *Rhizophagus intraradices* e *Ambispora leptoticha*, indicando que a eficiência simbiótica pode estar relacionada à evolução taxonômica. Os FMA induziram incrementos diferenciados na altura, detectando-se espécies que promoveram resposta rápida (*G. albida*; 30 dias) e tardia (*P. occultum*; 75 dias). De modo geral, a inoculação com os FMA promoveu aumento no crescimento (AF, BFPA, BSPA, BFR e BSR), com destaque para os efeitos promovidos por: *Gigaspora albida*, *Rhizophagus intraradices* e *Ambispora leptoticha*. O crescimento de *P. foetida* foi incrementado pela micorrização, constatando-se efeito sinérgico positivo da inoculação mista (*G. albida* + *A. trappei*), sugerindo complementaridade nas funções de cada espécie de FMA. De modo geral, a simbiose micorrízica arbuscular mitigou os efeitos negativos da baixa disponibilidade hídrica em plantas de maracujazeiro, aumentando o conteúdo de nutrientes e o desenvolvimento das plantas. Contudo, cada espécie de FMA tem um potencial inerente distinto para melhorar o desempenho da planta em condições de seca,

independente da posição filogenética do FMA. A divergência evolutiva das espécies de FMA, por si só, não parece ser determinante do benefício proporcionado à planta.

Palavras-chave: *Passiflora edulis* f. *flavicarpa*, *Passiflora foetida*, estresse hídrico, espécies basais de FMA, maracujazeiro amarelo, micorrizas arbusculares

ABSTRACT

Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) play a prominent role in terrestrial ecosystems, due to the symbiotic association formed with most plant species. Although specificity is not reported between plant species and AMF, there are preferences among symbionts that may interfere positively or negatively without growth and in their plant specifications. The general objective of this work is to investigate an existence of functional compatibility between AMF and *Passiflora* species. For this, three experiments were carried out, determining: in the first experiment it was aimed to determine if phylogenetically distinct AMF species differentially affect the growth and nutrient uptake of *P. edulis* f. *flavicarpa*; in the second, the effects of the association with AMF on single or mixed inoculation on the nutrition and growth of *P. foetida*; in the third, if soil water restriction affects the efficiency of AMF species in increasing the nutrition and growth of *P. edulis*. All experiments were evaluated for height, stem diameter, number of leaves (NL), leaf area (LA), fresh and dry shoot biomass (FSB, DSB) and fresh and dry root biomass (FRB, DRB), number of glomerospores (NG), mycorrhizal colonization (MC), total chlorophyll (TC) and nutritional content of plants. Of the eight species, only *Archaeospora trappei*, did not increase the growth of the seedlings. In general, inoculation with AMF promoted increased growth (LA, FSB, DSB, FRB and DSR), with emphasis on the benefit of the association between *P. edulis* and AMF species: *Gigaspora albida*, *Rhizophagus intraradices* and *Ambispora leptoticha*, indicating that symbiotic efficiency may be related to taxonomic evolution. AMF induced differentiated increases in height, with species that promoted rapid response (*G. albida*, 30 days) and late (*P. occultum*, 75 days). The growth of *P. foetida* was increased by mycorrhization, showing a positive synergic effect of the mixed inoculation (*G. albida* + *A. trappei*), suggesting complementarity in the functions of each AMF species. In general, arbuscular mycorrhizal symbiosis mitigated the negative effects of low water availability on passion fruit plants, increasing nutrient content and plant development. However, each AMF species has a distinct inherent potential to improve plant performance under dry conditions, independent of the phylogenetic position of the AMF. The evolutionary divergence of AMF species alone does not appear to be a determinant of the benefit provided to the plant.

Key words: *Passiflora edulis* f. *flavicarpa*, *Passiflora foetida*, drought stress, basal species of AMF, yellow passion fruit, Glomeromycota

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1** - Estruturas de Fungos Micorrízicos Arbusculares: A – arbúsculo (a); B – células auxiliares; C – vesículas (v) e glomerosporos (g). 22
- Figura 2** - Árvore filogenética do filo Glomeromycota baseada em análises moleculares e morfológicas. 26
- Figura 3** - Provável relação entre principais números haploides conhecidos no subgênero *Passiflora* e outros gêneros de *Passifloraceae*. 36
- Figura 4** - (A) Incremento na altura de mudas de *Passiflora edulis* f. *flavicarpa* em relação ao controle não inoculado; (B) taxa de crescimento após a inoculação com oito isolados de FMA. 52
- Figura 5** - Dendrograma de funcionalidade de oito espécies de FMA agrupadas pelas variáveis de crescimento e de conteúdo de nutrientes (macro e micronutrientes) em *Passiflora edulis* f. *flavicarpa*. 57
- Figura 6** - (A) Incremento na altura de mudas de *Passiflora foetida* em relação ao controle não inoculado e (B) taxa de crescimento relativo aos 15, 30, 45, 60, 75 e 90 dias após a inoculação com *G. albida* (Ga), *A. trappei* (At) e mistura *G. albida* + *A. trappei* (Ga + At). 58
- Figura 7** - Biomassa seca da parte aérea (BSPA) e radicular (BSR) de *Passiflora foetida* após 90 dias após a inoculação com *Gigaspora albida* (Ga), *Archaeospora trappei* (At) e mistura *G. albida* + *A. trappei* (Ga + At). 60
- Figura 8** - Altura de *Passiflora edulis* f. *flavicarpa* inoculadas com cinco espécies de FMA: *Claroideoglossum etunicatum* (CE); *Acaulospora longula* (AL); *Gigaspora albida* (GA); *Archaeospora trappei* (AT) e *Paraglossum occultum* (PO); e dois controles sem FMA: sem (NI-SP) e com adição de P (NI-CP); em níveis crescentes de disponibilidade de água 25%, 50%, 75% e 100% no solo. 62
- Figura 9** - Diâmetro do caule de *Passiflora edulis* f. *flavicarpa* inoculadas com cinco espécies de FMA: *Claroideoglossum etunicatum* (CE); *Acaulospora longula* (AL); *Gigaspora albida* (GA); *Archaeospora trappei* (AT) e *Paraglossum occultum* (PO); e dois controles sem FMA: sem (NI-SP) e com adição de P (NI-CP); em níveis crescentes de disponibilidade de água 25%, 50%, 75% e 100% no solo. 63

- Figura 10** - A – Biomassa seca radicular e B - relação raiz:parte aérea (R/PA) de *Passiflora edulis* f. *flavicarpa* inoculadas com cinco espécies de FMA: *Claroideoglossum etunicatum* (CE); *Acaulospora longula* (AL); *Gigaspora albida* (GA); *Archaeospora trappei* (AT) e *Paraglossum occultum* (PO); e dois controles sem FMA: sem (NI-SP) e com adição de P (NI-CP); em níveis crescentes de disponibilidade de água 25%, 50%, 75% e 100% no solo. 64
- Figura 11** - A - Área foliar e B – teor de clorofila de *Passiflora edulis* f. *flavicarpa* inoculadas com cinco espécies de FMA: *Claroideoglossum etunicatum* (CE); *Acaulospora longula* (AL); *Gigaspora albida* (GA); *Archaeospora trappei* (AT) e *Paraglossum occultum* (PO); e dois controles sem FMA: sem (NI-SP) e com adição de P (NI-CP); em níveis crescentes de disponibilidade de água 25%, 50%, 75% e 100% no solo. 65
- Figura 12** - Número de glomerosporos de cinco espécies de FMA *Claroideoglossum etunicatum* (CE); *Acaulospora longula* (AL); *Gigaspora albida* (GA); *Archaeospora trappei* (AT) e *Paraglossum occultum* (PO) associadas a *Passiflora edulis* f. *flavicarpa* em níveis crescentes de disponibilidade de água 25%, 50%, 75% e 100% no solo. 67
- Figura 13** - A -Colonização total e B – vesicular de raízes de *Passiflora edulis* f. *flavicarpa* inoculadas com cinco espécies de FMA: *Claroideoglossum etunicatum* (CE); *Acaulospora longula* (AL); *Gigaspora albida* (GA); *Archaeospora trappei* (AT) e *Paraglossum occultum* (PO) em níveis crescentes de disponibilidade de água 25%, 50%, 75% e 100% no solo. 68
- Figura 14** - Conteúdo de macro (A- Fósforo; B – Nitrogênio; C – Potássio) e micronutrientes (D – Manganês; E – Ferro) da parte aérea de *Passiflora edulis* f. *flavicarpa* inoculadas com cinco espécies de FMA: *Claroideoglossum etunicatum* (CE); *Acaulospora longula* (AL); *Gigaspora albida* (GA); *Archaeospora trappei* (AT) e *Paraglossum occultum* (PO); e dois controles sem FMA: sem (NI-SP) e com adição de P (NI-CP); em níveis crescentes de disponibilidade de água 25%, 50%, 75% e 100% no solo. 70

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Algumas aplicações econômicas dos coprodutos de <i>Passiflora</i>	35
Tabela 2 - Levantamento de espécies de fungos micorrízicos arbusculares (FMA) utilizadas em experimentos com diferentes espécies de <i>Passiflora</i>	39
Tabela 3 - Impacto de estresses edáficos e climáticos nas etapas de desenvolvimento de FMA.	42
Tabela 4 - Isolados de FMA utilizados nos experimentos.	46
Tabela 5 - Altura, diâmetro do caule, número de folhas, área foliar e teor de clorofila total em mudas de <i>Passiflora edulis</i> f. <i>flavicarpa</i> inoculadas com oito isolados de FMA, 75 dias após a inoculação em casa de vegetação.	53
Tabela 6 - Biomassa fresca da parte aérea (BFPA), biomassa seca da parte aérea (BSPA), biomassa fresca radicular (BFR), biomassa seca radicular (BSR) e relação raiz e parte aérea (R:PA) de mudas de <i>Passiflora edulis</i> f. <i>flavicarpa</i> inoculadas com oito isolados de FMA, 75 dias após a inoculação.	54
Tabela 7 - Número de glomerosporos e colonização radicular de mudas <i>P. edulis</i> , inoculadas com oito espécies de FMA, 75 dias após a inoculação.	54
Tabela 8 - Conteúdo de macronutrientes de mudas de <i>Passiflora edulis</i> em resposta à micorrização com oito isolados de FMA, após 75 dias em casa de vegetação.	55
Tabela 9 - Conteúdo de micronutrientes de plantas de <i>Passiflora edulis</i> em resposta à micorrização com oito espécies de FMA, após 75 dias em casa de vegetação.	56
Tabela 10 - Altura, número de folhas, diâmetro do caule, área foliar e teor de clorofila total em mudas de <i>Passiflora foetida</i> inoculadas com <i>Gigaspora albida</i> (Ga), <i>Archaeospora trappei</i> (At) e mistura de Ga + At, 90 dias após a inoculação em casa de vegetação.	59
Tabela 11 - Biomassa fresca da parte aérea (BFPA), biomassa fresca radicular (BFR), relação raiz/parte aérea (R:PA), número de glomerosporos (NG) e colonização micorrízica (CM) de mudas de <i>P. foetida</i> inoculadas com <i>Gigaspora albida</i> (Ga), <i>Archaeospora trappei</i> (At) e mistura Ga + At, 90 dias após a inoculação.	59

Tabela 12 - Conteúdo de macronutrientes de plantas de *Passiflora foetida* em resposta à micorrização com *Gigaspora albida* (Ga), *Archaeospora trappei* (At) e mistura Ga + At, após 90 dias em casa de vegetação. 60

Tabela 13 - Conteúdo de micronutrientes de plantas de *Passiflora foetida* em resposta à micorrização com *Gigaspora albida* (Ga), *Archaeospora trappei* (At) e mistura Ga + At, após 90 dias em casa de vegetação. 61

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AF	- Área foliar
BFPA	- Biomassa fresca da parte aérea
BSPA	- Biomassa seca da parte aérea
CICG	- Cultura de Glomeromycota da Fundação Universidade Regional de Blumenau
CM	- Colonização micorrízica
CV	- Coeficiente de variação
EAA	- Espectrofotometria de absorção atômica
f.	- Forma
FMA	- Fungos micorrízicos arbusculares
ICF	- Índice clorofila Falker
INVAM	- International Culture Collection of (Vesicular) Arbuscular Mycorrhizal Fungi
MA	- Micorrizas arbusculares
NF	- Número de folhas
ns	- Não significativo
NG	- Número de glomerosporos
NMP	- Número mais provável
R/PA	- Relação raiz/parte aérea
rDNA	- Ácido desoxirribonucleico ribossomal
SSU	- Pequena subunidade dos ribossomos
TDR	- Time domain reflectometry
UFPE	- Universidade Federal de Pernambuco
UNIVASF	- Universidade Federal do Vale do São Francisco
var.	- Variedade

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	18
2 REVISÃO LITERÁRIA	20
2.1 ASSOCIAÇÕES MICORRÍZICAS	21
2.2. MICORRIZA ARBUSCULAR	22
2.3 FILOGENIA DOS FMA	24
2.4 EVOLUÇÃO DOS FMA	27
2.5 COEVOLUÇÃO DAS PLANTAS TERRESTRES E FMA	28
2.6 ESTRATÉGIAS DE COLONIZAÇÃO INTRA E EXTRARRADICULAR DOS FMA	30
2.7 O GÊNERO <i>PASSIFLORA</i> L.	33
2.8 CITOTAXONOMIA DO GÊNERO <i>PASSIFLORA</i>	35
2.9. ASSOCIAÇÃO ENTRE FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES E ESPÉCIES DE <i>PASSIFLORA</i>	37
2.10. ESTRESSE HÍDRICO E ASSOCIAÇÃO MICORRÍZICA ARBUSCULAR	41
3 PROCEDIMENTOS METODOLÓGICOS	45
3.1 OBTENÇÃO E MULTIPLICAÇÃO DOS ISOLADOS DE FMA	45
3.2 NÚMERO MAIS PROVÁVEL (NMP) DE PROPÁGULOS INFECTIVOS	46
3.3 COLETA DO SOLO E LOCAL DE EXECUÇÃO DOS EXPERIMENTOS	46
3.4 EXPERIMENTO 1: A COMPATIBILIDADE FUNCIONAL DE FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES (GLOMEROMYCOTA) EM MUDAS DE <i>PASSIFLORA EDULIS</i> F. <i>FLAVICARPA</i> ESTÁ RELACIONADA COM A POSIÇÃO FILOGENÉTICA DA ESPÉCIE?	47
3.4.1 Obtenção das mudas e montagem do experimento	47
3.4.2 Delineamento experimental	47
3.5 EXPERIMENTO 2: A APLICAÇÃO DE INÓCULO MICORRÍZICO MISTO TEM EFEITO SINÉRGICO SOBRE O DESENVOLVIMENTO DE <i>PASSIFLORA FOETIDA</i> ?	48
3.5.1 Obtenção das mudas e montagem do experimento	48
3.5.2 Delineamento experimental	48
3.6 EXPERIMENTO 3: A POSIÇÃO FILOGENÉTICA DOS FMA (GLOMEROMYCOTA) INFLUENCIA A RESPOSTA DE CRESCIMENTO DE MUDAS DE <i>PASSIFLORA EDULIS</i> F. <i>FLAVICARPA</i> , SOB BAIXA DISPONIBILIDADE DE ÁGUA?	48
3.6.1 Obtenção das mudas e montagem do experimento	49

3.6.2 Determinação dos níveis de disponibilidade de água.....	49
3.6.3 Delineamento experimental	49
3.7 AVALIAÇÕES	50
3.8 ANÁLISE ESTATÍSTICA.....	51
3 ANÁLISE DOS RESULTADOS	51
Experimento 1. A compatibilidade funcional de fungos micorrízicos arbusculares (Glomeromycota) em mudas de <i>Passiflora edulis</i> f. <i>flavicarpa</i> está relacionada com a posição filogenética da espécie?	51
Experimento 2: A aplicação de inóculo micorrízico misto tem efeito sinérgico sobre o desenvolvimento de <i>Passiflora foetida</i> ?	57
Experimento 3:A posição filogenética dos FMA (Glomeromycota) influencia a resposta de crescimento de mudas de <i>Passiflora edulis</i> f. <i>flavicarpa</i> , sob baixa disponibilidade de água?	61
4 DISCUSSÃO	72
Experimento 1. A compatibilidade funcional de fungos micorrízicos arbusculares (Glomeromycota) em mudas de <i>Passiflora edulis</i> está relacionada com a posição filogenética da espécie?.....	72
Experimento 2: A aplicação de inóculo micorrízico misto tem efeito sinérgico sobre o desenvolvimento de <i>Passiflora foetida</i> ?	76
Experimento 3: A posição filogenética dos FMA (Glomeromycota) influencia a resposta de crescimento de mudas de <i>Passiflora edulis</i> f. <i>flavicarpa</i> , sob baixa disponibilidade de água?	80
5 CONSIDERAÇÕES GERAIS	88
REFERÊNCIAS.....	89
APÊNDICE A -Número de folhas (NF), biomassa fresca da parte aérea (BFPA), biomassa seca da parte aérea (BSPA), biomassa fresca radicular (BFR), colonização por arbúsculos (CA) e por hifas (CH) em mudas de <i>Passiflora edulis</i> f. <i>flavicarpa</i> sob diferentes níveis de disponibilidade de água 25%, 50%, 75% e 100% no solo.	109
APÊNDICE B. Conteúdo de cálcio (Ca),magnésio (Mg), enxofre (S), cobre (Cu), zinco (Zn) e boro (B) em mudas de <i>Passiflora edulis</i> f. <i>flavicarpa</i> sob diferentes níveis de disponibilidade de água 25%, 50%, 75% e 100% no solo.	110

1 INTRODUÇÃO

Os fungos micorrízicos arbusculares (FMA), pertencentes ao filo Glomeromycota (SCHÜBLER et al., 2001), são micro-organismos do solo que formam a simbiose mais comum entre fungos e plantas na natureza (SMITH; READ, 2008). Essa simbiose com plantas está registrada em fósseis de mais de 450 milhões de anos (REDECKER; MORTON; BRUNS, 2000). Especula-se que devido ao seu papel na absorção de nutrientes, esses fungos tenham sido fundamentais para a conquista do ambiente terrestre pelas plantas (SMITH; READ, 2008). É possível que o surgimento dessa relação tenha sido uma estratégia crucial à sobrevivência, desenvolvida pelas plantas para enfrentar estresses bióticos e abióticos (GIANINAZZI-PEARSON, 1996). Atualmente, esses micro-organismos são encontrados nos mais diversificados ambientes terrestres, colonizando cerca de 80% das espécies vegetais da maioria das famílias de plantas (SMITH; READ, 2008).

Os FMA são caracterizados pela formação de arbúsculos no córtex radicular da planta simbiote, podendo ainda formar estruturas denominadas vesículas, na raiz, ou células auxiliares, no solo, além de produzirem esporos, denominados glomerosporos (GOTO; MAIA, 2006). As diferenças na morfologia e traços de desenvolvimento dos FMA têm sido usadas para classificá-los em três classes (Archaeosporomycetes, Glomeromycetes e Paraglomeromycetes), cinco ordens (Archaeosporales, Diversisporales, Gigasporales, Glomerales e Paraglomerales), 16 famílias, 40 gêneros e cerca de 297 espécies (GOTO; JOBIM, 2016; BLASZKOWSKI et al., 2017; PONTES et al., 2017).

A associação micorrízica arbuscular é caracterizada pela penetração da hifa do fungo inter e intracelularmente na região do córtex radicular, sem causar alteração morfológica visível a olho nu, mas que modifica a fisiologia da planta, aumentando sua capacidade de absorver nutrientes do solo, especialmente aqueles com baixa mobilidade, como o fósforo. Ao mesmo tempo em que ocorre a colonização intrarradicular, o micélio extrarradicular desenvolve-se e dele se originam glomerosporos (BAGO, 2000), que em algumas espécies, como *Rhizoglossus intraradices* (N.C. Schenck; G.S. Sm.) Sieverd., G.A. Silva e Oehle *Rhizoglossus clarum* (T.H. Nicolson; N.C. Schenck) Sieverd., G.A. Silva e Oehl, formam-se dentro da raiz (DODD et al., 2000). A capacidade do micélio externo em atuar como uma ponte entre raízes e microambientes do solo circundante gera vários benefícios às plantas, melhorando principalmente o fornecimento de nutrientes (BAREA et al., 2005).

Embora tipicamente o resultado da associação micorrízica arbuscular seja benéfica para ambos os simbios, a eficácia varia em combinações de fungo-planta, o que indica que os FMA apresentam preferência por hospedeiros (BEVER et al., 1996; DODD et al., 2000; COSTA et al., 2001; SMITH et al., 2003; KOCH et al., 2012; TORRECILLAS et al., 2012), refletida em diferenças na eficiência simbiótica do fungo (HART; READER, 2002; ANTUNES et al., 2011; THONAR et al., 2011; NOVAIS et al., 2014). Essa variação é bem documentada, mas os mecanismos que regulam tais interações e efeitos são pouco compreendidos.

Um desses mecanismos é a estratégia de vida do FMA, que varia entre os *taxa*, podendo resultar em diferenças na absorção de nutrientes. Glomeraceae e Acaulosporaceae são altamente infectivos, provavelmente devido ao fato de suas hifas, delicadas e com crescimento ordenado, possuem habilidade em colonizar as raízes rapidamente, embora apresentem baixa capacidade de explorar o solo. Por outro lado, os representantes de Gigasporaceae tendem a ter hifas robustas, densamente agregadas, colonizando as plantas lentamente, mas com maior capacidade de explorar o solo, formando assim uma rede mais extensa de micélio (KOIDE, 2000; HART et al., 2001, HART; READER, 2002, MAHERALI; KLIRONOMOS, 2007; THONAR et al., 2011). Porém, os estudos não abordam se esses atributos funcionais dos fungos podem estar relacionados à filogenia de espécies de plantas, ou seja, se espécies de FMA de grupos mais basais teriam mais compatibilidade com espécies mais basais de determinado grupo de planta e trazer mais benefícios para as mesmas.

Diversas espécies de *Passiflora* L. são responsivas à micorrização e podem ajudar a esclarecer essa questão, considerando que os benefícios advindos da simbiose podem variar em função das combinações entre isolados de FMA e espécies de *Passiflora*.

A cultura do maracujazeiro é originária da América do Sul e o gênero *Passiflora* é o mais representativo da família Passifloraceae, compreendendo aproximadamente 465 espécies, das quais mais de 200 são originárias do Brasil (FERREIRA, 1994; VANDERPLANK, 2000). Há grande variabilidade genética entre espécies do gênero *Passiflora*, e análises citogenéticas dessas espécies contribuíram para estudos evolutivos (SOUZA et al., 2008). Com base nessas análises, o gênero *Passiflora* pode ser dividido em três principais grupos cariológicos, representados por $x = 6$, $x = 9$ e $x = 10$ (MELO; GUERRA, 2003). Essa diversificação no tamanho do genoma é importante porque representa um processo significativo durante a especiação da planta (GREILHUBER, 1998).

Algumas espécies desse gênero foram consideradas micotróficas facultativas, sendo altamente responsivas aos FMA quando cultivadas em solos com baixos teores de P (4 mg P dm⁻³ de solo) (RODRÍGUEZ et al., 1995; SOARES; MARTINS, 2000; CAVALCANTE et al., 2001a, ANJOS et al., 2005, VITORAZI FILHO et al., 2012).

O aumento da biomassa da planta, mediada pelo FMA, é frequentemente expresso como resposta à micorrização. Neste caso, essa resposta é obtida a partir da comparação do crescimento alcançado por plantas micorrizadas ou não micorrizadas, em determinada concentração de P no solo, podendo ser positiva, neutra ou negativa (JANOS, 2007). A extensão da capacidade de resposta à micorrização varia muito entre espécies de plantas e até genótipos de uma mesma espécie vegetal (COSTA et al., 2001; CAMPOS et al., 2010).

Fatores externos, como os abióticos, podem influenciar a interação planta-FMA, diferindo em sua intensidade à medida que regulam a resposta de crescimento das plantas, refletindo no crescimento e no desenvolvimento de diversas espécies de interesse econômico como *Passiflora* (CAVALCANTE et al., 2001b). Os principais mecanismos pelos quais os FMA influenciam as relações planta-água e a tolerância ao estresse hídrico são: aumento da absorção de P a partir de solo seco e efeitos diretos no aumento da absorção de água para a planta (AUGÉ, 2001). Entretanto, não está claro o papel funcional de diferentes ordens de FMA associadas a uma mesma espécie vegetal sob diferentes disponibilidades de água, pois a maioria das pesquisas está concentrada apenas na ordem Glomerales (AUGÉ, 2001).

O presente estudo avaliou isolados de gêneros distintos de FMA associados a espécies de *Passiflora* com o objetivo de determinar a diversidade funcional e verificar a relação entre a posição taxonômica dos grupos e sua influência na responsividade da planta e na habilidade de colonização dos FMA em espécies de *Passiflora*, assim como avaliar se a condição de estresse hídrico pode modificar a relação de compatibilidade. Testou-se as seguintes hipóteses: 1) a posição filogenética do FMA pode influenciar a responsividade de *P. edulis* f. *flavicarpa* à micorrização; 2) melhoria na promoção do crescimento e aporte nutricional de *P. foetida* - grupo derivado - é obtida com o uso de inóculo misto de espécies de FMA, mesmo que sejam filogeneticamente distintas; 3) a condição de estresse, e.g. hídrico, pode modificar a relação de compatibilidade entre os simbiontes, possibilitando que grupos basais sejam tão eficientes quanto os derivados na promoção do crescimento.

2 REVISÃO LITERÁRIA

2.1 ASSOCIAÇÕES MICORRÍZICAS

O solo é o suporte responsável pela vida dos ecossistemas terrestres, constituindo um sistema vivo, dinâmico e complexo, onde interagem continuamente os processos físicos, químicos e biológicos, modulados, por sua vez, pela condição ambiental prevalecente (BUSCOT; VARMA, 2005). A rizosfera, região do solo adjacente e influenciada pelas raízes, é uma zona muito importante, na qual ocorrem as mudanças mais ativas na comunidade microbiana (CARDON; WHITBECK, 2007). Dentre as numerosas inter-relações biológicas estabelecidas nessa região do solo, as simbioses, como as micorrizas, destacam-se pelos efeitos benéficos proporcionados no crescimento da maioria dos vegetais.

O termo micorriza (do Grego *mykes*- fungo; e do Latim *rhiza*- raízes) foi primeiro proposto pelo alemão Albert Frank, em 1885, para denominar as associações mutualistas entre determinados fungos do solo e raízes de plantas. Atribui-se a essa interação simbiótica a possibilidade de passagem das plantas do ambiente aquático para o terrestre. Estudos em raízes fossilizadas evidenciam que essa interação coevoluiu durante o período Ordoviciano, há mais de 430 milhões de anos, que coincidiu com o aparecimento das plantas terrestres (SIMON et al., 1993; CAIRNEY, 2000; REDECKER; KODNER; GRAHAM, 2000), e possivelmente foi determinante no processo de colonização das plantas no ambiente terrestre. Essa simbiose mutualista arbuscular é considerada a mais difundida com plantas (SIMON et al., 1993; REDECKER; MORTON; BRUNS, 2000). É possível que o surgimento dessa relação tenha sido uma estratégia crucial de sobrevivência desenvolvida pelas plantas para enfrentar estresses bióticos e abióticos (GIANINAZZI-PEARSON, 1996). As micorrizas são ecologicamente importantes para a maioria das plantas vasculares, com o fotobionte favorecido pelo aumento na absorção de água e nutrientes do solo, principalmente o fósforo que se movimenta por difusão na solução do solo, enquanto o micobionte recebe fotossintatos produzidos pelo vegetal.

Atualmente, são reconhecidos sete tipos de associações micorrízicas: arbuscular, ectomicorriza, ectendomicorriza, arbutóide, monotrópide, ericóide e orquidóide (SMITH; READ, 2008). No entanto, a maioria dos estudos concentra-se em dois grupos: o das ectomicorrizas e o das endomicorrizas arbusculares. Este último grupo, o mais ancestral entre todos, destaca-se por constituir a simbiose predominante nos trópicos, ocorrendo na maioria dos representantes das plantas vasculares e/ou de maior interesse econômico. Os demais tipos de micorrizas, em geral, são restritos a famílias específicas de plantas (BRUNDRETT, 2002).

2.2. MICORRIZA ARBUSCULAR

Os fungos micorrízicos arbusculares (FMA), pertencentes ao filo Glomeromycota (SCHÜBLER et al., 2001), se associam com plantas vasculares terrestres, epífitas, rizoides, pteridófitas e talos de briófitas, formando relação simbiótica mutualista (SMITH; READ, 2008). Esses fungos, biotróficos obrigatórios, são caracterizados por formar arbúsculos no córtex radicular do hospedeiro (Figura 1A). Além disso, podem formar estruturas denominadas células auxiliares (Figura 1B), no solo, ou vesículas (Figura 1C), na raiz, com função de armazenamento de lipídios. A reprodução é basicamente pela formação de esporos assexuados, denominados glomerosporos (GOTO; MAIA, 2006), os quais são distintos dos demais esporos formados pelos fungos e constituem a base para a identificação das espécies do grupo (OEHL; SOUZA; SIEVERDING, 2008).

Figura 1. Estruturas de Fungos Micorrízicos Arbusculares: A – arbúsculo (a); B – células auxiliares; C – vesículas (v) e glomerosporos (g).



Fonte: O autor (A e C), Peterson (B).

A classificação dos FMA é baseada na análise de caracteres fenotípicos (morfologia dos glomerosporos) e caracteres moleculares (análises filogenéticas de sequências de DNA). Quando essas duas análises são congruentes a análise torna-se mais robusta, resultando em uma verdadeira filogenia. O filo Glomeromycota possui três classes, cinco ordens, 15 famílias, e 38 gêneros (Figura 2), que congregam aproximadamente 289 espécies, com base em análises moleculares e morfológicas (GOTO; JOBIM, 2016).

A associação do tipo micorriza arbuscular é uma forma generalizada e evolutivamente antiga de simbiose, sendo a mais ancestral dentre todos os tipos de micorrizas (REDECKER; MORTON; BRUNS, 2000). Considerando a longa história evolutiva dos FMA e sua aparente falta de especificidade ao hospedeiro (HELGASON et al., 2007), não é de estranhar que essa associação seja encontrada em 80% de todas as famílias de plantas vasculares (SCHÜBLER

et al., 2001; WANG et al., 2008) e praticamente em todos os ecossistemas terrestres, incluindo florestas tropicais e temperadas (HUSBAND et al., 2002; POUYU-ROJAS et al., 2006), dunas de areia (RAMOS-ZAPATA et al., 2011; SILVA et al., 2012), desertos (ZHANG et al., 2012), pastagens e agroecossistemas (BRUNDRETT, 1991; CORRÊA et al., 2010), constituindo a mais ampla simbiose entre fungos e plantas na natureza (SMITH; READ, 2008). No entanto, os FMA não estabelecem relações simbióticas com alguns membros de algumas famílias de plantas tais como: Brassicaceae, Caryophyllaceae, Chenopodiaceae, Cyclanthaceae, Hydrocharitaceae, Limnocharitaceae, Lismataceae, Polygonaceae e Proteaceae (TESTER; SMITH, 1987; SANTOS et al., 2000; SMITH; READ, 2008); fato associado possivelmente à produção de compostos fungistáticos que inibem a germinação dos glomerosporos, o crescimento das hifas e a formação de apressórios (BRUNDRETT, 1991, FONTELA et al., 1999).

Nessa associação, a planta fornece fotoassimilados ao fungo, e este, através da rede de hifas externas, capta nutrientes e água do solo, transferindo-os à planta hospedeira por meio dos arbúsculos (SILVEIRA, 1992). Os FMA são incapazes de crescer e completar o ciclo de vida na ausência de associação com uma raiz viva (SMITH; READ, 2008). Vários estágios estão envolvidos no processo de formação da simbiose micorrízica. O passo inicial, fase pré-simbiótica, é o crescimento da hifa em direção à raiz. Após a ramificação da hifa próxima à raiz, há o contato com a epiderme, a formação de apressório e a penetração do fungo no tecido radicular. Esse passo inicial na colonização das raízes é então seguido pela ramificação das hifas no córtex, com a formação de estruturas inter e intracelulares (GIOVANNETTI et al., 1994; GENRE et al., 2005). Ao contrário dos patógenos de raízes, que comumente colonizam o sistema vascular das plantas interferindo negativamente na sua fisiologia, os FMA não penetram no cilindro central, limitando-se ao córtex da raiz. Após intensa dicotomização, as hifas originam arbúsculos, os principais sítios de troca metabólica entre os dois organismos (AZCÓN-AGUILAR; BAREA, 1997). Com isso fica estabelecido um sítio de troca bidirecional de nutrientes entre fungo e planta (PASZKOWSKI, 2006). Ao mesmo tempo em que ocorre a colonização intrarradicular, o micélio extrarradicular se desenvolve e dele se originam glomerosporos (BAGO, 2000), que também podem ser formados dentro da raiz.

A capacidade do micélio externo dos FMA em atuar como uma ponte entre raízes e microambientes do solo circundante, gera vários benefícios às plantas, principalmente com melhoria no fornecimento de fósforo (BAREA et al., 2005). Além dos efeitos nutricionais, a associação confere tolerância às plantas contra estresses bióticos e abióticos, como patógenos do solo (MAIA et al., 2006) déficit hídrico (AUGÉ, 2001) e salinidade (MAIA; YANO-

MELO, 2005). Os efeitos nutricionais são os principais e os não-nutricionais são secundários, decorrentes de melhor nutrição das plantas micorrizadas, colonização micorrízica e maior aporte de água (SIQUEIRA; KLAUBER-FILHO, 2000).

Os FMA contribuem também para a estabilidade de agregados, aumento da aeração do solo e subsequente disponibilidade de água (WRIGHT; UPADHYAYA, 1998; RILLIG, 2004; BORIE et al., 2008), resultando em benefícios para o hospedeiro (PIOTROWSKI et al., 2004). Esses fungos produzem no micélio externo uma glicoproteína específica que é acumulada no solo, a glomalina (RILLIG et al., 2003). Sua produção pode ser regulada por alguns fatores do solo que afetam a simbiose micorrízica arbuscular (RILLIG; MUMMEY, 2006), o tipo vegetal e a espécie de FMA (WRIGHT et al., 1996; RILLIG; MUMMEY, 2006).

2.3 FILOGENIA DOS FMA

A classificação de um grupo de organismos deve expressar a evolução das espécies de forma não só a revelar suas relações filogenéticas, mas também predizer, através da classificação, características morfológicas, fisiológicas e ecológicas (SOUZA; SILVA; BERBARA, 2008). No caso dos glomeromicetos, a classificação tem sido baseada principalmente em características morfológicas, ontogenéticas e na sistemática molecular (OEHL et al., 2011). Inferências moleculares demonstram que os glomeromicetos formam um grupo monofilético de fungos (SCHÜßLER et al., 2001). No entanto, a relação filogenética com os outros grupos de fungos ainda não foi esclarecida com precisão. Alguns estudos apontam que esses fungos evoluíram a partir de um ancestral comum ao de Ascomycota e Basidiomycota (SCHÜßLER et al., 2001; JAMES et al., 2006). Porém, recentemente, a proposição filogenética é de que o filo Glomeromycota seja agrupado no filo Mucoromycota, na condição de subfilo Glomeromycotina, sendo um grupo irmão de Mortierellomycotina e Mucoromycotina (SPATAFORA et al., 2016). Salienta-se que para esta proposição os autores estudaram especificamente o genoma da espécie *Rhizoglyphus irregularis* (DAOM 181602) e para esta revisão será adotada a classificação proposta por OEHL et al. (2011).

Atualmente, o filo Glomeromycota divide-se em cinco principais clados, onde estão agrupadas as ordens dos FMA (Figura 2). Destas, três são consideradas mais derivadas, Glomerales, Gigasporales e Diversisporales, aparentemente originadas a partir do mesmo ancestral (OEHL et al., 2011). Essas ordens formam a classe Glomeromycetes que possuem estruturas de reserva, exceto em espécies de Gigasporales que depositam esta reserva em células auxiliares nos solos, as demais espécies das ordens Glomerales e Diversisporales formam vesículas intrarradiculares para armazenamento. Archaeosporales e Paraglomerales,

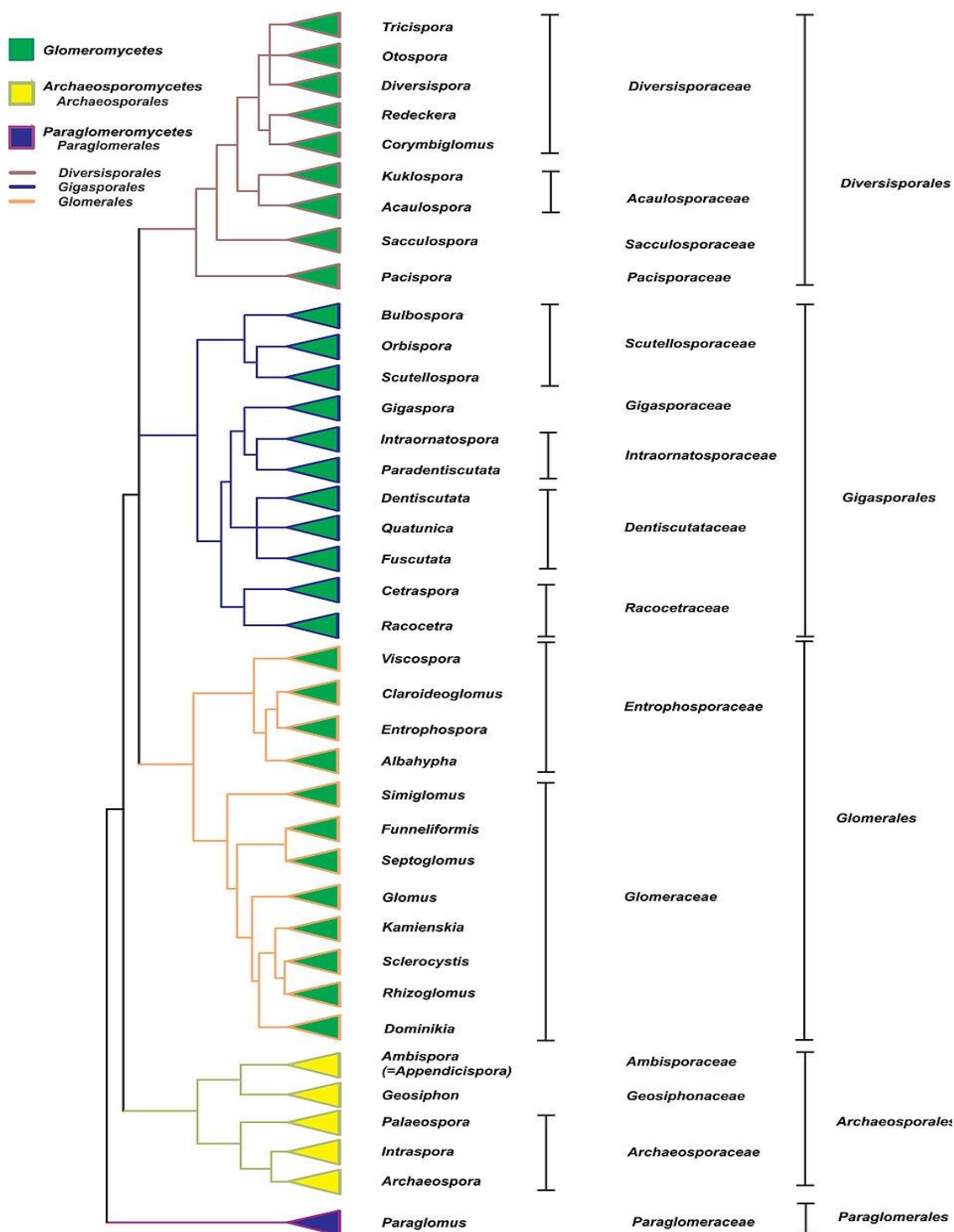
formam linhagens mais basais, inseridas nas classes Archaeosporomycetes e Paraglomeromycetes, respectivamente (OEHL et al., 2011).

O modo de germinação parece ser o caráter primitivo que une todas as famílias da ordem Diversisporales, enquanto a formação de vesículas pode ser um caráter primitivo ou derivado; ou ainda pode ter surgido independentemente por convergência ou evolução paralela, uma vez que elas são ausentes ou raras em algumas linhagens basais (SOUZA; SILVA; BERBARA, 2008).

Gigasporales possui cinco famílias, as quais foram agrupadas de acordo com análises filogenéticas dos genes rDNA e β -tubulina e o modo de formação dos glomerosporos. Nessa ordem os esporos são formados em células esporogênicas exibindo o padrão exibindo esporos gigasporóide ou scutelosporóide. Por meio de análises moleculares e morfológicas foi possível também determinar que *Gigaspora* derivou de *Scutellospora* e não o oposto (OEHL; SOUZA; SIEVERDING, 2008), isso explicaria a razão de haver poucas espécies gigasporóides, tendo em vista que essa divergência foi recente (SILVA; MAIA; OEHL, 2012).

Glomerales produz esporos terminais ou intercalares em hifas (= glomóide) ou a partir do sáculo esporífero (= entrofosporóide), e às vezes os glomerosporos são formados dentro das raízes. Esse grupo possui representantes que formam aglomerados de esporos ou esporocarpos compactos (com ou sem perídio), esporos distribuídos aleatoriamente ou organizados em torno de um plexo central de hifas (SCHÜßLER et al., 2001). Esta ordem têm o maior número de espécies, contribuindo com mais de 50% da diversidade conhecida (GOTO; JOBIM, 2016). A forma glomóide dos glomerosporos, que até então era considerada uma característica típica de espécies do gênero *Glomus*, é compartilhada por famílias e gêneros que apresentam grande distância evolutiva. Devido a isso, várias espécies pertencentes a esse gênero foram reclassificadas e segregadas em outras ordens, famílias ou gêneros, com base em análises mais detalhadas da morfologia dos esporos e, principalmente, por evidências obtidas da filogenia molecular (OEHL; SOUZA; SIEVERDING, 2008).

Figura 2. Árvore filogenética do filo Glomeromycota baseada em análises moleculares e morfológicas.



Fonte: <http://glomeromycota.wixsite.com/lbmicorrizas/sistema-de-classificao>.

Archaeosporales, pertencente à Archaeosporomycetes, só foi separada de outros grupos quando evidências moleculares se tornaram disponíveis, pois os representantes desse

grupo produzem glomerosporos glomóides, acaulosporóides ou entrofosporóides; ou estão associados a cianobactérias (OEHL et al., 2011). Neste grupo inclui-se a única espécie conhecida (*Geosiphon pyriformis* Kütz.), até o momento, por formar simbiose com cianobactérias do gênero *Nostoc* (SCHÜBLER, 2002).

Paraglomeromycetes possui apenas um gênero (Figura 2) e oito espécies. Táxons de *Paraglomus* produzem glomerosporos glomóides sem pigmentação, sendo muito semelhantes aos de algumas espécies da ordem Glomerales. Por isso foram previamente reconhecidas como um grupo separado até que as técnicas filogenéticas baseadas em análises moleculares se tornassem disponíveis. Atualmente, os membros de Paraglomeromycetes são reconhecidos como filogeneticamente distantes de Glomerales (SCHÜBLER; SCHWARZOTT; WALKER, 2001).

A classificação atual do filo Glomeromycota aponta para um grupo diverso, com grande distância evolutiva entre as ordens e as famílias. Essa evidência parece estar de acordo com a longa trajetória evolutiva dos FMA e sua diversificação. Assim, quanto mais precisa a identificação das espécies e a filogenia do grupo, maiores serão as chances de se compreender a ecologia desses organismos e o efeito de fatores bióticos e abióticos sobre eles (SOUZA; SILVA; BERBARA, 2008).

2.4 EVOLUÇÃO DOS FMA

Embora fósseis tenham sido bem estudados, a origem evolutiva dos FMA e da simbiose micorrízica ainda não foi totalmente elucidada (SOUZA; SILVA; BERBARA, 2008). Evidências indicam que o ancestral que deu origem aos FMA surgiu antes das primeiras plantas terrestres, possivelmente, ao redor de 1,4 a 1,2 milhão de anos atrás (HECKMAN et al., 2001). Morton (1990) propôs que a maior parte dos eventos de derivação das espécies de Glomeromycota ocorreu no início de sua história evolutiva e que elas tenham sofrido poucas mudanças desde então.

O registro fóssil mais antigo de esporos, semelhantes a glomerosporos, indica que a forma glomóide seja a ancestral, pois é a formação mais comum em várias linhagens basais e derivadas de glomeromicetos: *Ambispora*, *Archaeospora*, *Diversispora*, *Geosiphon*, *Glomus*, *Pacispora* e *Paraglomus* (REDECKER; KODNER; GRAHAM, 2000). Análises filogenéticas utilizando sequências de ácidos nucleicos da subunidade menor do gene ribossomal (18S rRNA) sugerem que espécies incluídas em *Paraglomus*, *Ambispora* e *Archaeospora* representem linhagens basais dentro dos glomeromicetos existentes (REDECKER; MORTON; BRUNS, 2000; SCHÜBLER et al., 2001). Esses gêneros agrupam espécies caracterizadas pela

formação de esporos hialinos glomoides (destaque para *Archaeospora* - esporo dimórfico do tipo glomóide-acaulosporóide), com tamanho variando entre 50 e 140 µm de diâmetro. O micélio intrarradicular quando tratado com azul de Trypan adquire coloração tênue em relação às espécies mais derivadas. *Ambispora* também agrupa linhagens basais dos glomeromicetos. Estes formam glomerosporos exclusivamente do tipo acaulosporóide ou glomóide ou ambos (dimorfismo) (WALKER et al., 2007). Linhagens mais recentes são agrupadas taxonomicamente em Diversiporales, Gigasporales e Glomerales, ordens, aparentemente, originadas a partir de um ancestral comum (SCHUßLER et al., 2001; OEHL et al., 2011).

Ausência de pigmentação nos esporos e a não formação de vesículas intrarradiculares podem indicar que essas características surgiram mais tarde, durante o desenvolvimento dos FMA (REDECKER; MORTON; BRUNS, 2000). A espécie *Geosiphon pyriformis*(Kütz.) F. Wettst., pertencente ao mesmo filo dos FMA, é um fungo endossimbionte com cianobactérias, e faz parte também de uma linhagem basal, comprovado pelas sequências de SSU (*small subunit*) (GEHRIG et al., 1996) e pela semelhança dos seus esporos com os de alguns FMA. Nesta endossimbiose, *G. pyriformis* vive em conjunto com a cianobactéria *Nostoc punctiforme*, sendo que nessa relação o fungo é o macrossimbionte.

Gigasporaceae é uma das linhagens mais recentes de FMA. Os registros fósseis de esporos semelhantes a Gigasporaceae são de aproximadamente 240 milhões de anos atrás (PHIPPS; TAYLOR, 1996) e estimativa baseada no relógio molecular coloca a divergência de Gigasporaceae e Acaulosporaceae aproximadamente no mesmo período - 243 - 252 milhões de anos atrás (SIMON et al., 1993). Por outro lado, linhagens fúngicas, presentes na Rhynie Chert, também continham esporos bem conservados de *Scutellosporóides* e *Acaulosporóides*, com morfologia e estruturas muito parecidas a espécies atuais e apresentando escudos de germinação (DOTZLER et al., 2006, 2009).

Os registros fósseis indicam que o modo de formação glomóide, acaulosporóide e gigasporóide, além da presença de placas de germinação, são características que surgiram há mais de 400 milhões de anos, sugerindo que a maior parte das características apresentadas pelos atuais FMA surgiu antes do surgimento das plantas vasculares (SCHUßLER; WALKER, 2011).

2.5 COEVOLUÇÃO DAS PLANTAS TERRESTRES E FMA

Comumente descritas como resultantes da coevolução entre fungos e plantas que se beneficiam mutuamente em termos nutricionais, as micorrizas arbusculares (MA) são associações simbióticas de ocorrência generalizada (BONFANTE; GENRE, 2008), cuja

origem ainda não é totalmente conhecida. A complexidade genético-funcional necessária para a formação das MA é alta e os mecanismos envolvidos para a efetivação da simbiose exigem uma intrincada interação entre o hospedeiro vegetal e o micobionte (SOUZA et al., 2010). Essa relação única entre os dois simbioses explica-se pela idade ancestral e longo período de coevolução da simbiose (SMITH; READ, 2008).

Registros fósseis e dados de análises filogenéticas sugerem que os FMA formam a mais antiga simbiose com plantas (REDECKER; MORTON; BRUNS, 2000) e foram fundamentais para a colonização do ambiente terrestre pela flora primordial (SIMON et al., 1993; REDECKER; MORTON; BRUNS, 2000). As primeiras plantas colonizaram o ambiente terrestre há cerca de 480 milhões de anos (KENRICK; CRANE, 1997), e há relatos de arbúsculos em fósseis de raízes primitivas de *Aglaophyton major* (Kidston elang) D. S. Edwards datando de 410 - 360 milhões de anos (REMY et al., 1994; TAYLOR et al., 1995), o que indica a presença da simbiose micorrízica nas primeiras plantas vasculares (REDECKER; MORTON; BRUNS, 2000). A ocorrência da simbiose MA na maioria das famílias de plantas terrestres e nas hepáticas primordiais também corrobora à hipótese de que os FMA foram essenciais para a colonização inicial do ambiente terrestre pelas plantas (BONFANTE;GENRE, 2008). Evidência de fóssil mais antigo de micorrizas está nos rizomas das primeiras plantas vasculares, mas é muito provável que essa associação tenha começado no talo de precursores das briófitas (BRUNDRETT, 2002).

O histórico coevolutivo extremamente longo levou vários pesquisadores a sugerirem que a MA poderia ter grande significância funcional, devido às características do ambiente no qual a flora terrestre primitiva vivia, com atmosfera rica em oxigênio e o ambiente terrestre pobre em fósforo, elemento essencial para a sobrevivência da paleoflora (GRYNDLER, 1992). Além dessas condições, os órgãos absorventes das plantas primitivas, muito limitados, indicam que a associação MA poderia ser uma forma de captação de água e nutrientes (SMITH; READ, 2008). Diante da eficácia dessa associação com as plantas, em períodos remotos, especula-se que a simbiose MA evoluiu de ambientes úmidos a partir da relação entre fungos - cianobactérias (simbiose *Geosiphon - Nostoc*) (BRUNDRETT, 2002).

A simbiose MA conseguiu persistir durante mudanças importantes que ocorreram nos primeiros 100 milhões de anos após a colonização da terra pelas plantas, incluindo a grande metamorfose do desenvolvimento das plantas, que passaram a ter predomínio da fase diploide no ciclo de vida (BONFANTE;GENRE, 2008). Isso demonstra a alta complementariedade coevolutiva entre os simbioses, em que há dependência do fungo em relação à planta, para obter energia, além de ser disponibilizado, pelo hospedeiro vegetal, um ambiente receptivo

para os fungos (BRUNDRETT, 2002). Espécies vegetais completamente dependentes de seus hospedeiros para obter fotossintatos (SMITH; READ 2008) estão presente nas diversas ordens de plantas e nos vários ecossistemas terrestres (BRUNDRETT, 2002; STÜRMER; SIQUEIRA, 2008).

Devido a essarelação ecológica íntima e à grande trajetória evolutiva, comunidades vegetais regulam e são reguladas por FMA (VAN DER HEIJDEN et al., 1998, 2006). Entender as características funcionais e a história de vida dos fungos pode revelar os mecanismos de estruturação de comunidade desses grupos, bem como prever as consequências funcionais da diversidade de FMA (MAHERALI; KLIRONOMOS, 2007; CADOTTE et al., 2008).

2.6 ESTRATÉGIAS DE COLONIZAÇÃO INTRA E EXTRARRADICULAR DOS FMA

Os FMA têm acesso às mesmas fontes de P que as plantas, porém exploram as fontes mais eficientemente através das hifas (BOLAN, 1991). Por serem estruturas extremamente longas e finas (cerca de 2 µm de diâmetro), as hifas podem explorar microambientes não alcançados pelas raízes ou por pêlos radiculares, para além da zona de depleção da raiz (BERBARA; SOUZA; FONSECA, 2006). O micélio externo absorve nutrientes da solução do solo (fósforo, nitrogênio, enxofre e outros elementos), os quais são transportados para o micélio intrarradicular e transferidos para a planta hospedeira, resultando em aumento da concentração de P foliar e da biomassa vegetal (SMITH; READ, 2008).

Em troca dos nutrientes o micossimbionte recebe carbono a partir do hospedeiro (SMITH et al., 2009), o que representa cerca de 5 a 20% do C fixado fotossinteticamente pelo vegetal (BAGO et al, 2003; BÜCKING; SHACHAR-HILL, 2005). Esse carbono é utilizado pelos FMA como recurso para a manutenção, a extensão de sua rede de hifas no solo e a propagação. A consequência dessa troca entre os simbiontes é o significativo aumento na taxa fotossintética do vegetal, atribuído ao dreno produzido pelo sistema micorrízico arbuscular, proporcionando aumentos no potencial da produtividade primária e dreno de C da atmosfera (JAKOBSEN et al., 2002).

Dentro das raízes, os FMA colonizam o córtex radicular formando estruturas inter e intracelulares que evidenciam dois tipos morfológicos, baseados nas características da interface simbiótica: *Arum* e *Paris*, descritos inicialmente em plantas de *Arum maculatum* L. e *Paris quadrifolia* L., respectivamente (GALLAUD, 1904). O tipo *Arum* caracteriza-se por intensa colonização intercelular e formação de arbúsculos altamente ramificados, enquanto o *Paris* é reconhecido pela formação de hifas enoveladas intracelulares (KARANDASHOV;

BUCHER, 2005). No entanto, são encontrados vários tipos de colonização intermediários, com morfologias entre ostipos *Arum* e *Paris* ou ambos, conforme a combinação planta-fungo (DICKSON, 2004), pois o tipo de colonização depende tanto da espécie de planta hospedeira (BRUNDRETT; KENDRICK, 1990), quanto da espécie de FMA (CAVAGNARO et al., 2001).

Supõe-se que o micélio pode proporcionar uma base apropriada para antecipar resposta ao hospedeiro vegetal, uma vez que alta abundância de arbúsculos e grande biomassa micelial externa estão relacionadas a um fluxo de nutrientes mais eficiente de nutrientes (POWELL et al., 2009). Salienta-se que uma das principais atuações fúngicas, ou pelo menos a mais evidente até agora, é realizada pelo micélio extrarradicular, por ser responsável pela absorção e translocação de nutrientes para as raízes das plantas (SMITH; READ, 2008). No entanto, há evidências de diferentes ocupações da zona rizosférica por diferentes FMA. Hart e Reader (2002) demonstraram que, além de outros fatores, as diferenças no comprimento micelial, tanto intra quanto extrarradicular, entre as famílias de FMA, podem estar relacionadas à variação no benefício proporcionado às plantas, independente da planta simbiote. Eles demonstraram que representantes da família Glomeraceae colonizam mais rápido as raízes do que os de Acaulosporaceae e Gigasporaceae, além de produzirem mais biomassa intrarradicular. Por outro lado, de modo geral, espécies de Glomeraceae produzem biomassa limitada no solo, enquanto Gigasporaceae apresenta maior desenvolvimento de micélio externo. A extensa colonização radicular observada em Glomeraceae poderia evitar infecção por patógenos de solo, por meio de competição por espaço radicular (NEWSHAM et al., 1995). Além disso, membros de Glomeraceae e Acaulosporaceae têm micélio extrarradicular altamente infectivo apesar de terem hifas mais delicadas (HART; READER, 2002; SMITH et al., 2000).

A taxa diferencial de colonização por FMA também possui implicações para seleção de isolados para aplicação na produção de mudas, pois experimentos de curto prazo podem indicar que espécies que colonizam rápida (pertencentes à Glomeraceae) e extensivamente as raízes seriam mais favoráveis, pois os benefícios no desenvolvimento da planta seriam rapidamente observados. Desta forma, conhecer as estratégias de colonização dos diferentes grupos de FMA torna-se importante, de forma a selecionar os fungos de acordo com o ciclo de vida da planta e da habilidade de colonização de isolados de FMA (HART; READER, 2002). A compreensão sobre os mecanismos fisiológicos que podem influenciar as estratégias de colonização radicular pode conduzir a melhores meios de previsão ou até mesmo

manipulação da associação micorrízica arbuscular em termos de absorção de nutrientes e crescimento das plantas (NEUMANN; GEORGE, 2010).

De modo geral, os FMA representantes da família Gigasporaceae possuem hifas grossas e robustas e tendem a colonizar extensamente o solo, apresentando colonização lenta e limitada de raízes. Esse elevado grau de crescimento de hifas no solo pode aumentar a absorção de água e nutrientes (NEWSHAM et al., 1995; MAHERALI; KLIRONOMOS, 2007; VAN DER HEIJDEN; SCHEUBLIN, 2007). Por outro lado, espécies da família Acaulosporaceae possuem hifas de paredes finas irregulares ou ramificadas em 'H', que se espalham no córtex da raiz, mais frequentemente enroladas (DODD et al., 2000). Representantes de Glomeraceae possuem hifas retas e se ramificam por todo o córtex radicular, muitas vezes com ramos em 'H' (DODD et al. 2000). Famílias mais basais de FMA não têm sido muito estudadas, considerando as estratégias de colonização, como é o caso de Paraglomeraceae e Archaeosporaceae, que não apresentam formação de vesículas e pigmentação nos esporos. Na colonização produzida por membros da família Paraglomeraceae, as unidades de infecção estão distribuídas esporadicamente ao longo de toda a raiz, sendo possível observar estruturas fúngicas, como hifas intracelulares bem enroladas e arbúsculos, reagindo fracamente ao azul de tripano (INVAM, 2016). Em relação às características das vesículas, representantes de Ambisporaceae apresentam vesículas de dimensões menores e mais alongadas (WALKER et al., 2007), com predominância de arbúsculos na colonização. Embora espécies de *Gigaspora* e *Scutellospora* não formem vesículas, as células auxiliares estão presentes no micélio externo. Apesar das diferenças aparentes na divergência evolutiva e das características fenotípicas dos FMA de diferentes gêneros, a maioria dos estudos concentra-se nas espécies de *Glomus* e *Gigaspora*, provavelmente porque são mais fáceis de manter em vasos de culturas e *in vitro* (DECLERCK et al., 1996). Fato que explicaria, em parte, a razão de existirem mais estudos de eficiência micorrízica com representantes destes gêneros.

As diferenças na colonização fúngica na raiz e solo entre as famílias e ordens de FMA têm levado à hipótese de que existem diferenças funcionais na alocação de biomassa fúngica para colonizar as raízes das plantas e para explorar o solo através do micélio externo (HART; READER, 2002). As diferenças nas estratégias de colonização podem estar relacionadas a mecanismos específicos para promover benefícios no crescimento da planta (MAHERALI; KLIRONOMOS, 2007).

Avaliações dos parâmetros de desenvolvimento do micélio fúngico, considerando os diferentes táxons de FMA, ainda são escassas. Uma das razões pode estar nas dificuldades

metodológicas atuais para extrair e observar micélio de FMA a partir do solo, (NEUMANN; GEORGE, 2010). Diante disso, muitos dos estudos consideram a avaliação indireta, por meio das respostas da planta à inoculação com diferentes fungos, assumido que todas as espécies têm a mesma função.

2.7 O GÊNERO *PASSIFLORA* L.

O gênero *Passiflora* abriga as espécies popularmente conhecidas como maracujás. O nome do gênero originou-se do termo “flor da paixão”, atribuído por Cieza de León em 1553, devido a semelhanças com símbolos da crucificação de Cristo (CERVI, 1997). Esse nome foi adotado por Carl von Linné, em 1753, no *Species Plantarum* (ULMER; MACDOUGAL, 2004).

Passiflora é o gênero mais importante da família Passifloraceae, possuindo mais de 500 espécies (ULMER; MACDOUGLA, 2004) amplamente distribuídas nos Neotrópicos (BERNACCI, 2008). O Brasil, onde ocorrem quatro gêneros (*Mitostemma* Mast., *Dilkea* Mast., *Ancisthrothyrus* Harms e *Passiflora* L.) e 141 espécies (CERVI; LINSINGEN, 2010; FLORA DO BRASIL, 2016), é um importante centro de diversidade da família. Entretanto, deste total, somente algumas espécies alcançaram o cultivo com fins comerciais, dentre essas o maracujá doce (*Passiflora alata* Curtis) e o maracujá amarelo (*P. edulis* f. *favicarpa* Deg). (COPPENS; EECKENBRUGGE, 2003).

Esse gênero é composto por plantas trepadeiras, herbáceas ou lenhosas de ramos cilíndricos ou quadrangulares (TEIXEIRA, 1994). As flores são geralmente muito vistosas, grandes, cíclicas, diclamídeas, de simetria radial e apresentam-se isoladas ou aos pares, podendo, em algumas espécies estarem reunidas em inflorescências (VANDERPLANK, 2000). São também muito variáveis em tamanho e cor (branca, rosada, azulada, púrpura ou violeta). Outra característica típica é a grande variabilidade foliar encontrada nesse gênero (inclusive dentro de uma mesma espécie e, às vezes, em um mesmo exemplar), sendo esta a maior encontrada entre todas as angiospermas (MACDOUGAL, 1994, CERVI, 1997). As gavinhas são estruturas que se desenvolvem nas axilas das folhas, geralmente são solitárias e não estão presentes nas espécies lenhosas (CUNHA et al., 2002). A raiz das passifloras é do tipo axial ou pivotante, porém quando propagadas por estacas podem desenvolver raízes adventícias (CUNHA et al., 2002). Devido à grande variabilidade floral e foliar encontrada em *Passiflora*, a classificação taxonômica é bastante complexa.

A reprodução funciona predominantemente por fecundação cruzada. A autofecundação é rara e, quando ocorre, forma frutos menores e com poucas sementes

(BRUCKNER, 1995). Essas plantas podem ser polinizadas por várias espécies de animais, que são atraídos pela coloração e pelo cheiro dos frutos maduros, mas em geral as abelhas se destacam; e em número menor de espécies, a polinização ocorre por meio de beija-flores, morcegos e mariposas (HOFFMAN et al., 2000). Produz frutos ovalados, caracterizados como bagas, com coloração que varia de acordo com a espécie. A dispersão das sementes é frequentemente feita por aves e morcegos, que são atraídos pela coloração e pelo cheiro dos frutos maduros, embora pequenos mamíferos já tenham sido observados alimentando-se dos frutos de algumas passifloras (WILLIAMS et al., 2000).

Todas as espécies de maracujá preferem climas com precipitação entre 800 e 1750 mm ano⁻¹, distribuídos regularmente durante o ano, e temperaturas entre 18 e 30°C e não toleram ventos frios e geadas. Exigem boa luminosidade e respondem ao fotoperíodo. Quanto aos solos, toleram muitos tipos, desde que não encharcados, com pH ideal oscilando entre 5,5 e 6,8 (DONADIO et al., 2002). Essas condições são encontradas no Brasil, que tem sido o principal produtor mundial de maracujá, com uma área cultivada de aproximadamente 62.000 ha (IBGE, 2010). O cultivo comercial no país é baseado numa única espécie, o maracujá-amarelo (*P. edulis* f. *flavicarpa*), que representa mais de 95% dos pomares, devido à qualidade dos frutos, vigor, produtividade e rendimento em suco (MELETTI; BRÜCKNER, 2001). Isso se deve à boa opção por oferecer tanto o mais rápido retorno econômico como a oportunidade de receita distribuída pela maior parte do ano (MELETTI; MAIA, 1999), visto que essa espécie destaca-se economicamente devido ao seu uso farmacológico, alimentar e ornamental (Tabela 1).

Entretanto, apesar da grande importância econômica da planta e da ampla diversidade genética dentro de *Passiflora*, os representantes desse gênero ainda têm sido pouco explorados no que diz respeito a estudos genéticos e evolutivos, inclusive no Brasil, que é o maior centro de dispersão geográfica do maracujazeiro (MELETTI et al., 2005).

Tabela 1. Algumas aplicações econômicas dos coprodutos de *Passiflora*.

Partes da planta	Aplicações	Referência
Folhas	Substância com propriedades para indústria farmacêutica (isoorientina, orientina, isovitexina, vitexina)	Pereira e Vilegas (2000); Santos et al. (2006); Nwosu (1999); Sathish et al. (2011)
Flores	Ornamentação	Peixoto (2005), Sampaio et al. (2013)
Frutos	Suco a partir da polpa; cosméticos e medicina popular	Matsuura e Folegati (2004); Lima (1999); Lima et al. (2012)
Casca do fruto	Ração para frango de corte	Togashi et al. (2012); Camargo (2008);
Sementes	Ricas em fibra e com alto valor proteico	Ferrari et al. (2002); Malacrida e Neuza Jorge (2012)

Fonte: O autor.

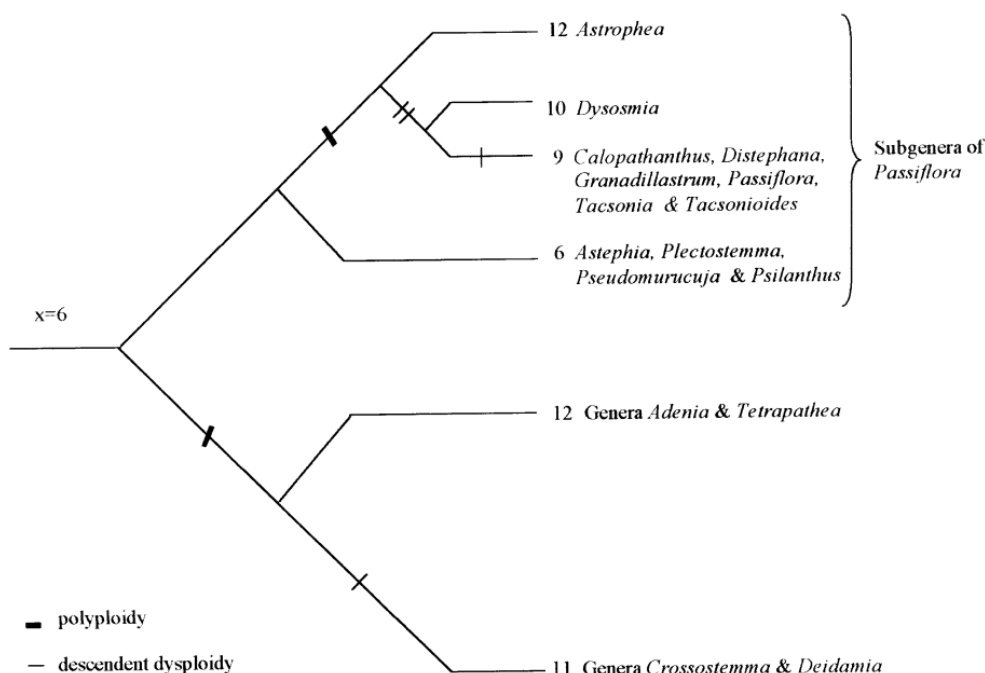
2.8 CITOTAXONOMIA DO GÊNERO *PASSIFLORA*

A partir da forma e do número de cromossomos de uma espécie é estabelecido seu cariótipo. Estudos de cariótipos podem ser utilizados na determinação das relações filogenéticas e evolutivas entre grupos de plantas (RAVEN, 1975), pois é possível observar a variação intra e interespecífica na morfologia dos cromossomos (SOUZA et al., 2008). *Passiflora* tem sido pouco estudado citologicamente, com dados que representam apenas 16 % do número de espécies (MELO et al., 2001), gerando controvérsias quanto ao número cromossômico básico do gênero. A escassez desses dados pode ser, em parte, justificada pela dificuldade de coleta e germinação de sementes e pelo pequeno tamanho dos cromossomos nas espécies do gênero (SOARES-SCOTT et al., 2005).

A maior dificuldade na análise de citotaxonomia é determinar o número base de um grupo, que é representado pelo menor número haploide de uma série poliploide (RIEGER et al., 1991). Melo et al. (2001), revisando a citotaxonomia do grupo, consideraram $x=6$ como o mais provável número cromossômico básico do gênero, enquanto $x=9$, $x=10$ e $x=12$ (Figura 3) foram considerados números cromossômicos básicos secundários. Entretanto, o segundo número cromossômico básico mais provável para o autor ($x=12$) aparenta desempenhar um

papel importante na evolução do grupo porque está melhor representado nos outros gêneros da família. Os mecanismos de alteração do número de cromossomos provavelmente mais relacionados com essas mudanças seria por dispoloidia ($x = 12 \rightarrow 6$) ou poliploidia ($x = 6 \rightarrow 12$).

Figura 3. Provável relação entre principais números haploides conhecidos no subgênero *Passiflora* e outros gêneros de Passifloraceae.



Fonte: MELO et al., 2001

Podem ocorrer variações no número de cromossomos dentro de um grupo, havendo espécies com diferentes cromossomos diploides. Em *Passiflora foetida* L. foram identificados vários números cromossômicos, $2n = 18, 28$ e 22 . Esses resultados parecem indicar a ocorrência de aneuploidia na evolução dessa espécie, e é possível que esse processo também faça parte da evolução do gênero *Passiflora* (SOARES-SCOTT et al., 2005).

Devido ao grande número de espécies pertencentes ao gênero *Passiflora*, a citotaxonomia permite o agrupamento em três principais grupos ($x = 6, x = 9$ e $x = 10$), possibilitando relacionar esses grupos de forma mais exata e precisa possível, visando encontrar as relações evolutivas entre as espécies. Das espécies estudadas, pôde-se constatar que a maioria dos membros de *Passiflora* é diplóide, com $2n=12, 2n=18$ ou $2n=20$, embora alguns tetraplóides ($2n=24$), hexaplóides ($2n=36$) e octaplóides ($2n=72$) tenham sido registrados.

As espécies que apresentam $2n = 12$ são consideradas basais, ou são ancestrais ao gênero *Passiflora* (STEBBINS, 1950 *apud* SOUZA et al., 2008), enquanto todas as espécies de importantes culturas mostram $2n = 18$, sendo incluídas no grupo intermediário, dentre elas, *Passiflora edulis* Sims (LOPES, 1991; SOARES-SCOTT, 1998). Há indicações sugerindo que as espécies com $2n = 18$ poderiam ter evoluído através da poliploidia ou pelo processo inverso, a partir de espécies com $2n = 24$ por sucessivas perdas de pares cromossômicos (SOARES-SCOTT, 1998). Por outro lado, espécies $2n = 20$ são consideradas grupos mais derivados dentro de *Passiflora*, tendo como único representante *P. foetida*.

2.9. ASSOCIAÇÃO ENTRE FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES E ESPÉCIES DE *PASSIFLORA*

O benefício que a inoculação de FMA eficientes proporciona a diversas culturas de importância agrícola é um dos fatores que contribuem para o interesse pelas pesquisas com FMA. Espécies de *Passiflora* também têm sido relatadas como altamente favorecidas pela associação micorrízica arbuscular, principalmente na fase de produção de mudas (RODRÍGUEZ et al., 1995; SOARES; MARTINS, 2000; SILVA et al., 2004; ANJOS et al., 2005; CAVALCANTE et al., 2001a, 2002a, SILVA et al., 2015). No entanto, as espécies ou isolados de FMA diferem em seus efeitos no crescimento do maracujazeiro ou em funções específicas, como a absorção de nutrientes e a tolerância a estresses. Deve-se considerar também que o funcionamento dessa relação é muito influenciado pelo meio externo, destacando-se a disponibilidade de P no solo (JANOS, 2007).

Cavalcante et al. (2001a) avaliaram a resposta de mudas de maracujazeiro amarelo à fertilização com P e inoculação com FMA, e demonstraram que o maracujazeiro-amarelo é uma planta micotrófica facultativa. Isto significa que essa espécie vegetal responde tanto à inoculação quanto à adição de fósforo ao solo, podendo atingir a maturidade reprodutiva sem a associação micorrízica em ambientes naturais com elevada fertilidade (JANOS, 2007).

Avaliando outras espécies de *Passiflora*, Silva (2008) e Silva et al. (2015) determinaram que *Passiflora cincinnata* Mast. e *Passiflora setacea* DC. desenvolvem-se melhor quando associadas a *Claroideoglossum etunicatum* (= *G. etunicatum*) (W.N. Becker; Gerdemann) C. Walker e A. Schüßler e que a adição de P pode ter efeito negativo na produção de glomerosporos e na colonização micorrízica, não beneficiando plenamente o crescimento dessas espécies de plantas na ausência de FMA. A influência do P e de FMA na produção do maracujazeiro roxo (*Passiflora edulis* f. *edulis* Sims) foi constatada por Gil et al. (2015), os quais observaram que essa espécie apresentou alta dependência micorrízica quando

as mudas estavam associadas à *Rhizoglosum fasciculatum* (*Glomus fasciculatum*) (Thaxt.) Sieverd., G.A. Silva e Oehlem solo com concentração de cerca de 0,02 mg L⁻¹ de P solúvel. Cavalcante et al. (2002a) e Anjos et al. (2005) observaram que o benefício da aplicação de FMA (*Gigaspora albida* Schenck; Smith, *S. heterogama* e mistura de FMA) em *P. edulis* e *P. alata* é evidenciado com até 16 e 30 mg dm⁻³ de P no solo, respectivamente. Isso demonstra que, apesar de o maracujazeiro ser uma espécie micotrófica facultativa, a utilização de FMA pode ser viável, visto que os resultados obtidos pela micorrização podem superar os da adubação fosfatada.

Poucas espécies de FMA foram testadas utilizando o maracujazeiro como hospedeiro (Tabela 2) e, às vezes, alteração na resposta de crescimento da planta pode ser atribuída a diferenças na eficiência do transporte de nutrientes entre o FMA e a planta, bem como ao dreno energético causado pelo fungo nas raízes (SMITH; SMITH, 2011). Apesar de supostamente não existir especificidade pelo hospedeiro na simbiose micorrízica arbuscular (MUNKVOLD et al., 2004), Silva et al. (2004) testaram isoladamente algumas espécies de FMA [*Acaulospora longula* Spain; Schenck, *G. albida*, *C. etunicatum* (= *G. etunicatum*), *D. heterogama* (= *S. heterogama*)] associadas ao maracujazeiro-doce, e verificaram a existência de maior compatibilidade funcional entre essa espécie e *G. albida*, que promoveu maiores incrementos no crescimento e desenvolvimento. Cavalcante et al. (2002b) constataram que, entre os FMA testados, *G. albida*, *Gigaspora margarita* W.N. Becker e I.R. Halle *C. etunicatum* foram os mais promissores para a inoculação em maracujazeiro amarelo. Resultado semelhante foi encontrado por Silva et al. (2009) que observaram que a inoculação com *G. albida* proporcionou melhores respostas de crescimento de mudas de maracujazeiro-doce em relação ao controle não inoculado, comprovando que esta espécie apresenta alta dependência micorrízica. Por outro lado, Rodríguez (1995) constatou que *A. longula* foi mais eficiente em beneficiar mudas de *Passiflora ligularis* L. quando comparada à inoculação com *Acaulospora foveata* Trappee Janos e *Paraglomus occultum* (= *Glomus occultum*) (C. Walker) J.B. Morton e D. Redecker. Portanto, a associação micorrízica pode favorecer o crescimento do maracujazeiro, desde que seja aplicado um isolado de FMA compatível.

Tabela 2. Levantamento de espécies de fungos micorrízicos arbusculares (FMA) utilizadas em experimentos com diferentes espécies de *Passiflora*.

Espécies de <i>Passiflora</i>	Espécies de FMA	Referências
<i>P. ligularis</i>	<i>A. foveata</i> , <i>P. occultum</i> (= <i>G. occultum</i>) e <i>A. longula</i>	Rodríguez et al. (1995)
<i>P. edulis</i> f. <i>flavicarpa</i>	<i>Rhizoglossum clarum</i> (= <i>G. clarum</i>), <i>R. fasciculatum</i> (= <i>G. fasciculatum</i>), <i>G. albida</i> (UFPE 01), <i>G. macrocarpum</i> , <i>A. scrobiculata</i> , <i>Acaulospora</i> sp. (IAC13), <i>A. morrowae</i> , <i>Kuklospora colombiana</i> (= <i>Entrophospora colombiana</i>), <i>Glomus</i> sp. (IAC 27), <i>Glomus</i> (IAC 28), <i>G. margarita</i> (UFPE 02), <i>C. etunicatum</i> (= <i>G. etunicatum</i>) (UFPE 06), <i>Acaulospora</i> sp. (IAC 44), <i>D. heterogama</i> (= <i>S. heterogama</i>) (UFPE 12), inóculo misto com <i>G. margarita</i> , <i>D. heterogama</i> e <i>A. longula</i> , <i>C. etunicatum</i> (= <i>G. etunicatum</i>), misto com <i>G. margarita</i> , <i>D. heterogama</i> , <i>G. albida</i> e <i>R. clarum</i> (<i>G. clarum</i>)	Graças et al. (1991); Soares e Martins (2000); Cavalcante et al. (2001a); Cavalcante et al. (2001b); Silva et al. (2001); Santos et al. (2001); Cavalcante et al. (2002a); Cavalcante et al. (2002b); Silveira et al. (2003)
<i>P. edulis</i> f. <i>edulis</i>	<i>Glomus fasciculatum</i> (GF1H)	Gil et al. (2015)
<i>P. alata</i>	<i>A. longula</i> (UFPE 21), <i>G. albida</i> (UFPE 01), <i>C. etunicatum</i> (= <i>G. etunicatum</i>) (UFPE 06), <i>D. heterogama</i> (= <i>S. heterogama</i>) (UFPE 12,19), <i>R. clarum</i> (= <i>G. clarum</i>), <i>G. margarita</i> , <i>R. intraradices</i> (= <i>Glomus intraradices</i>) e inóculo misto com <i>R. clarum</i> e <i>G. margarita</i>	Silva et al. (2004); Anjos et al. (2005); Silva et al. (2006); Silva et al. (2009); Vitorazi Filho et al. (2012); Riter Netto et al. (2014); Oliveira, Campos e Silva (2015a)
<i>P. cincinnata</i>	<i>C. etunicatum</i> (= <i>G. etunicatum</i>) (UNIVASF 02)	Silva (2008)
<i>P. setaceae</i>	<i>C. etunicatum</i> (UNIVASF 02)	Silva et al. (2015)

Fonte: O autor.

Em condições naturais, diversas espécies de FMA podem estar presentes na rizosfera do maracujazeiro (SOARES; MARTINS, 2000), interagindo com outros micro-organismos e influenciando seu desenvolvimento. O trabalho realizado por Graça et al. (1991) foi um dos precursores a comprovar o sinergismo positivo da aplicação de FMA e outro micro-organismo no crescimento do maracujazeiro. Os autores comprovaram o efeito benéfico da inoculação de *C. Etunicatum* (= *G. etunicatum*) e *Dentiscutata heterogama* (= *S. heterogama*) (Nicolson; Gerdemann) Walker e Sanders, associados a *Azospirillum brasiliense*, em *P. edulis*, observando maior colonização radicular por *C. etunicatum*. Vitorazi Filho et al. (2012) determinaram que a inoculação conjunta de bactérias diazotróficas (*Burkholderia* sp. + *Burkholderia silvatlantica*) e *G. margarita* incrementou o crescimento e desenvolvimento das mudas de maracujazeiro-doce, independente das doses de P no substrato.

Alguns trabalhos visando analisar a influência do substrato na associação micorrízica arbuscular em plantas de maracujazeiro têm sido conduzidos. Soares e Martins (2000) demonstraram que a aplicação de compostos fenólicos (formononetina, quercetina e morina) tende a estimular diversas espécies de FMA, tanto exóticas quanto nativas, aumentando a colonização radicular, resultando em benefícios no desenvolvimento e na nutrição do maracujazeiro amarelo. Porém, Silveira et al. (2003) verificaram que em substrato comadição de matéria orgânica o efeito benéfico da micorrização de mudas não foi evidente. Silva (2006) também constatou efeito sinérgico positivo da aplicação conjunta de adubos orgânicos e da inoculação com FMA (*G. albida*) no crescimento de mudas de maracujazeiro-doce. Neste sentido, para o estabelecimento da simbiose e obtenção de resposta favorável para o crescimento vegetal é crucial propiciar condições edáficas favoráveis, sendo a utilização de adubos, em doses adequadas, primordial para fornecer nutrientes de forma balanceada, sem prejudicar a atividade do fungo na planta simbiote (SAINZ et al., 1998).

Além dos benefícios apresentados anteriormente para espécies de *Passiflora*, os FMA podem melhorar a taxa de sobrevivência das plantas de maracujazeiro submetidas a estresse hídrico, como apontado por Cavalcante et al. (2001b) e Silva (2015), além de incrementar a produção de metabólitos secundários (RITER NETO et al., 2014; OLIVEIRA et al., 2015a; 2015b). No entanto, os resultados são variáveis dependendo da espécie vegetal, demonstrando a importância de estudos de compatibilidade entre maracujazeiros e FMA. De modo geral, apesar da pouca diversidade de espécies de FMA apresentadas nos trabalhos citados, pode-se observar que as espécies *P. edulis*, *P. edulis* f. *flavicarpae* e *P. alata* foram mais favorecidas quando inoculadas com representantes da ordem Gigasporales e Glomerales. Por outro lado, *P. ligurales* foi favorecida quando associada a Diversisporales, porém não foi beneficiada quando o micossimbionte pertencia a um gênero basal de FMA (*P. occultum*). *P. setaceae* e *P. cincinnata*, foram ambas inoculadas apenas com uma espécie, *C. etunicatum* (Glomerales), resultando em benefício no crescimento e no aporte nutricional das mudas. Porém, destaca-se que em situação de estresse hídrico, representantes de Gigasporales podem ser mais indicados (SILVA, 2015).

Os estudos de FMA e *Passiflora* tem se concentrado na análise de poucas *taxa* ou isolados de FMA (basicamente membros da ordem Glomerales e Gigasporales) focando principalmente a produção de mudas. Não é claro se a escassez de trabalhos testando espécies de FMA de grupos basais estaria relacionada à dificuldade de serem detectados por meio de procedimentos de coloração de raízes, visto que as estruturas intrarradiculares adquirem uma coloração tênue quando são coradas com azul de Trypan. Além disso, esse grupo de FMA

possui poucas espécies descritas (três *Archaeospora*, oito *Paraglomus*, 11 *Ambispora*), glomerosporos muito pequenos (média de $< 100 \mu\text{m}$) e hialinos, sendo difíceis de serem recuperados do campo e estabelecer cultura pura.

Com base na variação de respostas obtidas com as diferentes combinações analisadas, torna-se importante verificar variadas combinações fungo-planta, incluindo espécies basais de ambos os simbios, objetivando determinar os efeitos dessas combinações sobre a nutrição e crescimento vegetal, considerando que os FMA podem apresentar diversidade funcional.

2.10. ESTRESSE HÍDRICO E ASSOCIAÇÃO MICORRÍZICA ARBUSCULAR

Os fatores ambientais (bióticos ou abióticos) afetam os organismos em muitos aspectos. O efeito dos fatores abiótico, *e.g.* temperatura, pH, luz, salinidade, disponibilidade de água e CO_2 , diferem em intensidade e podem influenciar em várias etapas de desenvolvimento dos FMA (Tabela 3), podendo afetar a simbiose (LENOIR et al., 2016). Sabe-se que esses fatores podem atuar negativamente no crescimento das plantas e na produtividade, podendo gerar alterações morfológicas, fisiológicas, bioquímicas e moleculares (BRAY, 1997). Dentre os fatores abióticos, o estresse hídrico é considerado como um dos mais importantes, pois limita o crescimento e o rendimento das plantas (RUIZ-LOZANO, 2003). No entanto, diferentes espécies de plantas podem variar em sua sensibilidade e resposta ao déficit hídrico (SCHULZE et al., 2005).

Tabela 3. Impacto de estresses edáficos e climáticos nas etapas de desenvolvimento de FMA.

Tipo de estresse		Etapas de desenvolvimento de FMA* afetada pelo estresse				
		GE	AHG	CR	AHE	ESP
Temperatura	Alta			×		
	Baixa			×		×
pH	Alcalino	×	×	×	×	×
	Ácido			×		
Disponibilidade de água	Alta			×		
	Baixa	×		×	×	
Luminosidade				×		×
Salinidade		×		×	×	×
CO₂				×	×	×

*GE = Germinação dos esporos; AHG = crescimento da hifa germinativa; CR = colonização radicular; AHE = alongamento de hifa extrarradicular; ESP = esporulação. Fonte: Adaptado de Lenoir et al., 2016

Em condições de baixa disponibilidade de água no solo, vários processos metabólicos das plantas podem ser influenciados, como o fechamento estomático, redução da condutância estomática, redução da fotossíntese e transpiração, maior relação raiz/parte aérea, acúmulo de solutos e antioxidantes e a expressão de genes específicos de estresse, levando ao declínio da taxa de crescimento (SILVA et al., 2002; GOMES et al., 2004; PORTES et al., 2006).

Além dos sistemas naturais de proteção contra o estresse hídrico, as plantas podem formar associações com uma série de micro-organismos do solo que podem minimizar os efeitos prejudiciais a fatores abióticos. Dentre estes, os FMA são frequentemente reportados como mitigadores dos efeitos negativos da deficiência de água no solo (AUGÉ, 2001; AUGÉ et al., 2015; LENOIR et al., 2016). Os estudos realizados sugerem vários mecanismos pelos quais a simbiose micorrízica arbuscular pode minimizar tais efeitos: efeito indireto da melhora de absorção de água e nutrientes para plantas (NEUMANN; GEORGE, 2004; KHALVATI et al., 2005); aumento da expressão de genes que codificam proteínas integrais de membrana - aquaporinas (UEHLEIN et al., 2007); aumento na condutância estomática (CHO et al., 2006); aumento na concentração de solutos que promovem o ajustamento osmótico na célula (BOHNERT; JENSEN, 1996); além de proporcionar maior absorção de água e nutrientes por meio do micélio externo para a planta (RUIZ-LOZANO; AZCON,

1995). Augé (2001) analisou mais de 200 trabalhos sobre as relações FMA-planta-água e concluiu que a inoculação com FMA melhora o crescimento das plantas sob estresse hídrico em quase 80% dos casos, possivelmente devido a melhoria da absorção de P a partir do solo com baixa disponibilidade de água (AUGÉ, 2001)

Vários estudos têm demonstrado eficiência da inoculação de FMA, principalmente de representantes de Glomeraceae, em promover benefícios às plantas sob condições de estresse hídrico (AUGÉ, 2001). Ruiz-Lozano e Azcon (1995) constataram que o micélio externo de *Septoglomus deserticola* (= *Glomus deserticola*) (Trappe; Bloss; J.A. Menge) G.A. Silva, Oehl e Sieverd. e *R. fasciculatum* foi responsável em promover maior teor de água e nutrientes em mudas de *Lactuca sativa* L., que o controle não inoculado, resultando na atenuação dos efeitos prejudiciais do déficit hídrico nas plantas. Contudo, a eficiência na captação e transporte de água pelas hifas foi diferenciada entre as espécies de FMA. Por outro lado, plantas de *Triticum durum* L. micorrizadas com *Funneliformis monosporus* (= *Glomus monosporum*) (Gerd.; Trappe) Oehl, G.A. Silva e Sieverd. apresentaram alta eficiência de uso da água, que foi refletida em melhor desenvolvimento das plantas sob restrição de água no solo (AL-KARAKI, 1997).

Marulanda et al. (2003) testaram seis espécies de Glomerales e constataram que *R. intraradices* (= *Glomus intraradices*) foi um dos isolados mais eficientes no aumento da absorção de água para planta. Isso demonstra que apesar do benefício que a associação micorrízica arbuscular promove às plantas, há grande variação na resposta proporcionado pelos representantes de famílias de FMA no que tange à eficácia em aumentar a captação de água do solo pelas plantas. Em outro estudo, Zhang et al. (2010) observaram resultado semelhante, utilizando seis espécies de Glomeraceae com destaque para *Funneliformis caledonium* (= *G. caledonium*) (T.H. Nicolson e Gerd.) C. Walker e A. Schüßler que foi mais eficiente em promover maior biomassa em mudas de *Casuarina equisetifolia* L. Esses estudos mostram que, mesmo com estratégias de vida semelhantes, as espécies de FMA podem responder de forma diferente às alterações na umidade do solo, mesmo quando associadas à mesma espécie de planta hospedeira.

A simbiose também representa uma estratégia para o aumento da absorção de P em condições de umidade que limitam a difusão deste nutriente pelas plantas, resultando em diminuição dos efeitos prejudiciais causados pelo estresse hídrico (AUGÉ et al., 2015). Esse efeito foi constatado por Al-Karaki e Al-Raddad (1997), que observaram o potencial da inoculação de *Funneliformis mosseae* (T.H. Nicolson e Gerd.) C. Walker e A. Schüßler em aumentar a absorção de P, resultando em maior proteção das plantas ao estresse hídrico.

De modo geral, as pesquisas demonstram que espécies de Glomerales são eficientes em promover, em plantas sob condições de estresse hídrico, maior: crescimento (AL-KARAKI, 1998); condutância estomática (AUGÉ et al., 2015); eficiência do uso de água (MARULANDA et al., 2003); sobrevivência (STAHL et al., 1998); condutividade hidráulica (GHOLAMHOSEINI et al., 2013). Alguns isolados de FMA mais eficientes na promoção de crescimento e na absorção de nutrientes do que outros. Esses resultados parecem estar relacionados com as características intrínsecas das espécies/isolados de FMA em tolerar a seca, haja vista que muitos representantes dessa família são comumente encontrados em ambientes áridos e semiáridos (LENIOR et al., 2016). Essa prevalência pode estar relacionada às características dessas espécies que são vantajosas em ambientes adversos: rápida colonização radicular e produção de glomerosporos em um curto período de tempo (SYKOROVÁ et al., 2007; IJDO et al., 2010).

Além de Glomerales, outras famílias de Glomeromycota também têm sido eficientes em promover melhorias para plantas sob déficit hídrico. Cavalcante et al. (2001b) constataram que *G. albida* proporcionou ganhos na altura, menores taxas de temperatura foliar e maior resistência estomática em mudas de *P. edulis* f. *flavicarpa* expostas a supressão hídrica por sete dias. Resultados semelhantes também foram constatados por Cho et al. (2006) que observaram maior condutância estomática em mudas de *Sorghum bicolor* L. inoculadas com *G. margarita*. Apesar de possuir estratégia de vida diferente das glomerales, com maior exploração do solo pela emissão de hifa extrarradiculares, podendo resultar em maior quantidade de água e nutrientes para as plantas, poucos estudos têm sido direcionados para esse grupo de FMA.

Espécies basais de FMA também mostraram-se eficientes em beneficiar plantas sob déficit hídrico. Avaliando espécies autóctones de FMA em região semiárida na província de Murcia (Espanha), Armada et al. (2016) observaram que *Archaeospora trappei* (R.N. Ames e Linderman) J.B. Morton e D. Redecker foi eficiente em aumentar o crescimento e promover maior captação de C, N, P, K, Mg e Ca em *Lavandula dentata* L., enquanto *P. occultum* promoveu incremento positivo no crescimento. Isso evidencia que espécies de FMA autóctones adaptadas às condições edafoclimáticas locais, tendendo a promover maior resposta do hospedeiro, quando inoculadas em condições experimentais semelhantes (NUNES et al., 2011).

Em geral, há fortes evidências de que a simbiose micorrízica arbuscular pode proteger as plantas e promover efeitos positivos sobre as relações planta-água sob condições de limitação hídrica no solo aumenta. As diferenças no comportamento do fungo, a eficiência na

promoção do crescimento da planta e a tolerância ao estresse podem estar, pelo menos em parte, relacionadas à variabilidade funcional das espécies de FMA nas diferentes ordens de glomeromicetos. Portanto, compreender como FMA, filogeneticamente distintos, relacionam-se com determinada espécie vegetal sob condições de estresse é essencial para aumentar o conhecimento sobre a funcionalidade de espécies de diferentes ordens, principalmente as mais basais.

3 PROCEDIMENTOS METODOLÓGICOS

3.1 OBTENÇÃO E MULTIPLICAÇÃO DOS ISOLADOS DE FMA

Os isolados de FMA foram obtidos da coleção do Laboratório de Micorrizas da Universidade Federal de Pernambuco (URM-FMA, Recife-PE) e da Coleção Internacional de Cultura de Glomeromycota da Fundação Universidade Regional de Blumenau (CICG, Blumenau - SC). Foram utilizadas espécies pertencentes a diferentes ordens de Glomeromycotina, abrangendo grupos mais basais e mais derivados evolutivamente (Tabela 4).

Os isolados foram multiplicados separadamente, em casa de vegetação do Departamento de Micologia (UFPE – Recife), durante três meses em potes com 3 kg de solo (tipo Latossolo Amarelo Distrófico Argissólico; pH = 5,4; P = 4 mg dm⁻³; K = 0,04, Ca = 0,7, Mg = 0,5, Na = 0,02, Al = 0,7 e CTC = 7,3 cmolc dm⁻³) e areia lavada (1:1 v/v), previamente autoclavados, em associação com sorgo [*Sorghum bicolor* (L.) Moench], milho (*Zea mays* L.) e painço (*Panicum miliaceum* L.). Após a multiplicação esses isolados foram mantidos por seis meses a 4 °C até a montagem do experimento.

Tabela 4. Isolados de FMA utilizados nos experimentos.

Espécie	Número de registro do isolado
Grupos mais basais	
<i>Archaeospora trappei</i> (R.N. Ames; Linderman) J.B. Morton; D. Redecker	CICG-PRN101F
<i>Ambispora leptoticha</i> (N.C. Schenck; G.S.Sm.) C.Walker; Vestberg; A. Schüssler	CICG-SCT051A
<i>Paraglomus occultum</i> (C. Walker) J.B. Morton; D. Redecker	CICG-SCT053B
Grupos mais derivados	
<i>Acaulospora longula</i> Spain; Schenck	URM-FMA 07
<i>Claroideoglomus etunicatum</i> (W.N. Becker; Gerdemann) C. Walker; A. Schüssler	URM-FMA 03
<i>Gigaspora albida</i> Schenck; Smith	URM-FMA 01
<i>Fuscutata heterogama</i> Oehl, F.A. Souza; L.C. Maia; Sieverd.	URM-FMA 06
<i>Rhizoglomus intraradices</i> (N.C. Schenck; G.S. Sm.) Sieverd.; G.A. Silva; Oehl	CICG-FRA130A

Fonte: o autor.

3.2 NÚMERO MAIS PROVÁVEL (NMP) DE PROPÁGULOS INFECTIVOS

O número mais provável (NMP) de propágulos infectivos de FMA foi estimado de acordo com Feldmann e Idzack (1994). Como diluente utilizou-se água lavada, seca em estufa a 105°C por 24h. Amostras de solo-inóculo foram diluídas [1:10, 1:100, 1:1000 e 1:10000 (v/v)] e transferidas para recipientes com capacidade para 150mL. Para cada diluição foram usadas cinco repetições, totalizando 20 potes para cada isolado de FMA. Milho foi utilizado como planta isca. Após 30 dias em casa de vegetação, as plantas foram colhidas e as raízes coradas (Phillips e Hayman, 1970) e observadas ao microscópio para verificação da presença ou não de associação micorrízica. Foram consideradas colonizadas as raízes que apresentaram uma das seguintes estruturas próprias de FMA: hifas, arbúsculos, vesículas ou glomerosporos. O NMP de propágulos infectivos de FMA (propágulos cm³solo⁻¹) foi obtido utilizando a tabela de Cochran (1950).

3.3 COLETA DO SOLO E LOCAL DE EXECUÇÃO DOS EXPERIMENTOS

O solo utilizado nos experimentos, do tipo arenoso, foi obtido da camada superior de um Neossolo Quartzarênico. No laboratório de Fertilidade do Solo e Meio Ambiente – Labfert foi caracterizado quimicamente, apresentando as seguintes características: pH = 5,5; P = 7,84 mg dm⁻³; K = 0,13, Al = 0,28, Na = 0,08, Ca = 1,35, Mg = 0,37, H = 1,73, S = 1,95 e

CTC = 3,96 cmol_c dm⁻³; v = 49,24% and m= 12,56%; M.O. = 8,4 g dm⁻³. O solo foi desinfestado em autoclave a 121 °C, por três períodos de 1h cada.

Os experimentos foram conduzidos em casa de vegetação do Laboratório de Microbiologia da Universidade Federal do Vale do São Francisco – UNIVASF (Campus Petrolina), em condições de luz natural.

3.4 EXPERIMENTO 1: A COMPATIBILIDADE FUNCIONAL DE FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES (GLOMEROMYCOTA) EM MUDAS de *PASSIFLORA EDULIS* F. *FLAVICARPA* ESTÁ RELACIONADA COM A POSIÇÃO FILOGENÉTICA DA ESPÉCIE?

3.4.1 Obtenção das mudas e montagem do experimento

As mudas foram obtidas a partir da germinação de sementes oriundas de frutos de maracujás maduros. Os frutos foram despolpados e as sementes lavadas em água corrente, postas para secar em papel toalha e semeadas no mesmo dia em bandejas com areia lavada autoclavada (121 °C/1h). Após a germinação, plântulas com duas folhas foram transplantadas para sacos pretos de polietileno (2 kg) e inoculadas na região das raízes com solo-inóculo contendo aproximadamente 1500 propágulos infectivos de FMA pote⁻¹, correspondendo a: 162, 164, 167, 195,202, 235, 257 e 325 glomerosporos de *G. albida*, *C. etunicatum*, *R. intraradices*, *F. heterogama*, *A. longula*, *A. trappei*, *A. leptoticha* e *P. occultum*, respectivamente. As plantas foram mantidas em casa de vegetação, e durante o período do experimento a umidade relativa e temperatura média foram de 37% e 32 °C, respectivamente. As plantas eram pesadas diariamente e regadas quando necessário, de modo a manter aproximadamente 75% da capacidade de campo. As mudas foram mantidas por 75 dias em casa de vegetação.

3.4.2 Delineamento experimental

O experimento foi conduzido em delineamento experimental inteiramente casualizado utilizando oito tratamentos de inoculação com FMA (*A. longula*, *C. etunicatum*, *G. albida*, *F.heterogama*, *P. occultum*, *R. intraradices*, *A. trappei* e *A. leptoticha*) e um controle sem inoculação, com cinco repetições cada, totalizando 45 unidades experimentais.

3.5 EXPERIMENTO 2: A APLICAÇÃO DE INÓCULO MICORRÍZICO MISTO TEM EFEITO SINÉRGICO SOBRE O DESENVOLVIMENTO DE *PASSIFLORA FOETIDA*?

3.5.1 Obtenção das mudas e montagem do experimento

Mudas de *P. foetida* foram obtidas a partir da germinação de sementes oriundas de frutos maduros despolpados. As sementes foram desinfestadas superficialmente com Hipoclorito de sódio 0,5 % por 5 min, e lavadas repetidas vezes com água destilada. Para superação da dormência as sementes foram imersas em água destilada a 50°C por 5 minutos (Marostega et al., 2013) seguida de imersão em Promalin por 24h, sendo depois semeadas em bandejas com areia lavada autoclavada (121 °C/1h). Após a germinação, plântulas com duas folhas foram transplantadas para sacos pretos de polietileno (2 kg) e inoculadas na região das raízes com solo-inóculo contendo aproximadamente 1500 propágulos infectivos de FMA pote⁻¹, o que corresponde aproximadamente a: 162, 235 e 81 + 117 glomerosporos para os isolados de *G. albida*, *A. trappei* e *G. albida* + *A. trappei*, respectivamente. As plantas foram mantidas em casa de vegetação, e durante o período do experimento a umidade relativa e temperatura média foram de 37% e 32 °C, respectivamente. As plantas foram mantidas em casa de vegetação por 90 dias, período durante o qual foram pesadas diariamente e regadas quando necessário, de modo a manter aproximadamente 75% da capacidade de campo. A umidade relativa e a temperatura na casa de vegetação mantiveram-se, em média, a 37% e 32 °C, respectivamente.

3.5.2 Delineamento experimental

O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado utilizando três tratamentos de inoculação com FMA (*G. albida*, *A. trappei* e mistura de *G. albida* + *A. trappei*) e um controle sem inoculação, com cinco repetições cada, totalizando 20 unidades experimentais.

3.6 EXPERIMENTO 3: A POSIÇÃO FILOGENÉTICA DOS FMA (GLOMEROMYCOTA) INFLUENCIA A RESPOSTA DE CRESCIMENTO DE MUDAS DE *PASSIFLORA EDULIS* F. *FLAVICARPA*, SOB BAIXA DISPONIBILIDADE DE ÁGUA?

3.6.1 Obtenção das mudas e montagem do experimento

Mudas de *P. edulis* foram obtidas como descrito no experimento 2. Para inoculação colocou-se na região das raízes, solo-inóculo contendo aproximadamente 1500 propágulos infectivos de FMA pote⁻¹, o que correspondeu aproximadamente a: 164, 162, 202, 325 e 235 glomerosporos para os isolados de espécies *C. etunicatum*, *G. albida*, *A. longula*, *P. occultum* e *A. trappei*, respectivamente.

Os tratamentos não inoculados receberam 10 mL de filtrado, isento de propágulos de FMA, obtido por meio da suspensão, em um litro de água destilada, de 100 g de mistura de todos os solos-inóculos de FMA. A solução foi agitada intensamente, e após um período de repouso de 10 minutos, foi filtrada através de uma peneira de 45 µm), com o objetivo de reincorporar e equalizar a microbiota presente no solo-inóculo. Os tratamentos com P foram suplementados com 111 mg dm⁻³ de P na forma de superfosfato simples, baseado na recomendação adotada para maracujazeiro amarelo (CAVACANTI et al., 2008). Ao final do 30º dia cada planta recebeu 60 mL de solução nutritiva de Hoagland, sem fósforo (HOAGLAND; ARNON, 1938). Durante o período do experimento a umidade relativa e temperatura média foram 38,3% e 30,9 °C, respectivamente.

3.6.2 Determinação dos níveis de disponibilidade de água

Para assegurar o estabelecimento das mudas no solo e permitir colonização todos os tratamentos foram mantidos por 35 dias com umidade em torno de 75%, controlada por pesagens e irrigações periódicas. Após esse período, foram aplicados níveis de estresse hídrico (25%, 50%, 75% e 100%), sendo o experimento mantido por 70 dias nessas condições, totalizando 105 dias em casa de vegetação. O monitoramento dos teores de umidade do solo foi realizado utilizando o equipamento TDR (*Time Domain Reflectometry*). Utilizou-se o valor médio de seis vasos por tratamento para obter a média de umidade do solo e calcular a quantidade de água a ser repostada para cada tratamento (25%, 50%, 75% e 100%).

3.6.3 Delineamento experimental

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado em arranjo fatorial 7 × 4: sete tratamentos de inoculação [*A. longula*, *C. etunicatum*, *G. albida*, *P. occultum*, *A. trappei* e dois controles sem FMA – sem (NI-SP) e com adição de P (NI-CP)] e quatro níveis de disponibilidade de água (25%, 50%, 75% e 100%), em cinco repetições cada, totalizando 140 unidades experimentais.

3.7 AVALIAÇÕES

Nos três experimentos avaliaram-se: altura, diâmetro do caule, número de folhas (NF), área foliar (AF), biomassa fresca e seca da parte aérea e radicular (BFPA, BSPA, BFR e BSR), relação raiz/parte aérea (R/PA), índice clorofila Falker (ICF), conteúdo de nutrientes na parte aérea, número de glomerosporos (NG) e colonização micorrízica (CM).

Para determinar a área foliar, foi utilizado o medidor de área foliar marca CI – 202 Area Meter (CID Bio Science Inc), com distribuição uniformizada de todas as folhas frescas na prancha, sendo os resultados expressos em cm². Enquanto que o teor de clorofila foi determinado por meio do equipamento Clorofilog®, model CFL 1030, (Falker, Brasil). O aparelho fornece valores denominados índice de clorofila Falker (ICF) proporcional à absorvância da clorofila. Para determinação da biomassa seca, amostras de folhas e raízes de *P. foetida* foram secas em estufa com circulação forçada de ar a 65 °C até peso constante. Após a secagem, além do cálculo da relação R/PA, a parte aérea vegetal foi triturada em moinho do tipo Willye e subamostras de 0,5 g foram mineralizadas por digestão nítrico-perclórica para posterior determinação dos teores de Ca, Mg, Fe, Zn, Cu e Mn, por espectrofotometria de absorção atômica (EAA); P por colorimetria e K, por fotometria de emissão de chama. O teor de N foi determinado após digestão com ácido sulfúrico em presença de uma mistura de selênio em pó, sulfato de cobre e sulfato de potássio, pelo método micro-Kjeldahl. Todas as análises seguiram o protocolo de Miller (1997).

O incremento da altura foi calculado utilizando a fórmula de Baon et al. (1993): $I (\%) = [(Tr-T)/T].100$, onde $I (\%)$ = incremento da variável, Tr = valor médio para o tratamento micorrizado e T = valor médio do controle não inoculado no solo sem substrato. Para o cálculo da taxa de crescimento relativo das plantas utilizaram-se os dados da altura das plantas e aplicou-se a fórmula: Taxa de Crescimento Relativo (TCR) = altura final - altura inicial/tempo.

Glomerosporos foram extraídos de alíquotas de 50g de solo de cada amostra por peneiramento úmido (GERDEMANN; NICOLSON, 1963) seguido de centrifugação em água e sacarose 50% (JENKINS, 1964). A colonização micorrízica foi estimada em 100 fragmentos de 1 cm (GIOVANNETTI; MOSSE, 1980) de raízes diafanizadas e coloradas com azul de Trypan (PHILLIPS; HAYMAN, 1970). Para o experimento 3, a colonização total micorríza foi estimada pelo método de McGonigle et al. (1990), com identificação da presença e do tipo de estruturas micorrízicas (arbúsculos - CA, vesículas - CV ou hifas - CH).

3.8 ANÁLISE ESTATÍSTICA

Experimento 1: Quando necessário, as variáveis dependentes foram transformadas usando o $\log(x+1)$, arcoseno ($\sqrt{x}/100$), para glomerosporos e colonização micorrízica, respectivamente, ou Box-Cox para alcançar requisitos de homogeneidade de variância ($P > 0,05$). Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as médias comparadas pelo teste de Duncan ($P \leq 0,05$) utilizando o programa R (R Core Team, 2016) versão 3.3.1. Para construção dos dendogramas a partir da análise de similaridade das espécies de FMA, em relação ao benefício no crescimento e absorção de nutrientes, foram utilizados a distância de Bray-Curtis com auxílio do programa Primer 6.0 (CLARKE; GORLEY, 2006).

Experimento 2: De modo a satisfazer a homogeneidade de variância, os dados de quantidade de glomerosporos foram transformados em $\log(x + 1)$ e os de colonização micorrízica em arco seno ($\sqrt{x}/100$). Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as médias comparadas pelo teste de Duncan ($P \leq 0,05$) utilizando o programa R (R Core Team, 2016) versão 3.3.1.

Experimento 3: Para satisfazer a homogeneidade de variância, os dados de quantidade de glomerosporos foram transformados em $\log(x + 1)$ e os de colonização micorrízica em arco seno ($\sqrt{x}/100$). Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as médias comparadas pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$) e quando houve significância ($P < 0,05$) para os intervalos de capacidade de campo, foi realizada uma análise de regressão utilizando o programa R (R Core Team, 2016) versão 3.3.1.

3 ANÁLISE DOS RESULTADOS

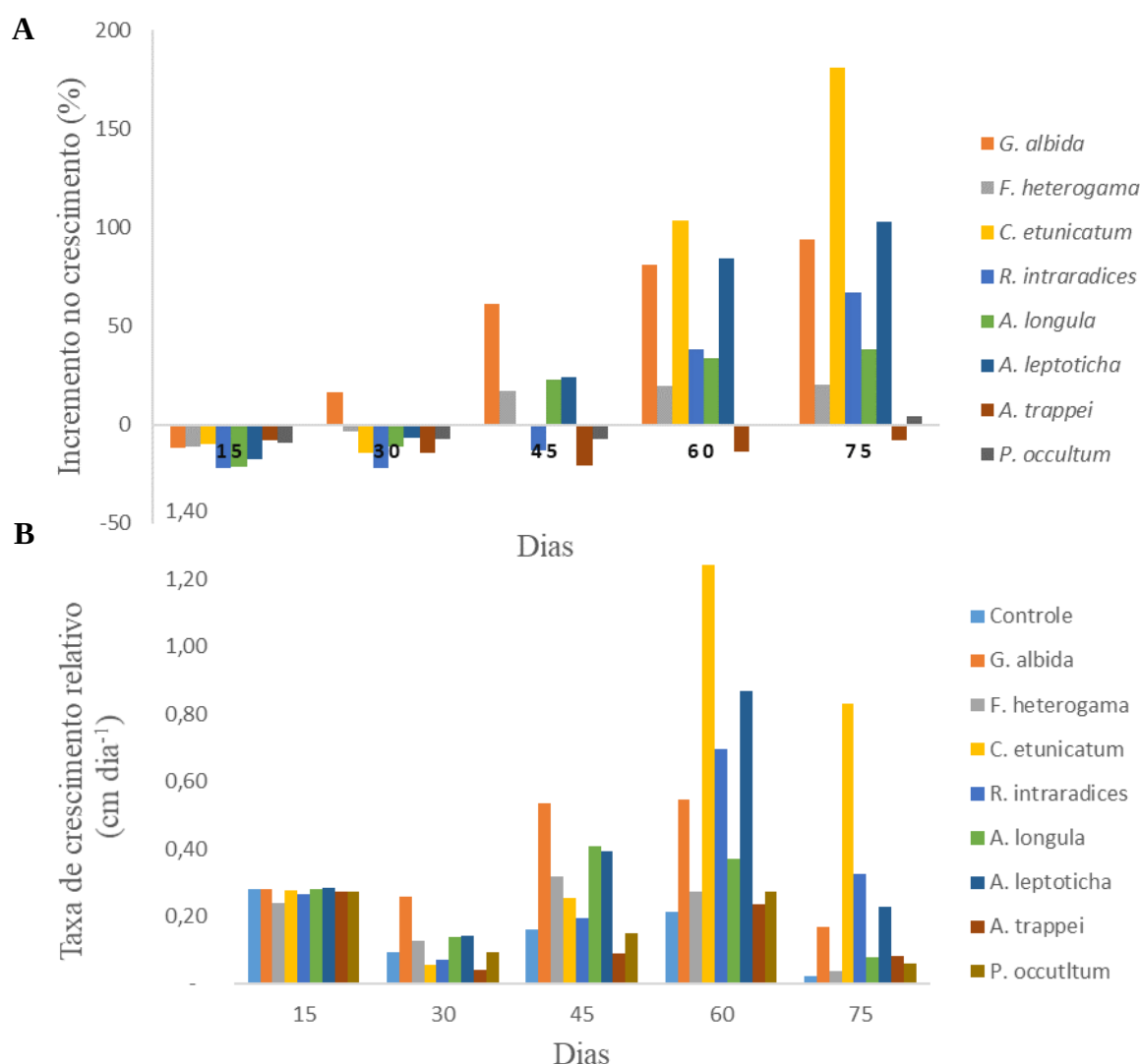
Experimento 1. A compatibilidade funcional de fungos micorrízicos arbusculares (Glomeromycota) em mudas de *Passiflora edulis* f. *flavicarpa* está relacionada com a posição filogenética da espécie?

Em geral, as mudas de maracujazeiro associadas com os FMA foram beneficiadas pela micorrização para os parâmetros avaliados (Tabelas 4 a 5), mas houve uma alta variação no incremento da altura promovido pelos diferentes isolados de FMA (Figura 4).

Das oito espécies testadas, *A. trappei* não incrementou o crescimento das mudas de maracujazeiro, em relação ao controle (Figura 4A), e para *P. occultum* só foi possível observar um pequeno incremento (4%) aos 75 dias após a inoculação. A associação com *C.*

etunicatum resultou em maior incremento (180%) no crescimento do maracujazeiro, enquanto para as outras espécies o incremento médio proporcionado foi de aproximadamente 65% (Figura 4). Os FMA induziram incrementos diferenciados com relação ao tempo, sugerindo dois tipos de indução de resposta: rápida (*G.albida*; 30 dias) e tardia (*P. occultum*; 75 dias) (Figura 4B). Apesar de alguns isolados terem proporcionado maiores incrementos na altura aos 75 dias, houve redução na taxa de crescimento das mudas após 60 dias, em todos os tratamentos inoculados e no controle não inoculado (Figura 4B).

Figura 4. (A) Incremento na altura de mudas de *Passiflora edulis* f. *flavicarpa* em relação ao controle não inoculado; (B) taxa de crescimento após a inoculação com oito isolados de FMA.



Fonte: O autor

De modo geral, nas plantas não inoculadas houve tendência em restringir a produção de folhas e a expansão foliar (Tabela 5). Em média, as plantas inoculadas apresentaram área foliar de 460,2 cm², enquanto as não inoculadas apenas 241,7 cm². Os isolados que contribuíram para os maiores valores de área foliar foram: *G. albida*, *F. heterogama*, *C. etunicatum*, *R. intraradices*, *A. longula* e *A. leptoticha*; destes, apenas *G. albida*, *A. longula*, *R. intraradices*, e *A. leptoticha* contribuíram também para a produção de BFPA, BSPA, BFR e BSR (Tabela 6), com maiores benefícios da inoculação para a parte aérea. Maiores incrementos na biomassa seca da parte aérea foram observados em mudas de *P. edulis* que receberam inóculo de FMA dos gêneros *Gigaspora* (145%), *Acaulospora* (123%) e *Ambispora* (123%). Por outro lado, em comparação com o controle, *A. trappei* e *P. occultum* não beneficiaram a produção de biomassa fresca e seca das raízes e parte aérea, tampouco as demais variáveis de crescimento (altura, número de folhas, diâmetro do caule e área foliar).

Embora plantas não micorrizadas e micorrizadas por *A. trappei* e *P. occultum* tenham apresentado menor produção de biomassa fresca da parte aérea, o teor de clorofila foi maior (Tabela 5 e 6).

Tabela 5. Altura, diâmetro do caule, número de folhas, área foliar e teor de clorofila total em mudas de *Passiflora edulis* f. *flavicarpa* inoculadas com oito isolados de FMA, 75 dias após a inoculação em casa de vegetação.

Tratamentos	Altura (cm)	Diâmetro (mm)	Nº de folhas	Área foliar (cm ²)	Clorofila total (ICF)
Controle	15,3 cd	2,8 c	7,8 c	241,7 b	53,4 a
<i>G. albida</i>	29,7 ab	4,6 a	9,6 ab	549,7 a	30,2 c
<i>F. heterogama</i>	18,4 bc	4,3 ab	9,6 ab	444,1 a	39,3 b
<i>C. etunicatum</i>	43,0 a	3,9 ab	10,2 ab	480,5 a	37,3 bc
<i>R. intraradices</i>	25,6 ab	3,5 bc	11,0 a	492,7 a	37,3 bc
<i>A. longula</i>	21,2 ab	4,5 a	9,4 b	554,1 a	34,0 bc
<i>A. leptoticha</i>	31,1 a	4,1 ab	10,0 ab	552,1 a	36,0 bc
<i>A. trappei</i>	14,1 b	2,7 c	9,2 b	262,9 b	49,6 a
<i>P. occultum</i>	15,9 cd	3,0 bc	9,0 bc	316,1 b	48,5 a

Médias seguidas da mesma letra minúscula, na coluna, não diferem significativamente pelo teste de Duncan a 5%. Fonte: o autor.

A relação R:PA foi influenciada positivamente pela inoculação. Os tratamentos com *G. albida*, *F. heterogama*, *C. etunicatum*, *A. longula* e *A. leptoticha* induziram taxas significativamente superiores à das plantas controle (Tabela 6).

Tabela 6. Biomassa fresca da parte aérea (BFPA), biomassa seca da parte aérea (BSPA), biomassa fresca radicular (BFR), biomassa seca radicular (BSR) e relação raiz e parte aérea (R:PA) de mudas de *Passiflora edulis* f. *flavicarpa* inoculadas com oito isolados de FMA, 75 dias após a inoculação.

Tratamentos	BFPA (g)	BSPA (g)	BFR (g)	BSR (g)	R:PA
Controle	5,2 c	1,8 d	1,5 b	0,4 c	0,22 d
<i>G. albida</i>	10,5 a	4,4 a	5,3 a	1,4 a	0,32 ab
<i>F. heterogama</i>	9,0 bc	3,2 b	4,8 a	1,1 ab	0,34 a
<i>C. etunicatum</i>	9,9 a	3,1 bc	4,3 a	1,0 ab	0,32 abc
<i>R. intraradices</i>	9,8 a	3,4 b	4,1 a	0,9 b	0,26 bcd
<i>A. longula</i>	11,0 a	4,0 a	5,8 a	1,3 a	0,33 ab
<i>A. leptoticha</i>	11,5 a	4,0 a	4,9 a	1,2 a	0,30 abc
<i>A. trappei</i>	5,1 c	1,6 c	1,5 b	0,3 c	0,19 cd
<i>P. occultum</i>	6,6 bc	2,2 bc	1,9 b	0,4c	0,18 d

Médias seguidas da mesma letra minúscula, na coluna, não diferem significativamente pelo teste de Duncan a 5%. Fonte: o autor.

O número de glomerosporos e a colonização micorrízica variaram entre os tratamentos. *Acaulospora longula* produziu mais glomerosporos (Tabela 7), por outro lado, as maiores taxas de colonização radicular foram observadas em mudas associadas a *G. Albida* (Tabela 7). Ao se comparar a eficiência desses FMA em incrementar o crescimento das plantas (Figura 4), constata-se que *C. etunicatum* e *A. leptoticha* foram mais eficientes. Mudas inoculadas com *A. trappei* e *P. occultum* apresentaram baixo percentual de colonização radicular (<17%). As raízes das plantas controle não foram colonizadas.

Tabela 7. Número de glomerosporos e colonização radicular de mudas *P. edulis*, inoculadas com oito espécies de FMA, 75 dias após a inoculação.

Tratamentos	Nº de glomerosporos g ⁻¹	Colonização micorrízica (%)
Controle	0,0 d	0,0 e
<i>G. albida</i>	16,1 b	98,8 a
<i>F. heterogama</i>	12,7 b	92,0 ab
<i>C. etunicatum</i>	4,1 c	31,2 cd
<i>R. intraradices</i>	15,7 b	50,0 c
<i>A. longula</i>	64,5 a	80,4 b
<i>A. leptoticha</i>	13,6 b	52,0 c
<i>A. trappei</i>	2,4 c	16,4 d
<i>P. occultum</i>	0,2 d	14,4 d

Médias seguidas da mesma letra minúscula, na coluna, não diferem significativamente pelo teste de Duncan a 5%. Fonte: o autor.

Houve variação substancial entre os FMA na capacidade de influenciar o conteúdo de nutrientes nos tecidos da parte aérea de *P. edulis* (Tabelas 8 e 9). Alguns isolados de FMA

que promoveram maior crescimento e desenvolvimento das mudas não produziram benefícios em relação ao aporte de P. Entre os isolados testados, dois (*R. intraradices* e *G. albida*) destacaram-se por induziram aumento no conteúdo de nutrientes do vegetal, refletindo na biomassa total da planta. Em geral, *R. intraradices* e *A. leptoticha* promoveram maior absorção dos macronutrientes, enquanto *G. albida* de micronutrientes.

Tabela 8. Conteúdo de macronutrientes de mudas de *Passiflora edulis* em resposta à micorrização com oito isolados de FMA, após 75 dias em casa de vegetação.

Tratamentos	P	K	Ca mg planta ⁻¹	Mg	N
Controle	0,54 d	19,29 d	10,71 c	2,11 c	36,94 b
<i>G. albida</i>	1,51 cd	53,72 ab	35,40 a	7,64 a	41,09 b
<i>F. heterogama</i>	2,37 cd	47,74 ab	23,71 ab	5,15 b	39,76 b
<i>C. etunicatum</i>	1,14 de	37,13 bc	29,10 ab	6,25 ab	43,86 b
<i>R. intraradices</i>	6,45 b	64,73 a	23,38 b	5,32 b	56,30 a
<i>A. longula</i>	1,55 cd	40,43 bc	32,32 a	7,54 a	36,26 b
<i>A. leptoticha</i>	10,05 a	65,71 a	27,24 ab	5,40 a	45,14 b
<i>A. trappei</i>	3,68 c	24,80 cd	11,07 c	2,26 c	42,64 b
<i>P. occultum</i>	2,33 cd	44,35 b	13,89 c	2,78 c	55,10 a

Médias seguidas da mesma letra minúscula, na coluna, não diferem significativamente pelo teste de Duncan a 5%. Fonte: o autor.

Em geral, as espécies basais (*A. trappei* e *P. occultum*) não proporcionaram benefícios, em relação à absorção de macro e micronutrientes nas mudas de *P. edulis*, em comparação aos demais tratamentos. *A. leptoticha*, que também é uma espécie basal, teve comportamento diferente das demais espécies do grupo, em relação ao estímulo promovido para absorção de P, K, Ca, Mg e Mn pelas plantas.

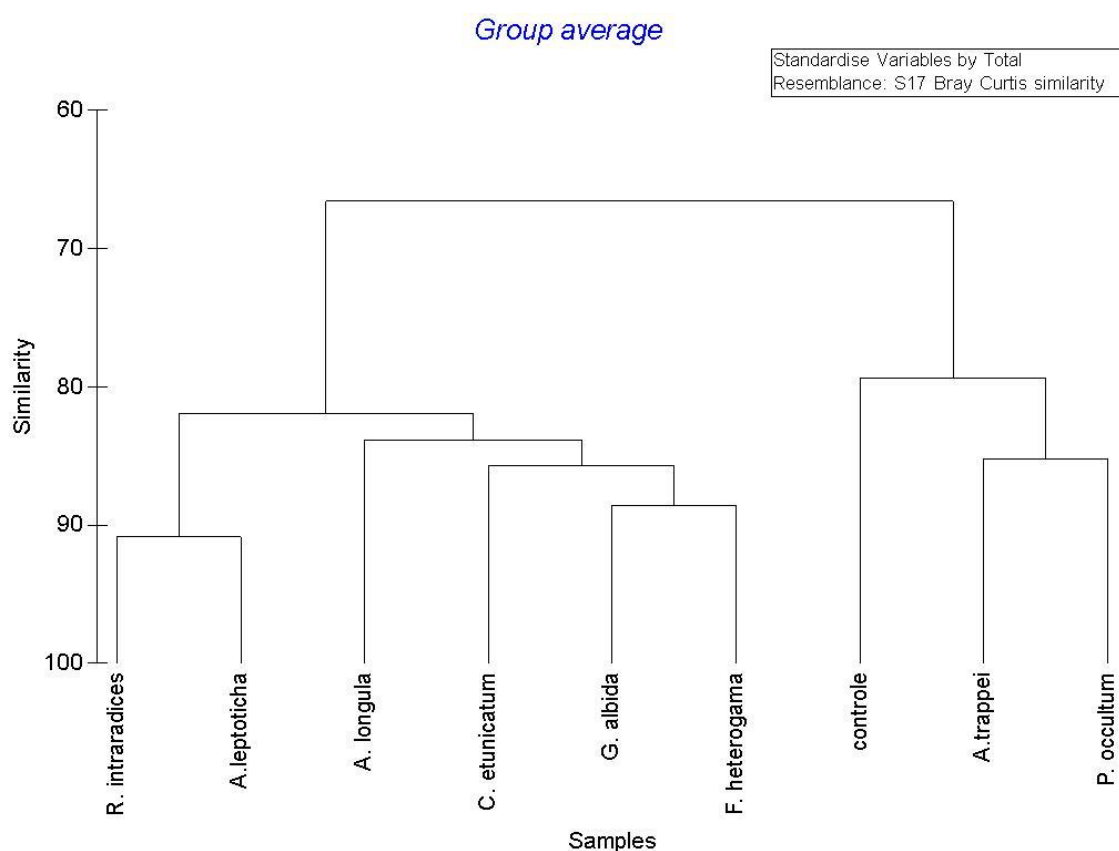
Tabela 9. Conteúdo de micronutrientes de plantas de *Passiflora edulis* em resposta à micorrização com oito espécies de FMA, após 75 dias em casa de vegetação.

Tratamentos	Cu	Fe	Mn	Zn
	$\mu\text{g planta}^{-1}$			
Controle	0,018 bc	0,325 bc	0,550 c	0,033 c
<i>G. albida</i>	0,032 a	0,758 a	1,872 a	0,139 a
<i>F. heterogama</i>	0,025 abc	0,307 c	1,119 b	0,085 b
<i>C. etunicatum</i>	0,023 bc	0,380 abc	1,343 b	0,071 b
<i>R. intraradices</i>	0,023 ab	0,216 c	0,614 c	0,082 b
<i>A. longula</i>	0,026 ab	0,508 ab	2,002 a	0,099 b
<i>A. leptoticha</i>	0,017 c	0,221 c	1,090 b	0,088 b
<i>A. trappei</i>	0,008 d	0,092 d	0,390 c	0,028 c
<i>P. occultum</i>	0,009 d	0,005 d	0,319 c	0,088 b

Médias seguidas da mesma letra minúscula, na coluna, não diferem significativamente pelo teste de Duncan a 5% Fonte: o autor.

O dendrograma utilizando todas as variáveis de crescimento e de conteúdo de nutrientes nas mudas de maracujazeiro amarelo (Figura 5) mostra a formação de três grupos: grupo de alta performance – constituído por isolados que promoveram maior incremento nos parâmetros de crescimento e no conteúdo de macro e micronutrientes (*A. longula*, *C. etunicatum*, *G. albida* e *F. heterogama*), grupo de performance intermediária – caracterizado por isolados que proporcionaram incremento no crescimento e no conteúdo de alguns nutrientes (*R. intraradices* e *A. leptoticha*) e grupo de baixa performance – constituído por isolados que não beneficiaram as plantas em termos de crescimento e conteúdo de nutrientes (*A. trappei* e *P. occultum*).

Figura 5. Dendrograma de funcionalidade de oito espécies de FMA agrupadas pelas variáveis de crescimento e de conteúdo de nutrientes (macro e micronutrientes) em *Passiflora edulis* f. *flavicarpa*.

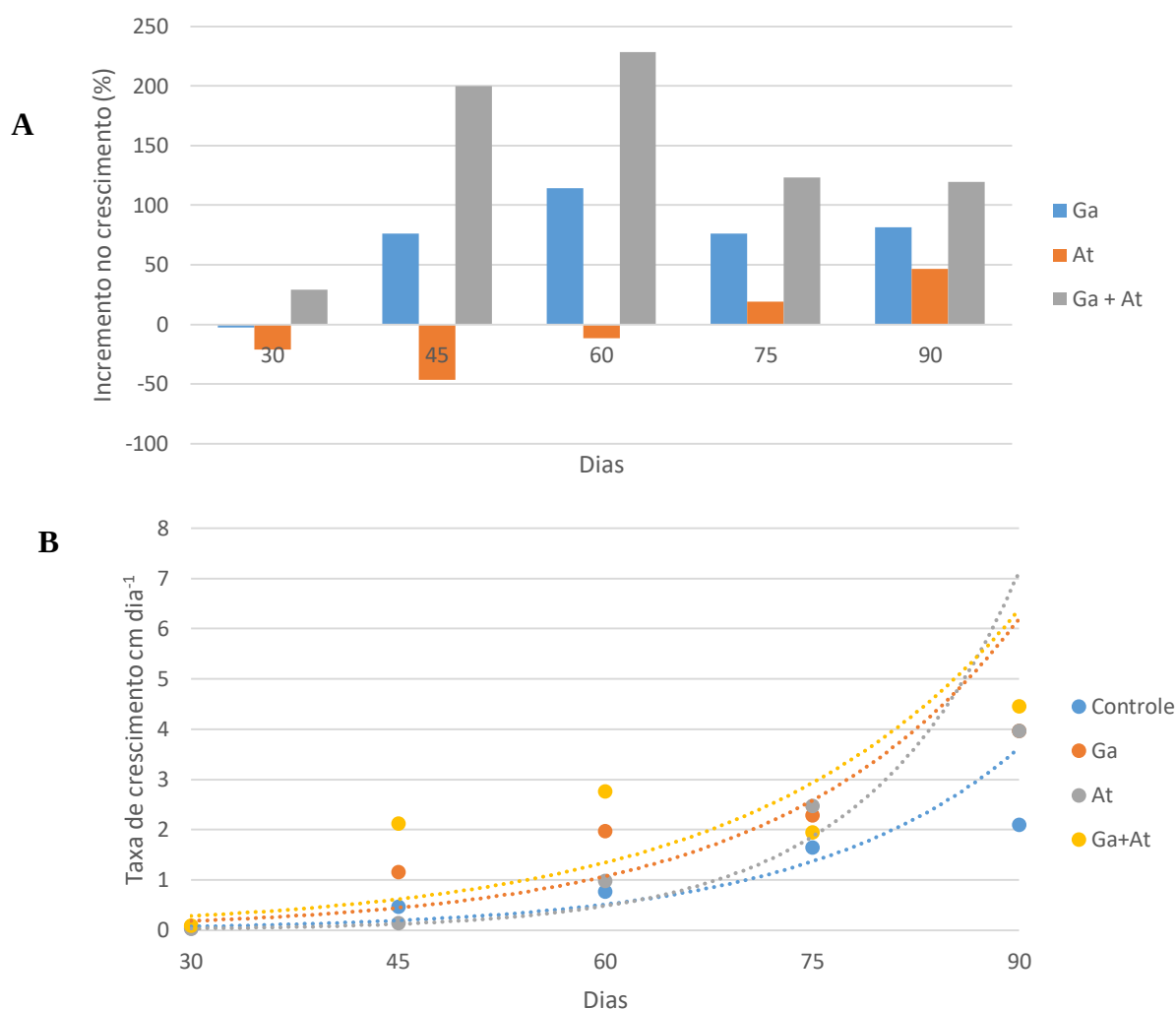


Fonte: O autor.

Experimento 2: A aplicação de inóculo micorrízico misto tem efeito sinérgico sobre o desenvolvimento de *Passiflora foetida*?

Em geral, as mudas de *P. foetida* foram beneficiadas pela micorrização, sendo constatado efeito sinérgico positivo decorrente da inoculação mista (*G. albida* + *A. trappei*) no crescimento das mudas. Esses fungos associados induziram resposta rápida (30 dias) e geraram incrementos de 119% na altura do maracujazeiro silvestre aos 90 dias. Por outro lado, *G. albida* e *A. trappei*, isoladamente, promoveram incrementos de 81,6% e 46,5%, respectivamente, ao final do experimento (Figura 6A). O incremento no crescimento das mudas inoculadas com *G. albida* foi registrado aos 45 dias, enquanto nas associadas com *A. trappei* isso ocorreu aos 75 dias (Figura 6A). Em todos os tratamentos a taxa de crescimento aumentou gradativamente com o passar do tempo, com o controle sempre apresentando a menor taxa (Figura 6B).

Figura 6. (A) Incremento na altura de mudas de *Passiflora foetida* em relação ao controle não inoculado e (B) taxa de crescimento relativo aos 15, 30, 45, 60, 75 e 90 dias após a inoculação com *G. albida* (Ga), *A. trappei* (At) e mistura *G. albida* + *A. trappei* (Ga + At).



Fonte: O autor

Não houve efeito da inoculação com FMA para o diâmetro do caule e nº de folhas (Tabela 10). A combinação dos isolados de FMA promoveu aumento na área foliar, BFPA, BSPA, BFR e BSR (Tabelas 10 e 11 e Figura 7), resultando em incrementos de 30,5%, 72,3%, 78,2, 42,3%, 59,5%, respectivamente, embora tenha propiciado menor teor de clorofila (Tabela 11).

Tabela 10. Altura, número de folhas, diâmetro do caule, área foliar e teor de clorofila total em mudas de *Passiflora foetida* inoculadas com *Gigaspora albida* (Ga), *Archaeospora trappei* (At) e mistura de Ga + At, 90 dias após a inoculação em casa de vegetação.

Tratamentos	Altura (cm)	Nº de folhas	Diâmetro do caule (mm)	Área foliar (cm ²)	Clorofila Total (ICF)
Controle	80,8 c	24,2 a	1,8 a	313,4 b	39,8 a
Ga	146,8 ab	32,4 a	2,0 a	340,4 b	29,6 b
At	118,4 b	30,4 a	2,2 a	350,9 b	38,3 a
Ga + At	177,4 a	36,3 a	2,0 a	494,9 a	23,4 c
CV%	18,95	29,47	15,46	24,35	10,93

Médias seguidas da mesma letra minúscula, na coluna, não diferem significativamente pelo teste de Tukey a 5%. Fonte: O autor

Em geral, quando inoculados isoladamente os FMA não beneficiaram as mudas de *P. foetida*, não diferindo do controle não micorrizado na maioria das variáveis avaliadas ($p < 0,05$), exceto para altura, BFPA, BSPA e Fe, em mudas associadas a *G. albida*. Registrou-se maior incremento da BFPA nas mudas micorrizadas, mas não houve diferença na relação R:PA com relação ao controle.

As plantas controle e micorrizadas por *A. trappei* apresentaram menor produção de BFPA, enquanto o teor de clorofila foi maior do que nos demais tratamentos (Tabelas 10 e 11).

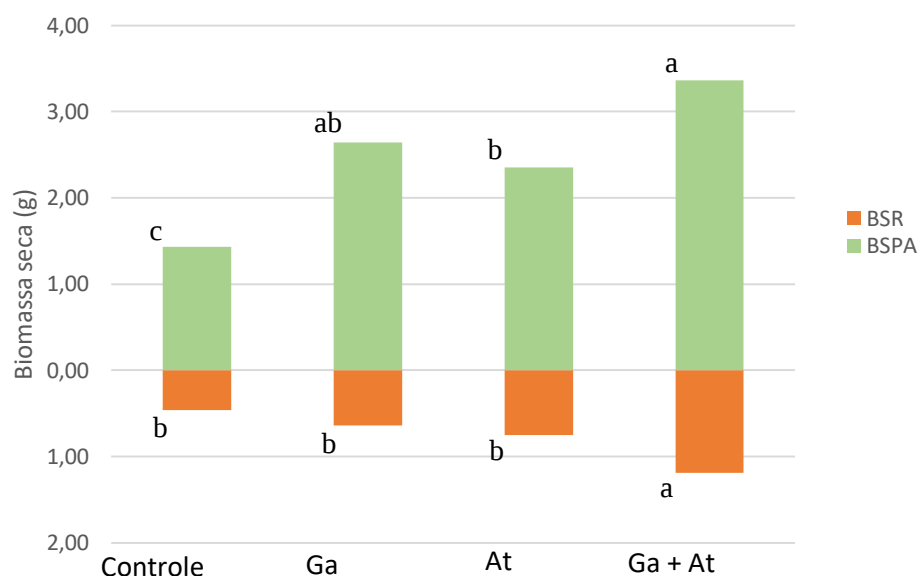
Não foi detectada colonização micorrízica nas plantas controle. Maior CM foi registrado nas plantas associadas a *G. albida* (98%) e ao inóculo misto (97%); as mudas inoculadas com *A. trappei* apresentaram CM relativamente baixa (28,8%). *Archaeospora trappei* apresentou maior esporulação do que *G. albida*.

Tabela 11. Biomassa fresca da parte aérea (BFPA), biomassa fresca radicular (BFR), relação raiz/parte aérea (R:PA), número de glomerosporos (NG) e colonização micorrízica (CM) de mudas de *P. foetida* inoculadas com *Gigaspora albida* (Ga), *Archaeospora trappei* (At) e mistura Ga + At, 90 dias após a inoculação.

Tratamentos	BFPA (g)	BFR (g)	R:PA	NG (g ⁻¹)	CM (%)
Controle	3,70 b	2,86 b	0,31 a	0,0 c	0,0 c
GA	6,47 a	3,35 b	0,24 a	21,0 b	98,0 a
At	6,00 b	4,40 ab	0,32 a	34,4 a	28,8 b
Ga + At	8,23 a	6,15 a	0,35 a	23,6 b	97,2 a
CV%	23,87	31,37	44,89	10,03	15,93

Médias seguidas da mesma letra minúscula, na coluna, não diferem significativamente pelo teste de Tukey a 5%. Fonte: O autor.

Figura 7. Biomassa seca da parte aérea (BSPA) e radicular (BSR) de *Passiflora foetida* após 90 dias após a inoculação com *Gigaspora albida* (Ga), *Archaeospora trappei* (At) e mistura *G. albida* + *A. trappei* (Ga + At).



Médias seguidas da mesma letra, na mesma variável, não diferem significativamente pelo teste de Duncan a 5%. Fonte: O autor.

O mesmo efeito sinérgico positivo da inoculação com *G. albida* e *A. trappei* no crescimento das mudas foi constatado para a absorção de nutrientes, com destaque para P e Cu (Tabelas 12 e 13).

Tabela 12. Conteúdo de macronutrientes de plantas de *Passiflora foetida* em resposta à micorrização com *Gigaspora albida* (Ga), *Archaeospora trappei* (At) e mistura Ga + At, após 90 dias em casa de vegetação.

Tratamentos	P	K	Ca	Mg	N
	mg planta ⁻¹				
Controle	3,62 b	28,69 a	16,48 a	1,76 a	23,56 a
Ga	5,00 ab	53,16 a	21,44 a	2,93 a	31,56 a
At	5,27 ab	39,46 a	17,17 a	2,59 a	32,82 a
Ga + At	7,69 a	49,16 a	15,50 a	2,47 a	29,78 a
CV%	34,93	33,74	49,60	47,92	22,49

Médias seguidas da mesma letra minúscula, na coluna, não diferem significativamente pelo teste de Duncan a 5%. Fonte: O autor.

Em geral, para os tratamentos com um único isolado de FMA não foram observados benefícios em relação à absorção de nutrientes pelas plantas, em comparação ao controle, exceto para a absorção de Cu e Fe, mais acumulados na parte aérea das mudas associadas a *G. albida*.

Tabela 13. Conteúdo de micronutrientes de plantas de *Passiflora foetida* em resposta à micorrização com *Gigaspora albida* (Ga), *Archaeospora trappei* (At) e mistura Ga + At, após 90 dias em casa de vegetação.

Tratamentos	Cu	Fe	Mn	Zn
$\mu\text{g planta}^{-1}$				
Controle	0,01 b	0,17 c	0,69 a	0,05 a
<i>G. albida</i>	0,02 b	0,42 a	1,37 a	0,10 a
<i>A. trappei</i>	0,02 b	0,22 bc	0,64 a	0,06 a
Ga + At	0,10 a	0,37 ab	1,16 a	0,11 a
CV%	26,21	44,69	49,73	47,6%

Médias seguidas da mesma letra minúscula, na coluna, não diferem significativamente pelo teste de Duncan a 5%. Fonte: O autor.

Experimento 3: A posição filogenética dos FMA (Glomeromycota) influencia a resposta de crescimento de mudas de *Passiflora edulis* f. *flavicarpa*, sob baixa disponibilidade de água?

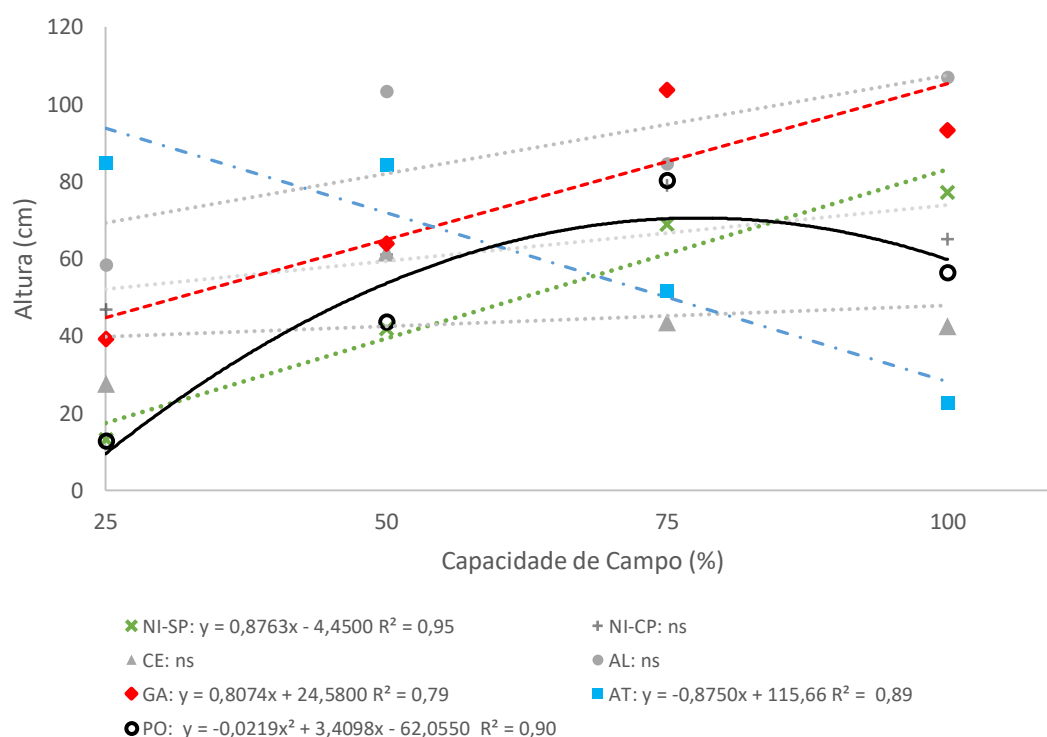
Não houve interação significativa entre a inoculação com FMA e a intensidade de estresse hídrico para as variáveis nº de folhas, BFPA, BSPA e BFR, mas a disponibilidade de água influenciou altura, diâmetro do caule, biomassa seca da parte aérea e relação raiz/parte aérea. Para as variáveis que não apresentaram efeito de interação, em geral, entre os isolados de FMA, *A. longula* e *G. albida* proporcionaram mais benefícios, independente da disponibilidade de água no solo (Apêndice A).

Houve grande variação entre os benefícios promovidos pelos FMA às mudas de *Passiflora* sob condições limitantes de água, mas, de modo geral, o aumento do estresse hídrico causou uma diminuição significativa nos parâmetros de crescimento. Plantas associadas a *P. occultum* e não inoculadas com adição de P (NI-SP) promoveram menor incremento nos parâmetros de crescimento e nutricionais em solo com maior nível de estresse (25%).

Plantas de maracujazeiro inoculadas com *C. etunicatum*, *A. longula* e não inoculadas, mas com adição de P (NI-CP), não tiveram variações significativas na altura em função da

disponibilidade hídrica (Figura 8). Mudas associadas a *G. albidiae* NI-SP apresentaram aumento linear com aumento da disponibilidade de água; fato inverso ocorreu com as mudas associadas com *A. trappei*, constatando-se ainda que mudas associadas a *P. occultum* tiveram seu crescimento máximo quando cultivadas em solo próximo a 78% de umidade como previsto na regressão (Figura 8).

Figura 8. Altura de *Passiflora edulis* f. *flavicarpa* inoculadas com cinco espécies de FMA: *Claroideoglomus etunicatum* (CE); *Acaulospora longula* (AL); *Gigaspora albida* (GA); *Archaeospora trappei* (AT) e *Paraglomus occultum* (PO); e dois controles sem FMA: sem (NI-SP) e com adição de P (NI-CP); em níveis crescentes de disponibilidade de água 25%, 50%, 75% e 100% no solo.



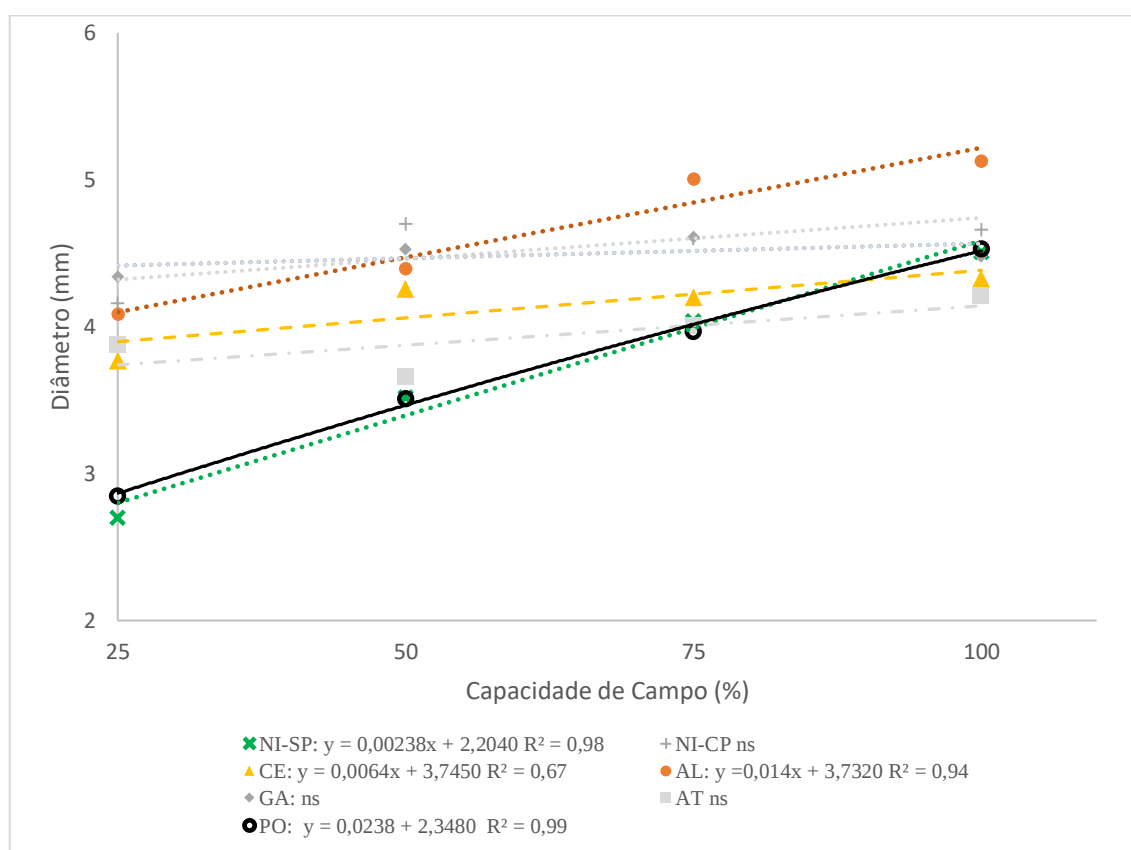
Fonte: O autor

Em solo com baixa disponibilidade hídrica (< 50%), verifica-se que mudas micorrizadas com *A. trappei* foram beneficiadas na altura, destacando-se por apresentar resposta positiva frente a uma condição limitante para o desenvolvimento da maioria das plantas (Figura 8).

O aumento da disponibilidade hídrica proporcionou incremento no diâmetro do caule independente do tratamento de inoculação, com destaque para mudas associadas com *A. longula* (Figura 9). Com exceção do tratamento com *P. occultum*, o diâmetro do caule de *P.*

edulis foi incrementado pela associação com os FMA em baixa disponibilidade de água (25%), principalmente em comparação ao tratamento NI-SP.

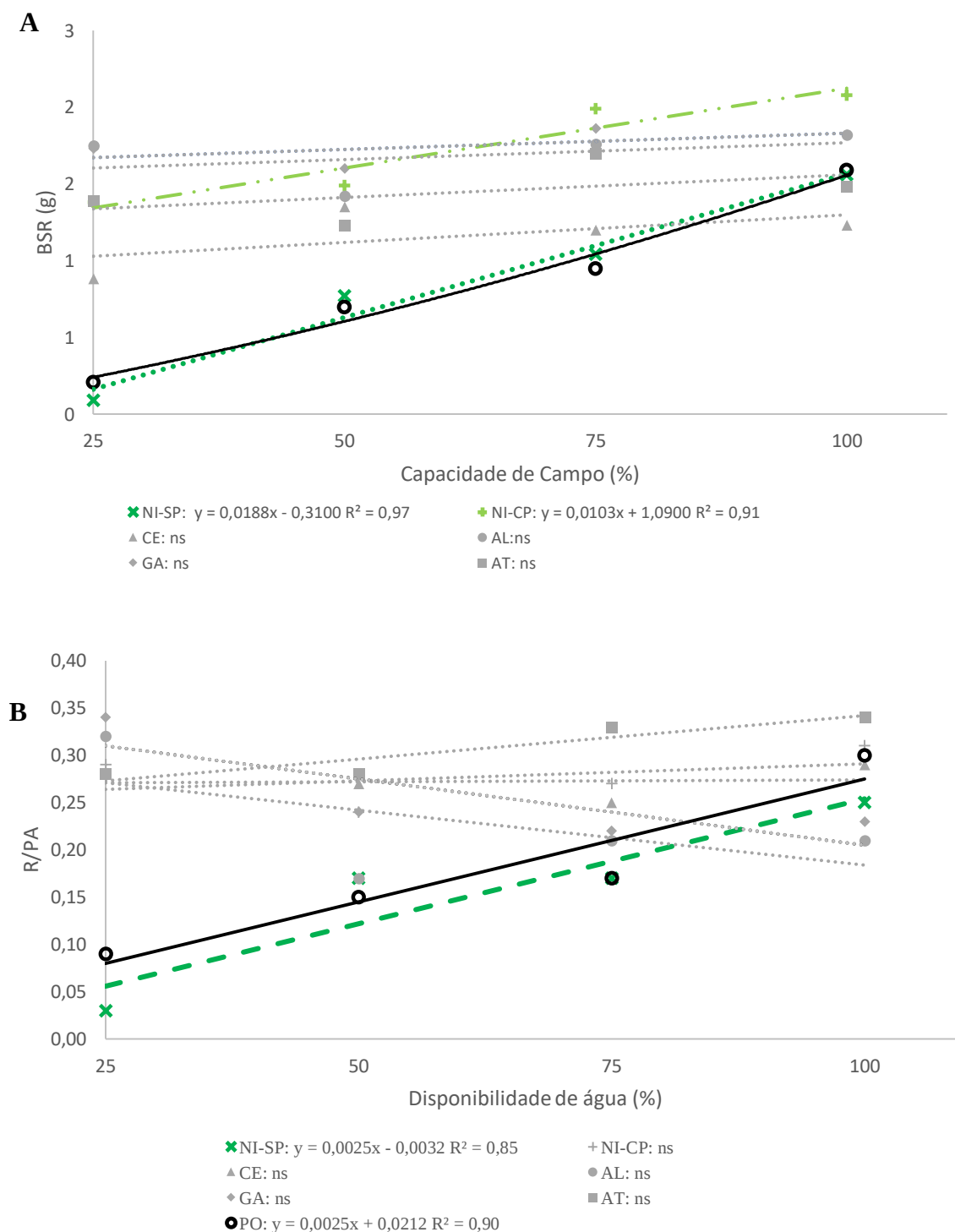
Figura 9. Diâmetro do caule de *Passiflora edulis* f. *flavicarpa* inoculadas com cinco espécies de FMA: *Claroideoglossum etunicatum* (CE); *Acaulospora longula* (AL); *Gigaspora albida* (GA); *Archaeospora trappei* (AT) e *Paraglossum occultum* (PO); e dois controles sem FMA: sem (NI-SP) e com adição de P (NI-CP); em níveis crescentes de disponibilidade de água 25%, 50%, 75% e 100% no solo.



Fonte: O autor

Plantas dos tratamentos com *P. occultum* e NI-SP apresentaram resposta similar ao observado para o diâmetro do caule com os níveis crescente de disponibilidade hídrica, ou seja, tiveram menores BSR nos menores níveis (Figura 10A) e consequentemente apresentaram menor relação R/PA em 25% de disponibilidade hídrica (Figura 10B).

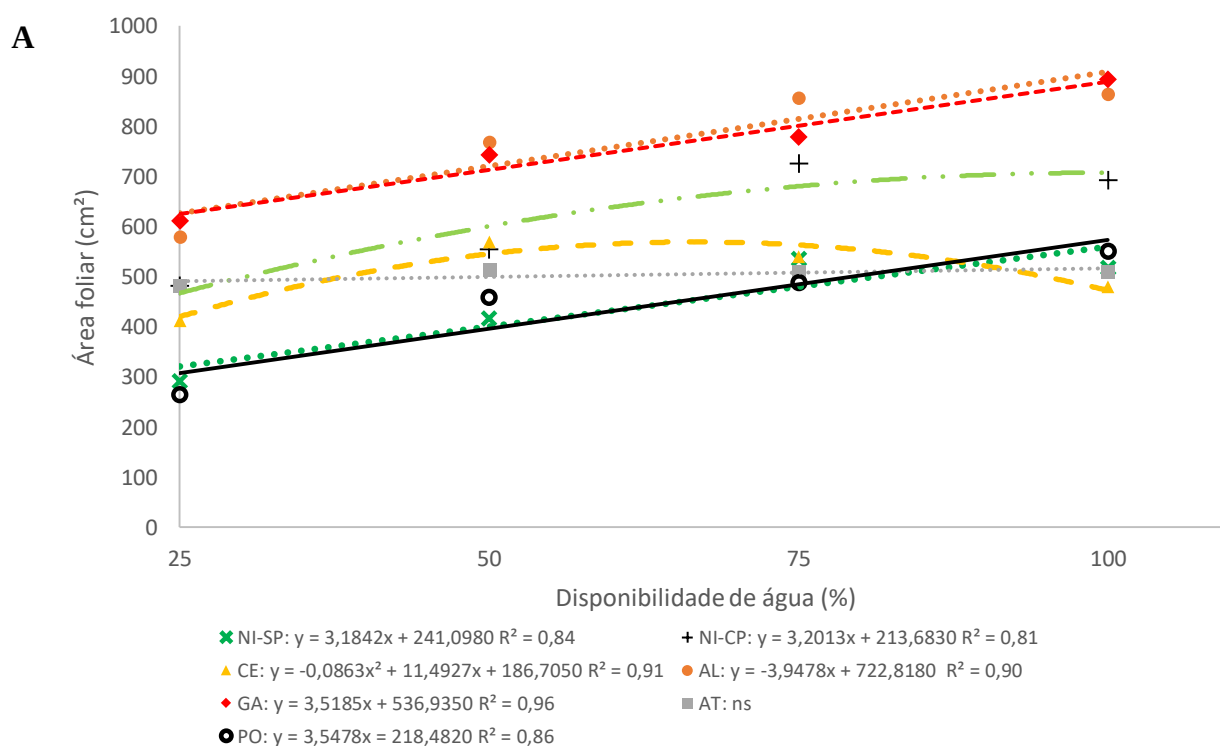
Figura 10. A – Biomassa seca radicular e B - relação raiz:parte aérea (R/PA) de *Passiflora edulis* f. *flavicarpainoculada* com cinco espécies de FMA: *Claroideoglomus etunicatum* (CE); *Acaulospora longula* (AL); *Gigaspora albida* (GA); *Archaeospora trappei* (AT) e *Paraglomus occultum* (PO); e dois controles sem FMA: sem (NI-SP) e com adição de P (NI-CP); em níveis crescentes de disponibilidade de água 25%, 50%, 75% e 100% no solo.

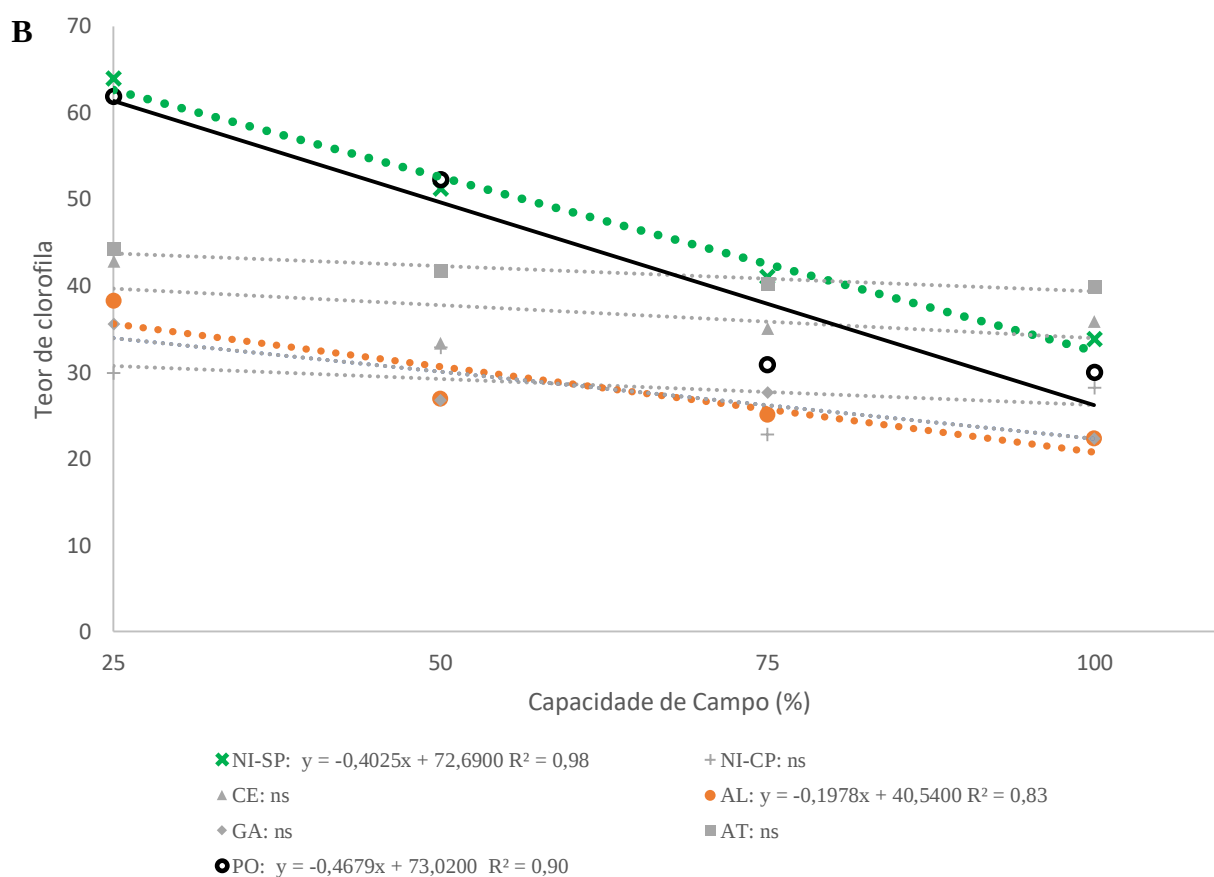


Fonte: O autor.

Houve menor desenvolvimento da área foliar com redução da umidade do solo (Figura 11A). A inoculação com *G. albida* e *A. longula* resultou, em todos os níveis de disponibilidade hídrica, em maiores valores de área foliar, destacando-se dos demais tratamentos. Embora com menores valores de área foliar do que os proporcionados por *G. albida* e *A. longula*, a inoculação com *C. etunicatum* resultou em comportamento de regressão quadrática, com maior benefício entre 50 e 75% de disponibilidade hídrica. *Paraglomus occultum* não proporcionou incremento da área foliar, principalmente independente da disponibilidade hídrica, em relação as espécies de FMA mais derivadas. Tal situação não foi observada em plantas inoculadas com *A. trappei*, visto que estas não foram influenciadas pelo regime de água. A adição de P contribuiu para o aumento da área foliar, principalmente quando a disponibilidade de água era maior que 50% (Figura 11A). A disponibilidade de água afetou o teor de clorofila, que teve redução linear em mudas associadas a *A. longula* e *P. occultum* e no tratamento NI-SP, salienta-se que estes dois últimos tratamentos apresentaram os maiores teores de clorofila nos menores níveis de disponibilidade hídrica (Figura 11B).

Figura 11. A - Área foliar e B – clorofila total (ICF) de *Passiflora edulis* f. *flavicarpa* inoculadas com cinco espécies de FMA: *Claroideoglopus etunicatum* (CE); *Acaulospora longula* (AL); *Gigaspora albida* (GA); *Archaeospora trappei* (AT) e *Paraglomus occultum* (PO); e dois controles sem FMA: sem (NI-SP) e com adição de P (NI-CP); em níveis crescentes de disponibilidade de água 25%, 50%, 75% e 100% no solo.

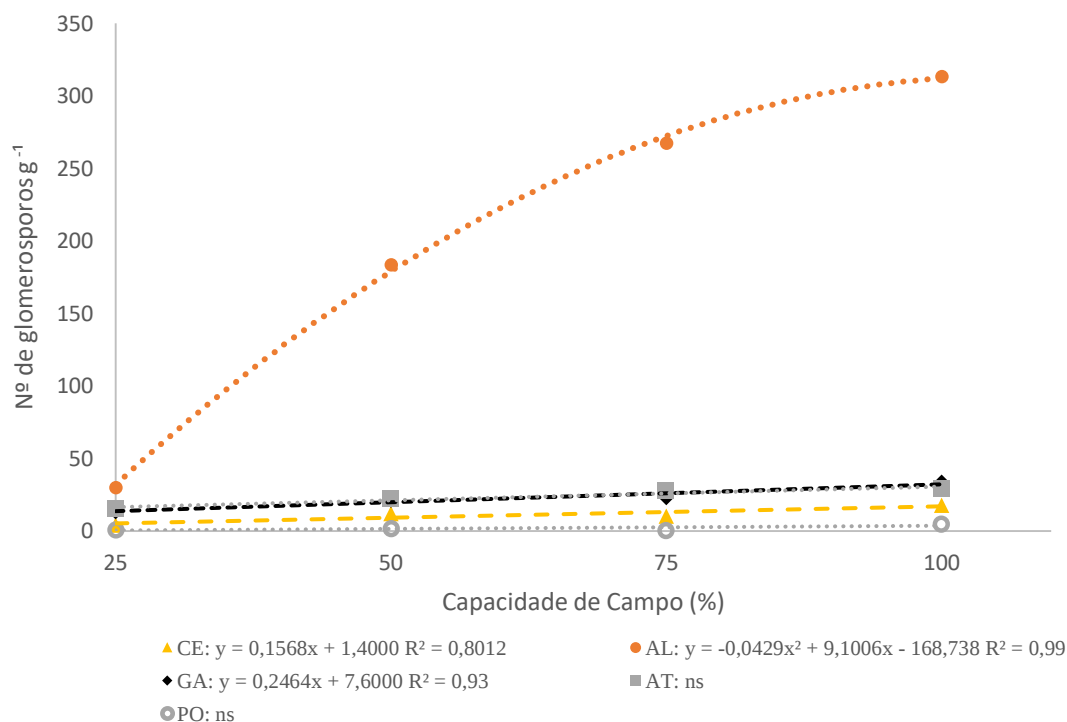




Fonte: O autor.

O NG e CM foram altamente variáveis dependendo do isolado fúngico envolvido e dos níveis de disponibilidade de água, reduzindo-se, em geral, com o aumento da restrição de água no solo (Figura 12 e 13A). *Acaulospora longula* produziu mais glomerosporos que os demais isolados, aumentando a esporulação, da mesma forma que *G. albida* e *C. etunicatum*, com o aumento dos níveis de água no solo. Por outro lado, a produção de glomerosporos dos *P. occulta* e *A. trappei* não foi afetada pela diminuição da disponibilidade hídrica (Figura 12).

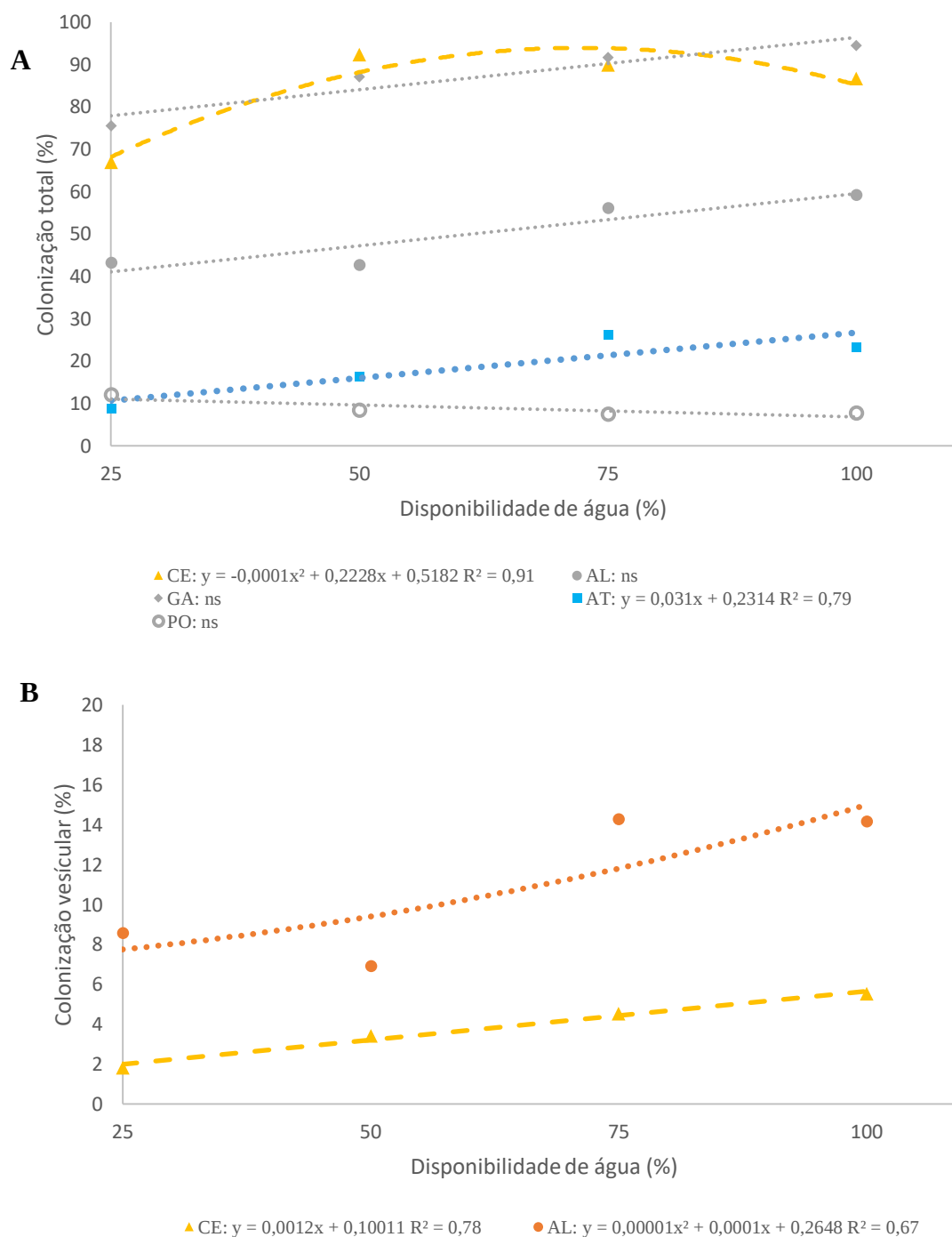
Figura 12. Número de glomerosporos de cinco espécies de FMA *Claroideoglomus etunicatum* (CE); *Acaulospora longula* (AL); *Gigaspora albida* (GA); *Archaeospora trappei* (AT) e *Paraglomus occultum* (PO) associadas a *Passiflora edulis* f. *flavicarpa* em níveis crescentes de disponibilidade de água 25%, 50%, 75% e 100% no solo.



Fonte: O autor.

Paraglomus occultum e *A. trappei* produziram baixa colonização radicular total, com valores médios de 19% e 9%, respectivamente, enquanto maior colonização total foi observada em mudas associadas a *G. albida* e *C. etunicatum* (Figura 13A), independente do nível de disponibilidade de água no solo. O aumento na intensidade do estresse hídrico não teve efeito significativo nas taxas de colonização produzida pelos isolados *A. longula*, *G. albida* e *P. occultum*. Além da colonização total por *C. etunicatum* ter sido maior do que a dos demais FMA, a disponibilidade hídrica entre 50 e 75% proporcionou maiores percentuais de colonização. As colonizações hifálica e arbuscular não foram influenciadas pela disponibilidade de água (Apêndice A), sendo registradas maiores taxas dessas estruturas em mudas colonizadas por *G. albida* e *C. etunicatum*. Por outro lado, a colonização com vesículas, produzidas por *A. longula* e *C. etunicatum* foi estimulada com o aumento da disponibilidade hídrica (Figura 13B). Nos tratamentos controle (NI-SP e NI-CP) não foram recuperados glomerosporos do solo e nem observada colonização.

Figura 13. A - Colonização total e B – vesicular de raízes de *Passiflora edulis* f. *flavicarpainoculadas* com cinco espécies de FMA: *Claroideoglossum etunicatum* (CE); *Acaulospora longula* (AL); *Gigaspora albida* (GA); *Archaeospora trappei* (AT) e *Paraglossum occultum* (PO) em níveis crescentes de disponibilidade de água 25%, 50%, 75% e 100% no solo.



Fonte: O autor.

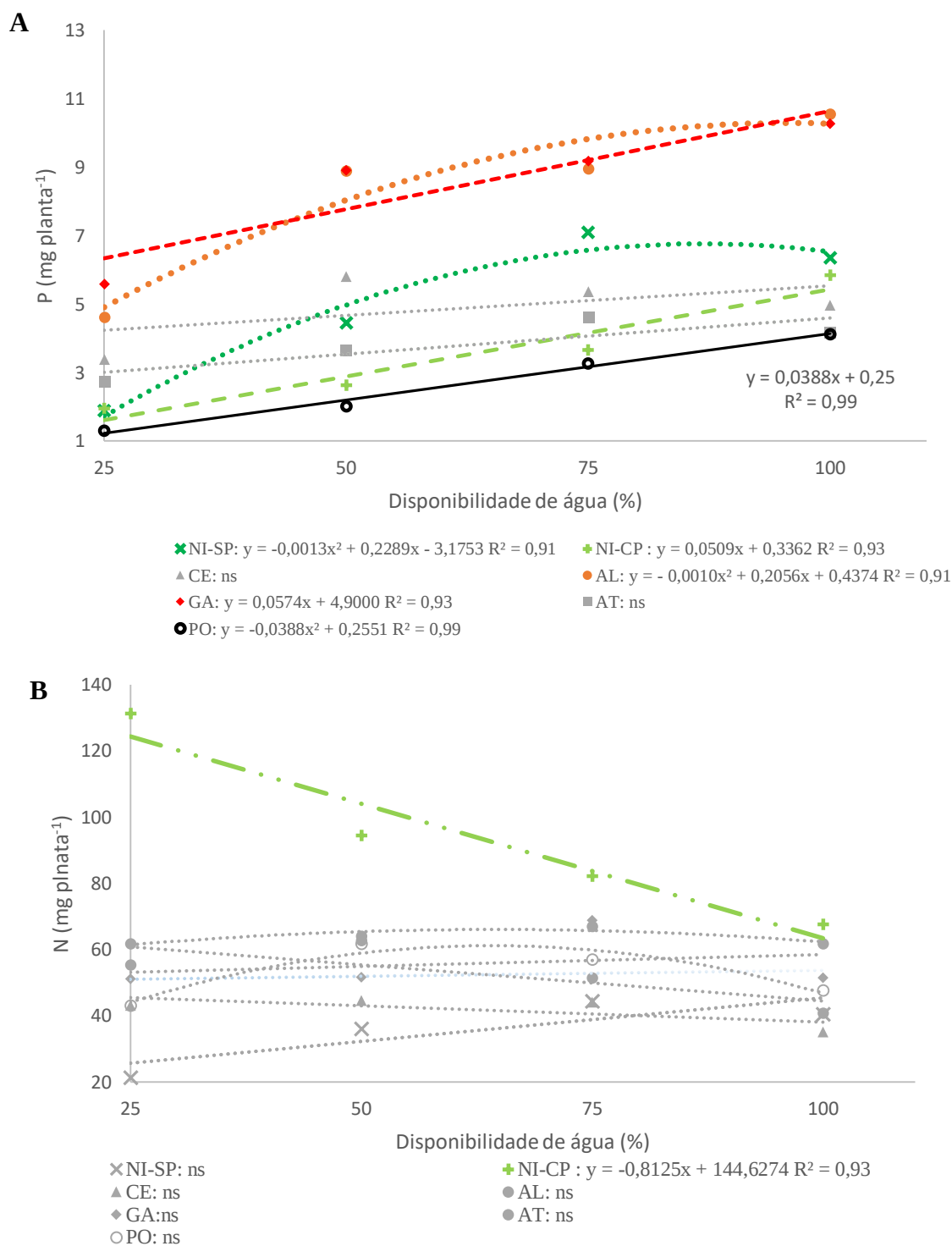
Apenas as absorções de P, N, K, Mn e Fe foram influenciados pela disponibilidade hídrica. O conteúdo de P aumentou em função da disponibilidade de água no solo (Figura

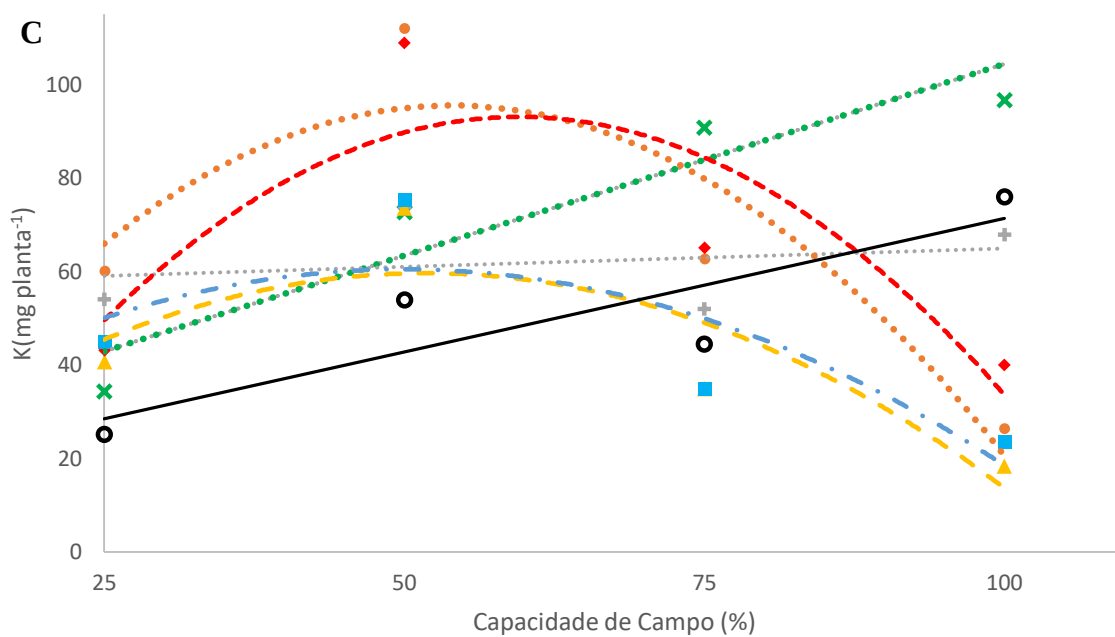
14A). Por outro lado, o conteúdo de N variou apenas nas mudas do tratamento NI-CP, apresentando maior acúmulo sob maior nível de estresse (Figura 14B). Sob este maior estresse hídrico (25% disponibilidade de água) a inoculação com *G. albida* e *A. longula* propiciou maior capacidade de aquisição de P. Em geral, maiores conteúdos de K e Mn foram alcançados próximo a 50% de disponibilidade hídrica, destacando-se a inoculação com *Gigaspora albida* e *A. longula* que proporcionaram maiores acúmulos desses elementos (Figuras 14C e D). Esses isolados também proporcionaram maiores acúmulos de Ca, Mg, S, B, Cu e Zn, independente do nível de disponibilidade hídrica solo (Apêndice B). Enquanto que *A. trapei* foi mais eficiente na absorção desses nutrientes sob condições mais estressantes (25% disponibilidade de água).

Houve aumento linear na aquisição de K com o aumento da disponibilidade hídrica do solo em mudas associadas a *P. occultum* (Figura 14C), no entanto esse isolado não foi eficiente em promover acúmulo de Mn, independente da disponibilidade de água no solo (Figura 14D). A adição de P, representada pelo tratamento NI-CP, não interferiu no acúmulo desses nutrientes nos diferentes níveis de disponibilidade hídrica (Figuras 14C e D).

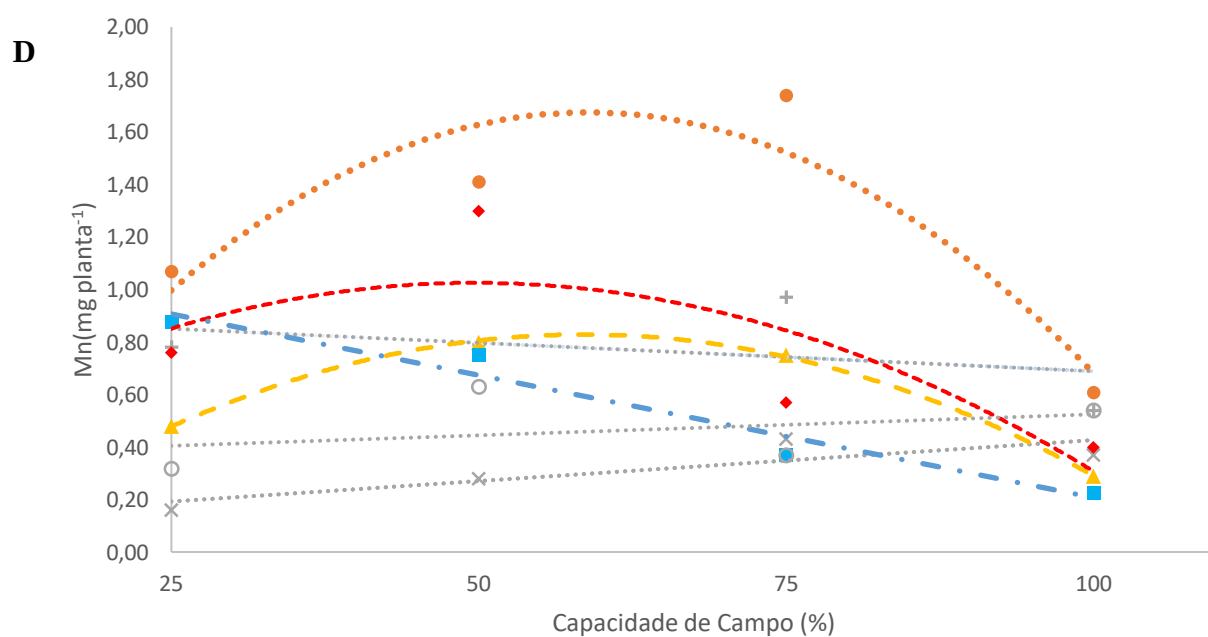
Não houve variação significativa no conteúdo de Fe nas plantas associadas com *A. trapei* e *C. etunicatum*, para os demais tratamentos esse nutriente foi reduzido com o aumento do estresse hídrico (Figura 14E).

Figura 14. Conteúdo de macro (A- Fósforo; B – Nitrogênio; C – Potássio) e micronutrientes (D – Manganês; E – Ferro) da parte aérea de *Passiflora edulis* f. *flavicarpa* inoculadas com cinco espécies de FMA: *Claroideoglossum etunicatum* (CE); *Acaulospora longula* (AL); *Gigaspora albida* (GA); *Archaeospora trappei* (AT) e *Paraglossum occultum* (PO); e dois controles sem FMA: sem (NI-SP) e com adição de P (NI-CP); em níveis crescentes de disponibilidade de água 25%, 50%, 75% e 100% no solo.

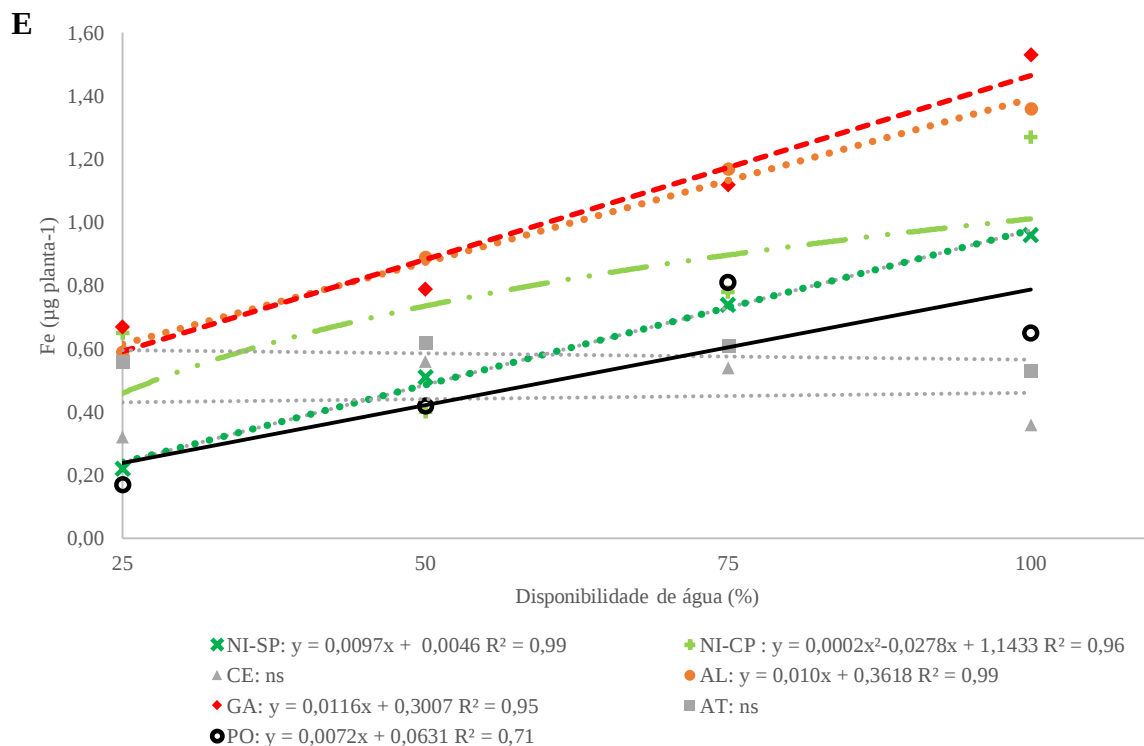




✕ NI-SP: $y = 0,8198x + 22,3930$ $R^2 = 0,88$
 ▲ CE: $y = -0,0197x^2 + 2,0461x + 6,6242$ $R^2 = 0,72$
 ◆ GA: $y = -0,0363x^2 + 4,3329x - 36,0072$ $R^2 = 0,72$
 ● PO: $y = 0,5725x + 14,1340$ $R^2 = 0,76$
 + NI-CP : ns
 ● AL: $y = -0,0352x^2 + 3,8081x - 7,2462$ $R^2 = 0,82$
 ■ AT: $y = -0,0167x^2 + 1,6679x + 18,7847$ $R^2 = 0,66$



✕ NI-SP: ns
 ▲ CE: $y = -0,0003x^2 + 0,0370x - 0,2478$ $R^2 = 0,99$
 ◆ GA: $y = -0,0002x^2 + 0,0284x + 0,3240$ $R^2 = 0,63$
 ○ PO: ns
 + NI-CP : ns
 ● AL: $y = -0,0005x^2 + 0,0691x - 0,3569$ $R^2 = 0,84$
 ■ AT: $y = -0,0093x + 1,1466$



Fonte: O autor.

4 DISCUSSÃO

Experimento 1. A compatibilidade funcional de fungos micorrízicos arbusculares (Glomeromycota) em mudas de *Passiflora edulis* está relacionada com a posição filogenética da espécie?

Foi demonstrado que uma variedade de táxons, representantes das cinco ordens de FMA, pode se associar a mudas de *P. edulis* e produzir benefícios distintos nos parâmetros avaliados. Apesar de plantas de maracujazeiro amarelo responderem à micorrização quando cultivadas em solo esterilizado e com baixo nível ($< 11 \text{ mg dm}^{-3}$) de P (CAVALCANTE et al., 2001a), no presente trabalho nem todas as espécies de FMA beneficiaram esta espécie vegetal, reforçando que a eficiência da associação é variável, decorrente da compatibilidade funcional entre os simbiontes.

A inoculação com *P. occultum* não promoveu crescimento das mudas de maracujazeiro amarelo em relação ao controle (Tabela 5), porém induziu maior absorção de N na parte aérea (Tabela 8). Da mesma forma, *A. trappei* não beneficiou o crescimento das plantas, mas aumentou o teor de P na parte aérea (dados não apresentados). Alguns autores

referem que os FMA podem contribuir para a absorção de P para seu simbiote vegetal mesmo na ausência de resposta positiva no crescimento (LI et al., 2006; SMITH et al., 2003). As demais espécies de FMA podem ter imobilizado temporariamente os nutrientes, fato que explica o menor aporte de P para as plantas (KIERS et al., 2011). Os resultados indicam que esses fungos podem contribuir na nutrição de P e N para as plantas, apesar da resposta no crescimento, não diferir do controle não inoculado.

Archaeospora trappei e *A. leptoticha* têm ancestralidade compartilhada, estando na mesma ordem Archaeosporales, porém o efeito que exerceram sobre o crescimento e o conteúdo de nutrientes para a planta foi muito distinto. Isso demonstra que apesar das espécies serem filogeneticamente próximas, a funcionalidade pode ser distinta. A ausência de benefício proporcionado por *A. trappei* pode ter sido resultado de baixa compatibilidade entre os simbiontes, considerando que essa mesma espécie de FMA foi eficiente em promover benefícios no crescimento e na absorção de nutrientes em *Lavandula dentata* L. (ARMADA et al., 2016).

Dois tipos de resposta, proporcionados pelas espécies de FMA às plantas associadas, foram constatadas: rápida e tardia. *Gigaspora albida* induziu rápida resposta no desenvolvimento das plantas, com incremento observado aos 30 dias após a inoculação. A eficiência de isolados dessa espécie em promover rápida resposta em espécies de *Passiflora* também foi registrada por Cavalcante et al. (2002b) e Anjos et al. (2005), estudando *P. edulis* e *P. alata* como plantas associadas, respectivamente. Por outro lado, *P. occultum* promoveu incremento tardio no crescimento das mudas. Tais diferenças podem ser devidas às complexas interações que se expressam como efeitos específicos de base bioquímica, genética e fisiológica (POUYU-ROJAS et al., 2006), resultando em possível efeito tardio da germinação dos glomerosporos, colonização radicular e resposta no crescimento vegetal. Isso comprova a importância da compatibilidade planta-fungo para a eficiência simbiótica. Além disso, as estratégias intrínsecas de cada gênero podem contribuir para os resultados, como é o caso de *Gigaspora*, que produz extensas hifas extrarradiculares (HART; READ, 2002), o que poderia resultar em rápida e melhor aquisição de nutrientes para a planta. Associado a isso, facilidade na dispersão, rápida germinação dos glomerosporos e rápido crescimento micelial também poderiam contribuir para acelerar a resposta do hospedeiro. Espécies de FMA com tais estratégias de vida poderiam ser candidatas ideais para inoculação em condições de campo, podendo, em certos casos, ser até mais eficientes que espécies nativas que apresentem diferentes estratégias de vida (WERNER; KIERS, 2015).

Claroideoglomus etunicatum se destacou em promover maior incremento na altura das plantas. O incremento induzido por essa espécie pode estar relacionado à grande plasticidade em colonizar e promover benefícios, tanto em espécies de maracujazeiro (CAVALCANTE et al., 2002a; SILVA et al., 2015) quanto em outros vegetais de interesse econômico em diferentes tipos de substratos (NUNES et al., 2011, ANZANELLO et al., 2011, FRANÇA et al., 2016).

Paraglomus occultum e *A. trappei* não foram eficientes em incrementar vários parâmetros de crescimento (altura, diâmetro do caule, área foliar, BFPA, BSPA, BFR e BSR), mas mostraram-se capazes de promover aumento no teor de clorofila e, no caso de *P. occultum*, na absorção de Zn, K e de N. O baixo valor de clorofila encontrado na maioria das mudas micorrizadas pode ter sido resultado do maior desenvolvimento das folhas, reduzindo a espessura das folhas, pois folhas mais espessas podem causar maiores valores do ICF (GODOY et al., 2008). Baixa eficiência de *P. occultum* também foi constatada na associação com *Passiflora ligularis* L. (RODRÍGUEZ et al., 1995). O limitado crescimento extra e intrarradicular característico desse fungo podem explicar os resultados encontrados com a inoculação do mesmo.

Após 60 dias houve diminuição da taxa de crescimento relativo de todas as plantas de maracujazeiro, tanto as inoculadas com FMA quanto as controle. Isso pode ser devido à diminuição da disponibilidade dos minerais do solo, acarretando em menor alocação de biomassa para a parte aérea.

Tem sido aceita a ideia de que a relação R:PA diminui com a presença de FMA na raiz (HUANTE et al., 1993; COMAS; EISSENSTAT, 2004), uma vez que a planta investe mais no desenvolvimento da parte aérea quando associada ao fungo, que, por sua vez, vai suprir, em parte, o papel da raiz. Por outro lado, de modo geral, as espécies de FMA proporcionaram maior produção de biomassa radicular talvez devido ao maior diâmetro nas raízes inoculadas.

Houve grande variação na taxa de colonização radicular promovida pelos FMA inoculados, porém o grau de colonização não se refletiu de maneira direta na resposta da planta. *Fuscutata heterogama* e *G. albida* (Gigasporaceae) produziram maiores percentuais de colonização radicular que *C. etunicatum* e *A. leptoticha*, mas que não se refletiram em maior eficiência desse isolado em promover o crescimento das mudas. Cuenca et al. (1990) e Silveira et al. (2003) também observaram, em plantas de cacaueiro e maracujazeiro amarelo, respectivamente, que a eficiência dos FMA independe do grau de colonização radicular. Uma meta-análise revelou que a colonização micorrízica é parcialmente responsável pela elevada diferença nas respostas de crescimento, mas que as condições impostas nos ensaios, como pH

e disponibilidade de P no solo podem ser determinantes (TRESEDER, 2013). Assim, como os resultados indicam, os efeitos dos FMA sobre o crescimento das plantas não podem ser previstos com base somente na colonização radicular.

Houve grandes variações na colonização micorrízica promovida pela inoculação das diferentes espécies de FMA, mas o grau de colonização da raiz não foi refletido diretamente na resposta da planta. Ainda em relação à colonização radicular, houve uma divergência entre as famílias de FMA, pois maiores valores eram esperados para representantes da família Glomeraceae (HART; READ, 2002; POWELL et al., 2009), o que sugere que as interações simbióticas FMA – planta são importantes na determinação da expressão dessa característica (POWELL et al., 2009). É possível que a maior produção de hifas extrarradiculares, característica de Gigasporaceae (HART; READER, 2002), aliada à elevada colonização encontrada, tenha aumentado o dreno de C para formação dessas estruturas fúngicas, e, portanto, tenha representado maior custo para planta hospedeira na manutenção da simbiose. Isso reforça a tese de que a colonização radicular nem sempre está relacionada à eficiência da simbiose (SMITH; SMITH, 2012). No entanto, não há consenso sobre o quanto de colonização radicular é necessário para produzir o máximo de benefício às plantas em uma combinação particular FMA-planta (TRESEDER, 2013).

A recuperação de glomerosporos do solo também evidenciou o comportamento diferenciado dos FMA inoculados no maracujazeiro. O número de glomerosporos na rizosfera das mudas inoculadas com *A. longula* foi muito superior ao obtido na rizosfera das mudas associadas aos demais FMA. Isso pode ser explicado pela diferença na estratégia de vida dessa espécie. Espécies de *Acaulospora* normalmente exigem menos tempo para produzir glomerosporos, visto que são menores e apresentam crescimento mais rápido que os de *Gigaspora*, sendo mais facilmente propagados e com maior possibilidade de sobrevivência (HEPPER, 1984; BEVER et al., 1996).

Gigaspora albida promoveu maior absorção dos micronutrientes e elementos nas mudas, que não foram inoculadas. Esse fato pode ser explicado pela quantidade de micélio externo produzido por representantes de Gigasporaceae, visto que a contribuição das hifas extrarradiculares na absorção de nutrientes pelas plantas micorrizadas não se limita apenas aos macronutrientes (MARSCHNER; DELL, 1994).

A partir da análise de agrupamento do dendrograma de similaridade dos grupos de FMA, utilizando todas as variáveis de crescimento e de conteúdo de nutrientes, sugere-se a existência de três grupos - alta, intermediária e baixa performance, que podem ser utilizadas para selecionar os FMA mais promissores em beneficiar plantas de *P. edulis*. Embora alguns

estudos tenham relatado os benefícios da inoculação com *G.albida* no incremento do crescimento de espécies de *Passiflora* (CAVALCANTE et al., 2001a; SILVA et al., 2004; SILVA et al., 2009), outras espécies como *A. longula* foram menos estudadas e podem potencialmente ser utilizadas, uma vez que aspectos relacionados à nutrição das plantas são essenciais para sustentabilidade do vegetal.

Ambispora leptoticha e *R. intraradices* posicionaram-se no grupo de média performance, e embora filogeneticamente sejam distantes (REDECKER; MORTON; BRUNS, 2000), proporcionaram benefícios similares às mudas de *P. edulis*. *Ambispora leptoticha* foi considerada de média performance em beneficiar *Medicago sativa* L., enquanto *R. intraradices* apresentou baixa performance quando associado a esse vegetal (MENSAH et al., 2015), demonstrando que a compatibilidade entre os simbiontes também desempenha um papel importante na eficiência da associação (SMITH et al., 2004), podendo superar os aspectos filogenéticos dos FMA.

O dendrograma, considerando as variáveis de crescimento e de conteúdo de nutrientes demonstra que algumas espécies basais de FMA não propiciam benefícios e que espécies derivadas contribuem mais para o desenvolvimento de plantas de *P. edulis*, considerada uma espécie intermediária na evolução do grupo (MELO et al., 2001). Entretanto, ainda não se tem dados que indiquem a possibilidade de relação de coevolução. Considerando que o papel funcional das diferentes espécies de FMA é modulado pela planta (PÉREZ; URCELAY, 2009), pesquisas com espécies basais e derivadas de *Passiflora* e FMA devem ser conduzidas de modo a esclarecer se a eficiência simbiótica também está relacionada à coevolução dos grupos.

Apesar da especificidade pela espécie vegetal não ter sido comprovada na simbiose micorrízica arbuscular, os resultados indicam a existência de maior compatibilidade funcional entre *P. edulis* e os isolados de *A. longula*, *C. etunicatum*, *G. albida* e *F. heterogama*, os quais promoveram maiores incrementos de crescimento, desenvolvimento e nutricional. Tais resultados evidenciam que a associação micorrízica pode favorecer o crescimento de *P. edulis*, desde que seja aplicado um isolado de FMA compatível.

Experimento 2: A aplicação de inóculo micorrízico misto tem efeito sinérgico sobre o desenvolvimento de *Passiflora foetida*?

Foi comprovado que os FMA podem se associar a mudas de *P. foetida* e produzir benefícios para os parâmetros avaliados, principalmente quando essas estão associadas com mais de uma espécie de FMA, acarretando em efeito sinérgico positivo. Sinergismo também foi observado por Gustafson e Casper (2006) em plantas de *Andropogon gerardii* Vitman, que tiveram máximo benefício no crescimento quando associadas simultaneamente a *Claroideoglomus etunicatum* (= *G. etunicatum*) e *Rhizogloium intraradices* (= *Glomus intraradices*) (N.C. Schenck; G.S. Sm.) Sieverd., G.A. Silva e Oehl, sugerindo que há complementaridade de nicho entre as espécies de FMA. Ou seja, diferentes espécies FMA possuem habilidades ligeiramente diferenciadas na absorção de nutrientes. A eficiência da inoculação mista englobando representantes de pelo menos duas famílias de FMA também foi evidenciada em outros estudos. A mistura de inóculo de *G. albida*, *G. margarita*, *A. longula*, *S. heterogama* proporcionou benefícios em *P. edulis* (CAVALCANTE et al., 2001a, 2002), enquanto a inoculação conjunta de *Rhizophagus clarus* (= *Glomus clarus*) (T.H. Nicolson e N.C. Schenck) C. Walker e A. Schüssler e *G. margarita* beneficiou mudas de *P. alata* (RITER NETTO, 2014). Além de espécies de *Passiflora*, a inoculação com mais de uma espécie de FMA beneficiou o desenvolvimento de mudas de *Zingiber officinale* Roscoe (SILVA et al., 2008) associadas a *S. heterogama*, *Gigaspora decipiens* I.R. Hall e L.K. Abbott, *Acaulospora koskei* Blaszk. e *Entrophospora colombiana* Spain e N.C. Schenck. Benefício proporcionado pela inoculação de FMA pertencentes a famílias distintas também foi encontrado no aumento de biomassa seca de *Plantago lanceolata* por Maherali e Klironomos (2007), que sugeriram a ocorrência de possível complementaridade nas características funcionais entre espécies co-ocorrentes, ou seja, diferentes espécies seriam responsáveis por funções distintas, resultando em melhorias para o vegetal. No entanto, no presente estudo, as funções das espécies de FMA inoculadas foram sobrepostas, como por exemplo na absorção de P e Cu.

A inoculação mista com FMA também pode gerar efeitos negativos em algumas espécies vegetais (SOBOYA et al., 2012), pois embora a coexistência de múltiplas espécies em um único sistema radicular seja possível, ainda não está claro o controle da ocupação desses micro-organismos dentro da raiz. Tal composição pode levar à seleção de espécies de FMA que possuem funções que complementam as da raiz, ao invés de serem funcionalmente redundantes (KOIDE, 2000). Esta complementariedade pode ter ocorrido com a aplicação do inóculo misto, uma vez que os benefícios no crescimento em *P. foetida* foram observados após 30 dias da inoculação.

No entanto, como observado em outras espécies de *Passiflora*, os FMA podem diferir em relação ao tempo para promover benefícios no crescimento e na absorção de nutrientes

pelas plantas (CAVALCANTE et al., 2002; SILVA et al., 2015). Espécies pertencentes a grupos basais, como *A. trappei*, promoveram incremento tardio (75 dias), enquanto *G. albida*, pertencente a grupo derivado, induziu incremento aos 45 dias. Essas diferenças podem ser explicadas pela necessidade de algumas espécies de FMA precisarem de um período maior para adaptação, consequentemente, demonstrarem seus efeitos (CAVALCANTE et al., 2002). Desta forma, o benefício no incremento do crescimento, proporcionado pela dupla inoculação (*G. albida* + *A. trappei*) aos 30 dias sugere que pode ter ocorrido interação sinérgica entre as espécies de FMA que colonizaram as raízes de *P. foetida*. Interação sinérgica entre espécies de FMA foi constatada por van Tuinen et al. (1998): a colonização por *Gigaspora rosea* e *Racocetra castanea* (= *Scutellospora castanea*) (C. Walker) Oehl, F.A. Souza e Sieverd. foi estimulada pela presença de *Funneliformis mosseae* (= *Glomus mosseae*) (T.H. Nicolson e Gerd.) C. Walker e A. Schüßler e *R. intraradices*. Esse tipo de interação pode explicar o rápido benefício propiciado a *P. foetida* pela inoculação mista, em contraste com alguns estudos que relataram um possível comportamento competitivo entre espécies (PEARSON et al., 1993).

A grande variação na colonização radicular entre as espécies de fungos inoculadas pode ter refletido na resposta da planta. Isso pode ser explicado pelas estratégias de vida de cada espécie; ou seja, a eficiência micorrízica pode estar relacionada com a quantidade de micélio intra e extrarradicular (HART; READER, 2002; MAHERALI; KLIRONOMOS, 2007). Representantes de Gigasporaceae são conhecidos por produzir maior quantidade de hifas extrarradiculares, o que facilitaria maior absorção de nutrientes (HARTE; READER, 2002), enquanto representantes de Archaeosporaceae produzem hifas menos expansivas no solo (INVAM, 2016), limitando a absorção de nutrientes principalmente os de baixa mobilidade. Apesar das diferentes estratégias de vida de *Gigaspora* e *Archaeospora*, não se constatou diferença em termos de conteúdo de nutrientes (exceto Cu), entre plantas micorizadas por *G. albida* e *A. trappei*, sugerindo que além do micélio a habilidade na aquisição de nutrientes pode estar relacionada a transportadores (SMITH et al., 2011).

As diferenças nas estratégias de cada família de FMA poderiam explicar, pelo menos parcialmente, a baixa colonização encontrada em raízes associadas com *A. trappei* (28,8%). Porém, foi observada divergência para a colonização radicular produzida por *G. albida*, que ficou próxima de 100%. Esse resultado foi semelhante ao encontrado em mudas *P. edulis* (92,22%) (CAVALCANTE et al., 2002) e superior aos valores registrados em *P. alata* (64 – 85%) (SILVA et al. 2004; ANJOS et al., 2005), o que sugere: (a) que as interações entre os simbiontes são importantes na determinação da expressão dessas características (POWELL et

al., 2009); (b) que a alta taxa de colonização secundária foi resultante de novos pontos de entrada das hifas do micélio externo nas raízes novas (BRUCE et al., 1994), provavelmente, decorrente da limitação do recipiente e do período experimental de cultivo de *P. foetida*.

A inoculação mista resultou em taxa de colonização semelhante à produzida por *G. albida* quando introduzido isoladamente; vale salientar que na inoculação mista os valores de colonização geralmente são semelhantes ao da colonização produzida pelo inóculo fúngico mais infectivo, quando associado isoladamente (WILSON; TRINICK, 1983); no caso do presente estudo foi o isolado de *G. albida*.

Mesmo com baixa colonização produzida por *A. trappei*, constatou-se valores de crescimento e biomassa aérea das mudas próximos aos encontrados nas associadas à *G. albida*, e destas não diferindo ($P < 0,01$). Silveira et al. (2003) também observaram que a eficiência dos FMA independe do grau de colonização radicular nas plantas de *P. edulis* f. *flavicarpa*. Meta-análise realizada por Treseder (2013) revelou que apenas 11,8% dos estudos associavam o melhor crescimento das plantas ao aumento da colonização micorrízica arbuscular. Assim, os resultados indicam que nem sempre a eficiência está relacionada com a colonização quando se consideram diferentes espécies de FMA, já que a colonização radicular pode não ser influenciada pelas características de desenvolvimento dos fungos, as quais são peculiares a cada isolado, em condições específicas de hospedeiro ou ambiente (POUYU-ROJAS et al., 2006; TRESEDER, 2013). Portanto, os efeitos dos FMA sobre o crescimento das plantas não podem ser previstos com base somente na colonização radicular.

A colonização por FMA pode resultar em menor razão raiz:parte aérea em plantas micorrizadas devido à diminuição na alocação do carbono para produção dos tecidos das raízes (SMITH; READ, 2008). No entanto, no presente trabalho, para as mudas micorrizadas essa relação foi neutra, indicando que a alocação de biomassa não foi afetada pela colonização micorrízica; ou seja, as mudas apresentaram o mesmo padrão de distribuição de matéria seca entre os dois órgãos, independentemente da inoculação.

Embora produzindo baixa taxa de colonização radicular ($< 50\%$), o número de glomerosporos de *A. trappei* recuperados na rizosfera das mudas *P. foetida* foi alto. Segundo Hepper (1984, apud DANDAN; ZHIWEI, 2007) isso pode ser explicado pelo tamanho dos glomerosporos: espécies que produzem esporos pequenos ($< 100 \mu\text{m}$) exigem menos tempo para produzi-los, caso inverso para membros de *Gigasporaceae*. O número de glomerosporos de *G. albida* recuperados no presente estudo foi muito superior aos registrados na rizosfera de outras espécies de *Passiflora*: 1,34 - 5,14 NG g⁻¹ em *P. alata* (SILVA et al., 2004; ANJOS et al., 2005) e 4,18 NG g⁻¹ em *P. edulis* (CAVALCANTE et al., 2002). No inóculo misto, a

produção média de glomerosporos de *A. trappei* ficou próxima de 1,0 glomerosporo g⁻¹ (dados não mostrados), destacando a prevalência de *G. albida* no sistema radicular; possivelmente esta espécie colonizou mais rapidamente as raízes dificultando a colonização radicular por *A. trappei*.

As mudas inoculadas apresentaram maiores taxas de crescimento em menor tempo comparadas com o controle sem FMA. Essas diferenças, muito provavelmente, estão diretamente relacionadas aos benefícios que a inoculação proporciona a *P. foetida*, resultando em desenvolvimento mais rápido em relação ao controle.

Relatos de efeitos positivos da inoculação com FMA sobre o crescimento e absorção de P são comuns na literatura (SMITH et al., 2011; SMITH; SMITH, 2012). O maior acúmulo de P nos tecidos das mudas recebendo inóculo misto pode ter resultado de diferentes estratégias de vida das espécies estudadas, visto que membros de Gigasporaceae (*G. albida*), por produzirem micélio externo extensivamente no solo, podem ter contribuído para o aumento da superfície de absorção, resultando em maior captação de P (HART; READ, 2002; SMITH; SMITH, 2012). Por outro lado, *A. trappei* pode ter sido mais eficiente em transferir esse nutriente à planta, apesar da baixa colonização intra e extrarradicular, característica de espécies basais. Desta forma, a ação conjunta dessas duas espécies pode ter resultado em maior incremento na absorção desse macronutriente, propiciando expansão da área foliar, variável importante para maior produção de fotoassimilados, que no caso das plantas micorrizadas são mais necessários para suprir a demanda do fungo e da planta (BAGO et al. 2003).

De modo geral, a inoculação micorrízica não promoveu melhoria significativa no conteúdo de nutrientes nas mudas de *P. foetida*, exceto para P, Fe e Cu. Talvez a arquitetura das raízes dessa espécie vegetal, bem ramificadas e finas, tenha contribuído para melhoria do estado nutricional na ausência de FMA (SEIFERT et al., 2009; LIU et al., 2015); no entanto não foi eficiente na absorção de elementos de baixa mobilidade no solo, como o P.

Experimento 3: A posição filogenética dos FMA (Glomeromycota) influencia a resposta de crescimento de mudas de *Passiflora edulis* f. *flavicarpa*, sob baixa disponibilidade de água?

Houve efeito positivo da simbiose micorrízica sobre o crescimento e a absorção de nutrientes das mudas de maracujazeiro amarelo em condições de estresse hídrico, confirmando o papel crucial dos FMA em condições abióticas desfavoráveis. Espécies de

FMA filogeneticamente distintas induziram diferentes respostas de crescimento e absorção de nutrientes nas plantas, dependendo do nível de disponibilidade de água no solo. A promoção decrescimento de mudas micorrizadas de maracujazeiro amarelo sobestresse hídrico poderia ser atribuída à maior absorção de água e nutrientes pelas hifas fúngica, que penetram os poros que são inacessíveis às raízes e se espalham além da zona da raiz, aumentando efetivamente o volume disponível de solução do solo e ao maior desenvolvimentoradicular (AL-KARAKI; AL-RADDAD, 1997; AUGÉ et al., 2003; MANOHARAN et al., 2010).

Em geral, as plantas, independentes de estarem inoculadas com FMA ou não, reduziram o crescimento sob estresse hídrico, fato que pode ser considerado uma resposta adaptativa dos vegetais. Segundo Lecoœur e Sinclair (1996), plantas podem reduzir a expansão foliar sob condições de estresse hídrico para diminuir a área de transpiração, aumentando sua sobrevivência.

A adição de P influenciou, em geral, positivamente as mudas de maracujazeiro amarelo não inoculadas, tanto nos parâmetros crescimento quanto nutricionais, independente da disponibilidade de água. Esse fato corrobora com Cavalcante et al. (2001b) que constataram micotrofismo facultativo de mudas de maracujazeiro amarelo, uma vez que essas plantas cresceram bem em ambas as situações, seja em associação com FMA ou fertilizado com P (11 e 30 mg P dm⁻³ solo). Tratamento NI-CP apresentou maior área foliar e biomassa seca da raiz que o tratamento controle sem adição de P, sugerindo a importância do P na mitigação dos efeitos da deficiência hídrica, confirmando o resultado encontrado por Zheng et al. (2015). Esse fato também foi registrado por Silva (2015) em mudas de *P. cincinnata* submetidas a estresse hídrico, que tiveram efeito benéfico no desenvolvimento tanto em plantas NI-CP quanto nas micorrizadas por *G. albida*.

Paraglomusoccultum não foi eficiente em incrementar o crescimento das mudas de maracujazeiro amarelo no menor nível de disponibilidade de água, mas houve benefício da inoculação com o aumento do suprimento de água, comportamento semelhante registrado no tratamento NI-SP. Este fato pode estar relacionado ao maior desenvolvimento do sistema radicular das plantas com o aumento na disponibilidade de água, e consequente aumento da absorção de nutrientes (principalmente P, K e Fe), e não, necessariamente, ao aumento da eficiência do isolado. Poucos trabalhos relatam a influência de espécies basais de FMA no crescimento e absorção de nutrientes em plantas sob déficit hídrico. Dentre estes, pode-se citar o de Armada (2013), que constatou que *A. trappei* foi o isolado mais eficiente no aumento do crescimento e na promoção da aquisição de nutrientes (C, N, P, K, Mg e Ca) de

Lavandula dentata sob estresse hídrico, sugerindo que hifas mais curtas requerem menos C para sua formação, representando menor custo para a planta (TRESEDER, 2013).

As plantas micorrizadas, com exceção das associadas com *P. occultum*, submetidas a estresse hídrico investiram em maior produção do sistema radicular, apresentando maior relação R:PA. O aumento nutricional proporcionado pela associação micorrízica pode ter estimulado o melhor desenvolvimento radicular, aumentando a região de contato com os FMA. Esse comportamento pode ter favorecido a obtenção de água, aumentando tolerância à seca (PORTER, 1999).

O estresse da hídrico afetou o diâmetro do caule, principalmente nos tramentos inoculados com *P. occultum* e NI-SP. Esse comportamento pode ser atribuído à redução na absorção de água e nutrientes pelo sistema radicular resultantes da diminuição do potencial osmótico da solução do solo, o que retarda o desenvolvimento e acumulação de fotoassimilados no caule (MOURA et al., 2017). Por outro lado, a micorrização proporcionou maiores diâmetros em condições de menor disponibilidade de água. Ao induzir maior diâmetro do caule, os FMA proporcionam às plantas a capacidade de translocar maior volume de nutrientes e água para a parte aérea, que seriam utilizados no crescimento vegetativo, no acúmulo de biomassa, nos processos metabólicos e fotossintéticos da planta, como sugerido por Mazzoni-Viveiros e Trufem (2004).

Maior concentração de clorofila em folhas de plantas micorrizadas do que em plantas não micorrizadas, crescendo sob condições de estresse, tem sido frequentemente relatada, sugerindo que o estresse interfere na síntese de clorofila (AUGÉ et al., 2001; ZHU et al., 2012). A simbiose pode aumentar a absorção de P e Mg na planta, o que por sua vez contribui para aumentar o teor de clorofila e, conseqüentemente, pode melhorar o desempenho geral das plantas micorrizadas sob condições de estresse (SHENG et al., 2008). No entanto, em baixa disponibilidade de água (25%), foram registrados maiores índices de clorofila no tratamento NI-SP e nas plantas inoculadas com *P. occultum*; diminuindo a intensidade desse pigmento com aumento da disponibilidade hídrica no solo. Este efeito pode ter sido resultante do crescimento diferenciado da área foliar, visto que plantas inoculadas com outras espécies FMA e não inoculadas com adição de P tiveram maior área foliar sob estresse hídrico, resultando em folhas mais delgadas com menor da intensidade desse pigmento, ou seja, a síntese de clorofila não ocorreu no mesmo ritmo que o aumento da expansão foliar (BACKES et al., 2010). Por outro lado, as folhas das mudas não inoculadas e sem adição de P apresentaram menor área foliar, possivelmente como resultado da estratégia para reduzir a perda de água (SOUZA et al., 2018).

Houve redução no número de glomerosporos com o aumento do estresse hídrico, de três dos cinco isolados. Esse fato pode estar relacionado ao menor desenvolvimento da parte aérea das plantas, devido ao longo período sob estresse, que pode ter limitado o envio de fotossintatos para o fungo, afetando diretamente a simbiose, fato destacado por Silva et al. (2015). Disponibilidade de C proveniente da parte aérea influencia diferentemente a produção de glomerosporos, dependendo das estratégias de vida das espécies de FMA (IJDO et al., 2010). Segundo estes autores, representantes de Gigasporales necessitam de mais C para produzir esporos grandes, apresentando reprodução tardia e lenta por destinar os recursos, principalmente, ao crescimento do micélio intra e extrarradicular. Por outro lado, espécies do gênero *Acaulospora* possuem ciclo de vida curto e alta taxa reprodutiva, investindo sua energia na produção de muitos descendentes, possível estratégia evolutiva que favorece estas espécies em ambientes instáveis.

O comportamento da esporulação frente ao estresse hídrico foi levemente distinto entre as espécies. *Acaulospora longula*, destacando-se pela alta esporulação (variando de >150 a < 350 esporos g^{-1} de solo), apresentou resposta de regressão quadrática, enquanto *C. etunicatum* e *G. albida* tiveram resposta linear. A esporulação de *G. albida* teve comportamento distinto do encontrado por Silva et al. (2015), que obtiveram regressão quadrática com ponto de máxima esporulação em 75% de disponibilidade hídrica. A distinção de resultados pode estar relacionada a três fatores – tipo de solo, isolado de FMA e espécie vegetal utilizados nos experimentos. Enquanto Silva et al. (2015) utilizou um Argissolo acinzentado, nosso experimento foi com Neossolo quartzarênico, que se caracterizam por apresentar propriedades físicas e químicas distintas, com ênfase na capacidade de retenção de água. Estes dois tipos de solo propiciaram resultados distintos em relação à eficiência simbiótica e esporulação de *C. etunicatum* associada a *Bauhinia cheilantha* (Bong.) Steud. Enquanto a esporulação de *C. etunicatum* foi maior no Argissolo acinzentado que no Neossolo quartzarênico, maior benefício da simbiose foi propiciado neste último tipo (NASCIMENTO et al., 2014). Salienta-se ainda que Silva et al. (2015) utilizaram sorgo [*Sorghum bicolor* (L.) Moench. var. Ponta Negra], considerado resistente a seca, fato que pode ter interferido significativamente para as diferenças encontradas entre os trabalhos, haja vista que *P. edulis* é considerada planta susceptível à deficiência hídrica (SOUZA et al., 2018).

A produção de glomerosporos das espécies basais não variou em função dos níveis de disponibilidade hídrica, sugerindo que essas espécies são menos sensíveis a mudanças de disponibilidade hídrica no solo. A alta produção de glomerosporos de algumas espécies de *Acaulospora* pode estar relacionada ao padrão de esporulação intrínseco da espécie, que

normalmente exige menos tempo para produzir glomerosporos, já que eles são menores e apresentam crescimento rápido (BEVER et al., 1996). Embora *A. longula*, *P. occultum* e *A. trapei* caracterizem-se por apresentar esporos de menor diâmetro ($< 100\mu\text{m}$), a distinção na produção de esporos de *A. longula* em relação as demais espécies pode ser também atribuída a maior biomassa fúngica, constatada pela colonização, e compatibilidade entre os simbiontes, que é um fator decisivo para a micorrização e persistência do fungo no ambiente (SILVA et al., 2007).

A diminuição da esporulação em condições de estresse hídrico, segundo Augé (2001), pode ser decorrente da redução na colonização micorrízica, afetando diretamente o ciclo de desenvolvimento fúngico. É possível também que, sob condições de estresse prolongado, o FMA invista mais energia na própria associação, de modo a se manter colonizando a raiz, o que também o protege das condições adversas (MAIA et al., 2010), a exemplo do estresse hídrico. Por outro lado, o incremento da esporulação com o aumento da disponibilidade hídrica no solo pode ocorrer devido a maior disponibilidade de fotoassimilados destinados ao fungo, visto que as variáveis de crescimento, em geral, são maiores na ausência de deficiência hídrica. Como as vesículas são consideradas estruturas de armazenamento de C, o possível incremento na colonização por vesículas em *C. etunicatum* e *A. longula* com o aumento da disponibilidade hídrica pode ser decorrente do aumento de fotoassimilado, confirmando o sugerido por Ijdo et al.(2010).

A colonização micorrízica total teve ligeira redução com o estresse hídrico, o que é consistente com outros estudos (WU; XIA, 2006; KOHLER et al., 2009, YOOYONGWECH et al., 2016). Isso pode ter sido resultadoda baixa taxa de reinfecção devido à diminuição do número de propágulos infectivos, como os glomerosporos, que representam uma importante fonte de propágulos de FMA no solo. Além disso, houve maior produção de raízes com o aumento da disponibilidade hídrica e, portanto, maior área de superfície para a recolonização por meio do micélio externo. A partir da colonização total observam-se três classes de colonização, independente da disponibilidade hídrica: baixa ($<20\%$), agrupando *A. trapei* e *P. occultum*; intermediária ($>40\%$ e $<50\%$), representado por *A. longula*; e alta ($>70\%$ e $<90\%$), composta por *C. etunicatum* e *G. albida*. Apesar de grande produção de glomerosporos *A. longula* apresentou colonização intermediária, talvez a propagação de hifas após a germinação tenha ocorrido em ritmo lento ou foi inibida pela escassez de água, o que deixa claro os efeitos adversos da seca na colonização (AUGÉ, 2001).A elevada colonização registrada em *C. etunicatum* é peculiar aos representantes de Glomerales, que investem mais em biomassa intrarradicular (HART; READER, 2002). Por outro lado, a alta colonização

proporcionada por *G. albida* contrasta com o padrão de colonização dos representantes de Gigasporales, mas corrobora os resultados encontrados em mudas de *P. edulis* (92%) e *P. cincinnata* (>80%) por Cavalcante et al. (2002) e Silva (2015), respectivamente. Tal fato sugere que a alta taxa de colonização proporcionada por *G. albida* pode ser atribuída à maior interação dessa espécie com as de *Passiflora*.

A baixa colonização pelas espécies basais era prevista, pois representantes desse grupo apresentam reduzida colonização intra e extrarradicular (MORTON; REDECKER, 2001). Isso demonstra que a percentagem de colonização radicular é um indicador fraco do estabelecimento de simbiose para essas espécies basais, devido a diferenças nos padrões de colonização. Por outro lado, representantes de Acaulosporaceae formam um grupo intermediário em relação a colonização intrarradicular quando comparado a Glomeraceae e espécies basais.

Em geral, plantas de maracujazeiro amarelo micorrizadas acumularam mais nutrientes do que plantas controle sem adição de P, nas condições do maior estresse hídrico testado (25%), independentemente da posição filogenética das espécies de FMA. Esse fato foi mais evidente nas mudas inoculadas com *G. albida* e *A. longula*, mais derivadas filogeneticamente, e também com *A. trappei* (espécie basal de FMA), especialmente para K e Mn em solo com disponibilidade hídrica abaixo de 50%. Aumento do conteúdo nutricional pode ser devido à atuação do micélio externo, pois as hifas penetram nos poros inacessíveis às raízes e se espalham além da zona da raiz, aumentando efetivamente o volume disponível de solução do solo, podendo promover incremento e maior eficiência na absorção e translocação de nutrientes (SMITH; SMITH, 2012), que pode resultar em atenuação da deficiência de P (SMITH; SMITH, 2011), constituindo em vantagem para o crescimento vegetal, contribuindo para maior tolerância ao estresse hídrico (AL-KARAKI et al., 2004). Silva (2015) constatou o benefício da associação micorrízica em promover maior acúmulo de nutriente em plantas de *Passiflora setacea* e *P. cincinnata* resultando em maior crescimento mesmo quando submetidas ao estresse hídrico, principalmente quando inoculado com *G. albida*.

O acúmulo nutricional nas mudas de maracujazeiro foi mais expressivo com o aumento da disponibilidade de água no solo, corroborando com o fato de que, a disponibilidade de nutrientes para as raízes é altamente dependente do teor de umidade do solo. Gahoonia et al. (1994), o estresse hídrico diminui ou inibe a absorção de nutrientes pelas plantas, devido à água ser o veículo por meio do qual os íons se movimentam da solução do solo para as raízes, principalmente quando este movimento se dá por fluxo de massa e

difusão. Diante disso, a falta de níveis adequados de água no solo pode levar a deficiência de nutrientes.

Nas plantas associadas a *C. etunicatum*, não foi observado aumento significativo do conteúdo de P coma redução da disponibilidade hídrica, padrão semelhante ao observado no desenvolvimento das mudas, chegando a ser menor que as mudas NI-SP, com o aumento da disponibilidade de água. Pode-se supor que a diminuição da via de absorção direta de P pela planta (via pelos radiculares e epiderme) foi menos efetiva, com a reduzida contribuição da absorção de P através da via de absorção micorrízica (via micélio externo) (SMITH et al. 2011; SMITH; SMITH 2011), resultando em ausência de incremento no crescimento. Tal situação não necessariamente seria em função do dreno excessivo de C aos fungos ou da incapacidade destes em fornecer P (STONOR et al., 2014).

Os tratamentos de inoculação com Ga e Alapresentaram aumento na absorção de K sendo registrado maior acúmulo nas mudas em níveis intermediários de disponibilidade de água (50 - 75%). Silva (2015) também constatou que níveis intermediários favoreceram o acúmulo de K em mudas *P. setacea* quando inoculadas com *C. etunicatum*, enquanto a inoculação com *G. albida* e *S. heterogama* proporcionou maior teor desse nutriente em todos os níveis de disponibilidade de água. Quando as plantas estão sob estresse hídrico, pode ocorrer limitação na absorção de elementos como P e K, que são translocados para as raízes por mecanismo de difusão, mesmo que ocorra fornecimento dos mesmos no solo (Leão et al. 2011). O aumento da absorção desse nutriente é importante, devido ao seu papel no metabolismo das plantas, particularmente sob condições de estresse hídrico, nas quais ativa uma variedade de enzimas e desempenha papel importante nos movimentos estomáticos e na síntese proteica (EVELIN et al., 2009).

Houve aumento considerável do conteúdo de N das mudas não inoculadas e suplementadas com P sob menor disponibilidade de água, superando o das mudas micorrizadas. Esse maior acúmulo de N talvez esteja relacionado indiretamente com o aumento da disponibilidade de P no solo, pois este nutriente pode provocar modificações na comunidade microbiana (HE; DIJKSTRA, 2014), o que pode levar ao aumento da atividade microbiana, resultando em maior disponibilidade de N (KOSOLAPOVA et al., 2016) para as plantas.

Enxofre, Zn e Mg estão envolvidos em diversas atividades, dentre estas a síntese de clorofila, aminoácidos e proteínas (DECHEN; NACHTIGALL, 2007), e a carência desses nutrientes pode afetar o desenvolvimento das plantas. Esse fato pode explicar, em parte, o

bom desenvolvimento das mudas associadas as espécies mais derivadas de FMA, que proporcionaram maior acúmulo desses nutrientes, independente da disponibilidade de água.

O aumento da absorção de Fe de acordo como aumento da disponibilidade hídrica pode estar diretamente relacionado a anoxia e redução do pH decorrentes do encharcamento do solo, que reduzem os óxidos férricos (Fe^{3+}) a óxidos ferrosos (Fe^{2+}), com consequente elevação da solubilidade e disponibilidade desse íon e maior absorção pelas plantas e FMA (SCHMIDT et al., 2013).

O teor de Mn e sua absorção são geralmente menores nas plantas micorrizadas, devido ao efeito indireto dos FMA em proteger o vegetal contra o excesso de Mn (NOGUEIRA; CARDOSO, 2002). No entanto, a micorrização aumentou o conteúdo desse nutriente, principalmente quando havia disponibilidade de água entre 25% - 75%, independente da espécie de FMA. Resultados semelhantes foram relatados por Al-karaki e Al-Raddad (1997) que registraram maior acúmulo de Mn em plantas de *Triticum durum* L. micorrizadas em sob condições de estresse hídrico.

5 CONSIDERAÇÕES GERAIS

Considerando a filogenia dos FMA, as espécies mais basais tendem a trazer menor benefício no crescimento e na absorção de nutrientes de mudas de *P. edulis* f. *flavicarpa*, por induzirem respostas tardias, não sendo recomendadas quando o objetivo da inoculação for reduzir o tempo de produção de mudas.

A divergência evolutiva das espécies de FMA, por si só, pode não ser um preditor determinante do benefício proporcionado à planta, e mais estudos devem ser conduzidos para melhor entendimento desta relação. Como exemplo, as espécies filogeneticamente distantes *A. leptoticha* e *R. intraradices* promoveram incremento semelhante no crescimento e no aporte de nutrientes das mudas de *P. edulis* f. *flavicarpa*, sendo consideradas espécies de média performance. A compreensão dessa associação, bem como de possível coevolução dos grupos FMA-planta, é uma etapa importante para seleção de espécies eficientes que possam ser utilizadas para inoculação de plantas de interesse econômico.

Embora espécies basais de FMA tenham sido menos eficientes em promover benefícios a *P. edulis* f. *flavicarpa*, as espécies mais derivadas de *Passiflora* (*P. foetida*) são favorecidas no crescimento e na absorção de P e Cu pela inoculação, principalmente quando é utilizado inóculo misto de *G. albida* e *A. trappei*, evidenciando efeito sinérgico no crescimento e também responsividade à micorrização. Desta forma, é possível sugerir uma complementaridade funcional entre as espécies de FMA filogeneticamente distintas. Os possíveis mecanismos relacionados à complementaridade de funções não foram elucidados, apontando para a necessidade de aprofundamento dos estudos para o entendimento das relações dentro das comunidades naturais de FMA e para propor estratégias mais adequadas de conservação e manejo do solo.

A simbiose micorrízica arbuscular minimiza os efeitos negativos do déficit hídrico em plantas de maracujazeiro, aumentando o conteúdo de nutrientes e o desenvolvimento das plantas. Contudo, cada espécie de FMA tem um potencial inerente distinto para melhorar o desempenho da planta em condições de seca, independente da posição filogenética do FMA. Os resultados gerais enfatizam que espécies de FMA filogeneticamente mais derivadas, como *A. longula* e *G. albida*, podem ter funcionalidades semelhantes em promover o crescimento e proteger as plantas de maracujazeiro amarelo em condições desfavoráveis.

REFERÊNCIAS

- AL-KARAKI, G.N. Benefit, cost and water-use efficiency of arbuscular mycorrhizal durum wheat grown under drought stress. **Mycorrhiza** 8:41-55. 1998.
- AL-KARAKI, G.N.; AL-RADDAD, A. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and drought stress on growth and nutrient uptake of two wheat genotypes differing in drought resistance. **Mycorrhiza** 7:83-88.1997.
- ANJOS, E.C.T.; CAVALCANTE, U.M.T.; SANTOS, V.F.; MAIA, L.C. Produção de mudas de maracujazeiro-doce micorrizadas em solo desinfestado e adubado com fósforo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira** 40: 345–351.2005.
- ANTUNES, P.M.; KOCH, A.M.; MORTON, J.B.; RILLIG, M.C.; KLIRONOMOS, J.N. Evidence for functional divergence in arbuscular mycorrhizal fungi from contrasting climatic origins, **New Phytologist** 2010: 507-514.2011.
- ANZANELLO, R.; SOUZA, P.V.D.; CASAMALI, B. Fungos micorrízicos arbusculares em porta enxertos micropropagados de videira. **Bragantia** 70: 409-415.2011.
- ARMADA, E.; PROBANZA, A.; ROLDÁN, A.; AZCÓN; R. Native plant growth promoting bacteria *Bacillus thuringiensis* and mixed or individual mycorrhizal species improved drought tolerance and oxidative metabolism in *Lavandula dentata* plants. **Journal of Plant Physiology** 192: 1–12. 2016.
- AUGÉ, R.M.; TOLER, H.D.; SAXTON, A.M. Arbuscular mycorrhizal symbiosis alters stomatal conductance of host plants more under drought than under amply watered conditions: a meta-analysis. **Mycorrhiza** 25: 13–24. 2015.
- AUGÉ, R. M. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Mycorrhiza** 11: 3-42. 2001.
- AUGÉ, R.M.; MOORE, J.L.; CHO, K.; STUTZ, J.C.; SYLVIA, D.M.; AL-AGELY, A.; SAXTON, A.M. Relating dehydration resistance of mycorrhizal *Phaseolus vulgaris* to soil and root colonization by hyphae. **Journal Plant Physiology** 160: 1147-1156. 2003.
- AZCÓN-AGUILAR, C., BAREA, J.M. Applying mycorrhiza biotechnology to horticulture: significance and potentials. **Scientia Horticulturae** 68: 1-24. 1997.
- BACKES, C.; BÔAS R.L.V.; LIMA, C. P.; GODOY, L.J.G.; BÜLL, L.T.; SANTOS, A.J. M. Estado nutricional em nitrogênio da grama esmeralda avaliado por meio do teor foliar, clorofilômetro e imagem digital, em área adubada com lodo de esgoto. **Bragantia** 69: 661-668. 2010.
- BAGO, B. Putative sites for nutriente uptake in arbuscular mycorrhizal fungi. **Plant and Soil** 226: 263-274. 2000.
- BAGO, B.; PFEFFER P.E.; ABUBAKER, J.; JUN J.; ALLEN, J.W.; BROUILLETTE, J.; DOUDS, D.D.; LAMMERS, P.J.; SHACHAR-HILL, Y. Carbon export from arbuscular

mycorrhizal roots involves the translocation of carbohydrate as well as lipid. **Plant Physiology** 131: 1496-1507. 2003.

BAON, J.B.; SMITH, S.E.; ALSTON, A.M. Mycorrhizal responses of barley cultivars differing in P efficiency. **Plant and Soil** 157: 97-105. 1993.

BAREA, J.M., POZO, M.J., AZCÓN, R., AZCÓN-AGUILAR, C. 2005. Microbial co-operation in the rhizosphere. **Journal of Experimental Botany** 56: 1761-1778.

BERBARA, R. L.L.; SOUZA, F. A.; FONSECA, H. M.A.C. **Fungos micorrízicos arbusculares: muito além da nutrição**. Viçosa: SBCS.2006. 432p.

BERNACCI, L.C.; SOARES-SCOTT, M.D.; JUNQUEIRA, N.T.V.; PASSOS, I.R.S.; MELETTI, L.M.M. *Passiflora edulis* Sims: the correct taxonomic way to cite the yellow PASSION fruit (and of others colors). **Revista Brasileira Fruticultura** 30: 566-576. 2008.

BEVER, J.D., MORTON, J.B., ANTONOVICS, J., SCHULTZ, P. Host-dependent sporulation and species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a mown grassland. **Journal of Ecology** 84: 71-82.1996.

BLASZKOWSKI, J.; KOZŁOWSKA, A.; CROSSAY, T.; SYMANCZIK, S.; AL-YAHYA'EI, M.N. A new family, Pervetustaceae with a new genus, *Pervetustus*, and *P. simplex* sp. nov. (Paraglomerales), and a new genus, *Innospora* with *I. majewskii* comb.nov. (Paraglomeraceae) in the Glomeromycotina. **Nova Hedwigia** xx: 1–14. 2017.

BOHNERT, H. J.; JENSEN, R. G. Strategies for engineering water-stress tolerance in plants. **Trends Biotechnology** 14: 89-97. 1996.

BOLAN, N.S.A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. **Plant and Soil** 134: 189- 207.1991.

BONFANTE, P.; GENRE, A. Plants and arbuscular mycorrhizal fungi: an evolutionary-developmental perspective. **Trends in plant science** 13: 492-498. 2008.

BORIE, F., RUBIO, R., MORALES, A. Arbuscular mycorrhizal fungi and soil aggregation. **Revista de la Ciencia del Suelo y Nutrición Vegetal** 8: 9-18. 2008.

BRAY, A. E. Plant responses to water deficit. **Trends in Plant Science** 2: 51-53. 1997.

BRUCE, A.; SMITH, S.E.; TESTER, M. The development of mycorrhizal infection in cucumber: effects of P supply on root growth, formation of entry points and growth of infection units. **New Phytologist**. 127: 507-514. 1994.

BRUCKNER, C.H.; CASALI, V.W.D.; MORAES, C.F.; REGAZZI, A.J.; SILVA, E.A.M. Self-incompatibility in passion fruit (*Passiflora edulis* Sims). **Acta Horticulturae** 370: 45-57. 1995.

BRUNDRETT, M.; KENDRICK, B. The roots and mycorrhizas of herbaceous woodland plants. **New Phytologist** 114: 457-468. 1990.

BRUNDRETT, M.C. Mycorrhizas in natural ecosystems. In: Macfayden, A., Begon, M., Fitter, A.H., eds. **Advances in Ecological Research** 21: 171-313. 1991.

BRUNDRETT, M.C. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. **New Phytologist** 154: 275-304. 2002.

BÜCKING, H.; SHACHAR-HILL, Y. Phosphate uptake, transport and transfer by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* is stimulated by increased carbohydrate availability. **New Phytologist** 165: 899-911. 2005.

BUSCOT, F.; VARMA, A. **Microorganisms in soils: roles in genesis and functions**. Berlin:Springer-Verlag. 2005. 416p.

CADOTTE, M.W.; CARDINALE, B.J.; OAKLEY, T.H. Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA** 105: 17 012-17 017. 2008.

CAIRNEY, J.W.G. Evolution of mycorrhiza systems. **Naturwissenschaften** 87:467-475. 2000.

CAMARGO, P.; MORAES, C.; SCHEMBEGER, A.; SANTOS, C.P.; SCHEMIN, M.H.C. Rendimento da pectina da casca do maracujá em seus estádios diferentes de maturação: verde, maduro e senescência. In: Santos Junior,G.; Almeida,D. M.; Michaloski,A. O. (Org.). **Série em Ciência e Tecnologia de Alimentos: agroindústria, energia e meio ambiente**. 9 ed. Ponta Grossa: Universidade Tecnológica Federal do Paraná. 2008.

CAMPOS, D.T.S; ANDRADE, J.A.C.; CASSIOLATO, A.M.R. Crescimento e micorrização de genótipos de milho em casade vegetação. **Bragantia** 69: 555-562. 2010.

CARDON, Z.G; WHITBECK, J.L. 2007. **The rizosphere: a ecological perspective**. New York: Elsevier Academic Press. 214p.

CAVAGNARO T.R., GAO L-L., SMITH, F.A., SMITH, S.E. Morphology of arbuscular mycorrhizas is influenced by fungal identity. **New Phytologist** 151: 469-475. 2001.

CAVALCANTE, U.M.T.; MAIA, L.C.; COSTA, C.M.C.; SANTOS, V.F. Mycorrhizal dependency of passion fruit (*Passifloraedulis* f. *flavicarpa*). **Fruits** 56: 317-324. 2001a.

CAVALCANTE, U.M.T.; MAIA, L.C.; COSTA, C.M.C; CAVALCANTE A.T.; SANTOS, V.F. Efeito de fungos micorrízicos arbusculares, da adubação fosfatada e da esterilização do solo no crescimento de mudas de maracujazeiro amarelo. **Revista Brasileira de Ciências do Solo** 26: 1099-1106. 2002a.

CAVALCANTE, U.M.T.; MAIA, L.C; MELO, A.M.M.; SANTOS, V.F. Influência da densidade de fungos micorrízicos arbusculares na produção de mudas de maracujazeiro-amarelo. **Pesquisa agropecuária brasileira** 37: 643-649. 2002b.

CAVALCANTE, UM.T.; MAIA, L.C.; NOGUEIRA, R.J.M.C.; SANTOS, V.F. Respostas fisiológicas em muda de maracujazeiro amarelo (*Passiflora edulis* sims. f. *flavicarpa* deg.)

inoculadas com fungos micorrízicos arbusculares e submetidas a estresse hídrico. **Acta Botanica Brasílica** 15: 379–390. 2001b.

CAVALCANTI, F.J.A. et al. 2008. **Recomendações de adubacao para o Estado de Pernambuco: 2a. aproximação**. 3.ed. Recife: Instituto Agrônômico de Pernambuco - IPA. 212 p.

CERVI, A.C. Passifloraceae do Brasil. Estudo do gênero *Passiflora* L., subgênero *Passiflora*. **Fontqueria** 45: 1-92. 1997.

CERVI, A.C.; LINSINGEN, L.. *Passiflora kikiana*, a new species of Passifloraceae from the Brazilian Amazon. **Acta Botanica Brasílica** 24: 1062-1064. 2010.

Cho, K., Toler, H.D., Lee, J., Ownley, B.H., Jean, C., Stutz, J.C., Moore, J.L., Augé, R. M. 2006. Mycorrhizal symbiosis and response of sorghum plants to combined drought and salinity stresses. *Journal of Plant Physiology* 163:517-528.

CHO, K.; TOLER, H.; LEE, J.; OWNLEY, B.; STUTZ, J. C.; MOORE, J. L.; AUGÉ, R. M. Mycorrhizal symbiosis and response of sorghum plants to combined drought and salinity stresses. **Journal of Plant Physiology** 163: 517-528. 2006.

CLARKE, K.R.; GORLEY, R.N. **Primer** v6: User Manual/Tutorial (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research). Primer-E, Plymouth. 2006.

COCHRAN, W.G. Estimation of bacterial densities by means of the most probable number. **Biometrics** 6: 105-116. 1950.

COMAS, L.H.; EISSENSTAT, D.M. Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. **Functional Ecology** 18: 388-397. 2004.

COPPENS, G., ECKENDRUGGE, D. **Exploração da diversidade genética das Passifloras**. VI Simpósio Brasileiro sobre a cultura do Maracujazeiro. Campos dos Goytacazes: UENF/UFRRJ. 25p. 2003.

CORRÊA, H.S. Fungos micorrízicos arbusculares associados às culturas cultivadas em sistemas agroflorestais e em monoculturas em projetos de assentamento do sudeste paraense. **Agroecossistemas** 2: 13-17. 2010.

COSTA, C.M.C., MAIA, L.C., CAVALCANTE, U.M.T., NOGUEIRA, R.J.M.C. Influência de fungos micorrízicos arbusculares sobre o crescimento de dois genótipos de aceroleira (*Malpighia emarginata* D.C.). **Pesquisa Agropecuária Brasileira** 36: 893-901. 2001.

CUENCA, G.; HERRERA, R.; MENESES, E. Effects of VA mycorrhiza on the growth of cacao seedlings under nursery conditions in Venezuela. **Plant and Soil** 126:71-78. 1990.

CUNHA, M.A.P.; BARBOSA, L.V.; JUNQUEIRA, N. T. V. Aspectos botânicos. In: Lima, A. A. (Ed.) **Maracujá produção: aspectos técnicos**. Embrapa Mandioca e Fruticultura - Cruz das Almas. Brasília: Embrapa Informação tecnológica. 2002. pp. 15-24.

DANDAN, Z.; ZHIWEI, Z. Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the hot-dryvalley of the Jinsha River, southwest China. **Applied Soil Ecology** 37: 118-128. 2007.

DECHEN, A.R., NACHTIGALL, G.R. Elementos requeridos à nutrição de plantas. In: Novais, R.F., Alvarez, V.V.H., Barros, N.F., Fontes, R.L.F., Cantarutti, R.B., Neves, J.C.L. (eds). **Fertilidade do Solo**. Viçosa: SBCS/UFV. 2007. pp. 92-132.

DECLERK, S.; STRULLU, D.G.; PLENCHETTE, C. In vitro mass production of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus versiforme* associated with Ri T-DNA transformed carrot roots. **Mycological Research**. 100: 1237-1242. 1996.

DICKSON S. The Arum–Pariscontinuum of mycorrhizal symbiosis. **New Phytologist** 163: 187–200.2004.

DODD, J.C.; BODDINGTON C. L.; RODRIGUEZ, A.; GONZALEZ-CHAVEZ, C.; MANSUR, I. Mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) from different genera: form, function and detection. **Plant and Soil** 226: 131-151. 2000.

DONADIO, L.C.; MÔRO, F.V.; SERVIDONE, A.A. **Frutas brasileiras**. Jaboticabal: UNESP. 2002. 288 p.

DOTZLER, N; WALKER, C.; KRINGS, M.; HASS, H.; KERP, H.; TAYLOR, T.N.; AGERER, R. Acaulosporoid glomeromycotan spores with a germination shield from the 400-million-year-old Rhynie chert. **Mycological Progress** 8: 9-18. 2009.

DOTZLER, N.; KRINGS, M.; TAYLOR, T. N.; AGERER, R. Germination shields in *Scutellospora* (Glomeromycota: Diversisporales, Gigasporaceae) from the 400 million-year-old Rhynie chert. **Mycological Progress** 5:178–184. 2006.

EVELIN, H.; KAPOOR, R.; GIRI, B. Arbuscular mycorrhizal fungi in alleviation of salt stress: a review. **Annals of Botany** 104: 1263-1280. 2009.

FELDMANN, F.; IDZACK, E. Inoculum production of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for use in tropical nurseries. In: Norris JR, Read DJ, Varma AK (Eds.). **Techniques for mycorrhizal research**. San Diego, Academic Press.1994. Pp.799- 817

FERRARI, R.A.; COLUSSI, F.; AYUB, R.A. Caracterização de subprodutos da industrialização do maracujá-aproveitamento das sementes. **Revista Brasileira de Fruticultura** 26: 101-102. 2002.

FERREIRA, F. R. Germoplasma de Passiflora no Brasil. In: São José, A. R. (Ed.) **Maracujá: produção e mercado**. Vitória da Conquista:UESB.1994. pp. 24-26.

Flora do Brasil. Disponível em: <<http://www.floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/listaBrasil/PrincipalC/PrincipalUC.do;jsessionid=0345C39DDCD8121B05EB037BF8419558>>. Acesso em: março de 2016.

FONTENLA, S.; GARCÍA-ROMERA, I.; OCAMPO, J. A. Negative influence of non-host plants on the colonization of *Pisum sativum* by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. **Soil Biology and Biochemistry** 31: 1591-1597.1999.

FRANÇA, A.C.; FREITAS, A.F.; SANTOS, E.A.; GRAZZIOTTI, P.H.; ANDRADE JÚNIOR, V.C. Mycorrhizal fungi increase coffee plant competitiveness against *Bidens pilose* interference. **Pesquisa Agropecuária Tropical** 46: 132-139. 2016.

GAHOONIA, T. S.; RAZA, S.; NIELSEN, N. E. Phosphorus depletion in the rhizosphere as influenced by soil moisture. **Plant and Soil** 159: 213-218. 1994.

GALLAUD I. **Études sur les Mycorrhizes Endotrophes**. Lille, France: le Bigot Frères. 1904.

GEHRIG, H.; SCHÜßLER, A.; KLUGE, M. *Geosiphon pyriforme*, a fungus forming endocytobiosis with *Nostoc* (Cyanobacteria), is an ancestral member of the Glomales: evidence by SSU rRNA analysis. **Journal of Molecular Evolution** 43: 71-81.1996.

GENRE, A.; CHABAUD, M.; TIMMERS, T.; BONFANTE, P.; BARKER, D.G. Arbuscular mycorrhizal fungi elicit a novel intracellular apparatus in *Medicago truncatula* root epidermal cells before infection. **The Plant Cell** 17: 3489-3499. 2005.

GERDEMANN, J.W.; NICOLSON, T.H. Spores of mycorrhizal *Endogone* species extracted from soil by wet sieving and decanting. **Mycological Society** 46, 235- 244. 1963.

GHOLAMHOSEINI, M., GHALAVAND, A., DOLATABADIAN, A., JAMSHIDI, E., KHODAEI-JOGHAN, A. Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation on growth, yield, nutrient uptake and irrigation water productivity of sunflower grown under drought stress. **Agricultural Water Management** 117:106-114. 2013.

GIANINNAZZI-PEARSON, V. Plant cell responses to arbuscular mycorrhizal fungi: getting the roots of symbiosis. **The Plant Cell** 8: 1871-1883.1996.

GIOVANETTI, M.; MOSSE, B. An evaluation of techniques for measuring vesicular arbuscular mycorrhizal infection in roots. **New Phytologist**. 84: 489-500. 1980.

GIL, J. G. R.; AGUDELO, M. M.; BEDOYA, L. O.; OSORIO, N. W.; OSORIO, J. G. M. Germination and growth of purple passion fruit seedlings under pre-germination treatments and mycorrhizal inoculation. **Pesquisa Agropecuária Tropical** 45: 257-265. 2015.

GIOVANETTI, M.; MOSSE, B. An evaluation of techniques for measuring vesicular arbuscular mycorrhizal infection in roots. **New Phytologist** 84: 489-500. 1980.

GIOVANETTI, M., SBRANA, C., LOGI, C. Early processes involved in host recognition by arbuscular mycorrhizal fungi. **New Phytologist** 127: 703-709. 1994.

GODOY, L.J.G.; SANTOS, T.S.; BÔAS; R.L.V; LEITE JÚNIOR, J.B. Índice relativo de clorofila e o estado nutricional em nitrogênio durante o ciclo do cafeeiro fertirrigado. **Revista Brasileira de Ciências do Solo**. 32: 217-226.2008.

GOMES, M.M.A.; LAGÔA, A.M.M.A.; MEDINA, C.L.; MACHADO, E.C.; MACHADO, M.A. Interactions between leaf water potential, stomatal conductance and abscisic acid content of orange trees submitted to drought stress. **Brazilian Journal Plant Physiology** 16: 155-161. 2004.

GOTO, B.T., MAIA, L.C. Glomerospores: a new denomination for the spores of Glomeromycota, a group molecularly distinct from the Zygomycota. **Mycotaxon** 96: 129-132. 2006.

GOTO, B.T.; JOBIM, K. 2016. **Laboratório de Biologia de Micorrizas**. Disponível em: <<http://glomeromycota.wix.Com/lbmicorrizas>>. Acesso em: 10 out. 2017.

GRAÇA, J.P.; MACHADO, J.P.O.; RUGGIERO, C.; ANDRIOLO, J.L. Eficiência de fungos endomicorrízicos e da bactéria *Azospirillum brasiliense* sobre o desenvolvimento de mudas de maracujá (*Passiflora edulis* f. *flavicarpa*). **Revista Brasileira de Fruticultura** 13:125-130.1991.

GREILHUBER J. Intraspecific variation in genome size: A critical reassessment. **Annals of Botany** 82: 27-35. 1998.

GRYNDLER, M. The ecological role of mycorrhizal symbiosis and the origin of the land plants. **Ceská Mykologie** 46: 93-98.1992.

GUSTAFSON, D.J.; CASPER, B.B. Differential host plant performance as a function of soil arbuscular mycorrhizal fungal communities: experimentally manipulating co-occurring *Glomus* species. **Plant Ecology** 183:257-263. 2006.

HART, M.M., READER, R.J.; KLIRONOMOS, J.N. Life-history strategies of arbuscular mycorrhizal fungi in relation to their successional dynamics. **Mycologia** 83: 1184-1196.2001.

HART, M.M.; READER, R.J. Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular mycorrhizal fungi. **New Phytologist** 153: 335-344.2002.

HE, M.; DIJKSTRA, F.A. Drought effect on plant nitrogen and phosphorus: a metaanalysis. **New Phytologist** 204:924-931. 2014.

HECKMAN, D.S.; GEISER, D.M.; EIDELL, B.R.; STAUFFER, R.L.; KARDOS, N.L.; HEDGES, S. B. Molecular evidence for the early colonization of land by fungi and plants. 2001. **Science** 293: 1129-1133. 2001.

HELGASON, T.; MERRYWEATHER, J.W.; YOUNG, J.P.W.; FITTER, A.H. Specificity and resilience in the arbuscular mycorrhizal fungi of a natural woodland community. **Journal Ecology** 95:623-630. 2007.

HEPPER, C.M. Isolation and culture of VA mycorrhizal (VAM) fungi. In: **VA Mycorrhiza**. (eds) Powell, C.L., Bagyaraj, D.J. Boca Raton: CRC Press.1984. Pp. 95-112.

HOAGLAND, D.R.; ARNON, D.I. The water culture method for growing plants without soil. **California Agricultural Experiment Station Circulation**. 347, 32. 1938.

HOFFMANN, M.; T. N. S. PEREIRA; M. B. MERCADANTE; A. R. GOMES. Polinização de *Passiflora edulis* f. *flavicarpa* (Passiflorales, Passifloraceae), por abelhas (Hymenoptera, Anthophoridae) em Campos dos Goytacazes, Rio de Janeiro. **Iheringia** 89: 149-152. 2000.

HUANTE, P.; RINCON, E.; ALLEN E.B. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizae on seedling growth of four tree species from the tropical deciduous forest in Mexico. **Mycorrhiza** 2: 141-145.1993.

HUSBAND, R.; HERRE, E.A., TURNER, S.L.; GALLERY, R.; YOUNG, J.P. Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and patterns of host association over time and space in a tropical forest. **Molecular Ecology** 11: 2669-2678. 2002.

IBGE – **Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística**. 2010. Produção agrícola municipal - Culturas temporárias e permanentes. Brasil. 37. Disponível em: <http://www.ibge.gov.br/home/estatistica/economia/pam/2010/PAM2010_Publicacao_completa.pdf>. Acesso em: novembro de 2014.

IJDO, M.; SHTICKZELLE, N.; CRANENBROUCK, S.; DECLERCK, S. Do arbuscular mycorrhizal fungi with contrasting life-history strategies differ in their responses to repeated defoliation? **FEMS Microbiology Ecology** 72: 114-122. 2010.

INVAM. **International Culture Collection of (Vesicular) Arbuscular Mycorrhizal Fungi**. West Virginia University, Morgantown, West Virginia. URL: <http://invam.wvu.edu/the-fungi/species-descriptions> Acesso em: novembro de 2016.

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. R. (eds) *Mycorrhizal Ecology*. 2002. Pp. 75-92.

JAMES, T, Y. et al. Reconstructing the early evolution of Fungi using a six-gene phylogeny. **Nature** 443: 818-822. 2006.

JANOS, D.P. Plant responsiveness to mycorrhizas differs from dependence upon mycorrhizas. **Mycorrhiza** 17: 75-91. 2007.

JENKINS, W.R. A rapid centrifugal flotation technique for separating nematodes from soil. **Plant Disease Reporter** 48: 692. 1964.

KARANDASHOV, V.; BUCHER, M. Symbiotic phosphate transport in arbuscular mycorrhizas. **Trends Plant Science** 10: 22-29. 2005.

KENRICK, P.; CRANE, P.R. The origin and early evolution of plants on land. **Nature** 389: 33-39.1997.

KHALVATI, M. A.; HU, Y.; MOZAFAR, A.; SCHMIDHALTER, U. 2005. Quantification of water uptake by arbuscular mycorrhizal hyphae and its significance for leaf growth, water relations, and gas exchange of barley subjected to drought stress. **Plant Biology** 7: 706-712.

KIERS, E.T.; VAN DERHEIJDEN, M.A. Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. **Science** 333: 880-882. 2011.

KOCH, A.M.; ANTUNES, P.M.; KLIRONOMOS, J.N. Diversity effects on productivity are stronger within than between trophic groups in the arbuscular mycorrhizal symbiosis, **Plos One** 7: 1-8.2012.

KOHLER, J.; HERNANDEZ, J. A.; CARAVACA, F.; ROLDAN, A. Induction of antioxidant enzymes is involved in the greater effectiveness of a PGPR versus AM fungi with respect to increasing the tolerance of lettuce to severe salt stress. **Environmental and Experimental Botany** 65: 245-252. 2009.

KOIDE, R.T. Functional complementarity in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. **New Phytologist** 147: 233-235.2000.

KOSOLAPOVA, A.; YAMALTDINOVA, V.; MITROFANOVA, E.; FOMIN, D.; TETERLEV, I. Biological activity of soil depending on fertilizer systems. **Bulgarian Journal of Agricultural Science** 22: 921-926.2016.

LEÃO,D.A.S.; FREIREA.L.O.; MIRANDA,J.R.P. Estado nutricional de sorgo cultivado sob estresse hídrico e adubação fosfatada. **Pesquisa Agropecuária Tropical** 41: 74-79. 2011.

LECOEUR, J.; SINCLAIR, R.T. Field pea transpiration and leaf growth in response to soil water deficits. **Crop Science** 36: 331-335. 1996.

Lenoir, I.; Fontaine, J.; Sahraoui, A. L.-H. **Arbuscular mycorrhizal fungal responses to abiotic stresses: A review**. Phytochemistry.2016. pp. 1-12.

LI, H.; SMITH, S.E.; HOLLOWAY, R.E.; ZHU, Y.; SMITH, F.A. Arbuscular mycorrhizal fungi contribute to phosphorus uptake by wheat grown in a phosphorus-fixing soil even in the absence of positive growth responses. **New Phytologist** 172: 536-543. 2006.

LIMA, A.A. **Por que plantar maracujá?** Cruz das Almas: Embrapa Mandioca e Fruticultura (Embrapa Mandioca e Fruticultura. 2 p. Maracujá em Foco, 85).1999.

LIMA, E.S.; SCHWERTZ, M.C.; SOBREIRA, C.R.C., BORRAS, M.R.L. Efeito hipoglicemiante da farinha do fruto de maracujá-do-mato (*Passifloranitida* Kunth) em ratos normais e diabéticos. **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais** 14: 383-388.2012.

LIU,B.; LI,H.; ZHU, B.; KOIDE, R.T.; EISSENSTAT, D.M.; GUO, D. Complementarity in nutrient foraging strategies of absorptivefine roots and arbuscular mycorrhizal fungi across 14 coexistingsubtropical tree species. **New Phytologist**. 208: 125-136. 2015.

LOPES, S. C. **Citogenética do maracujá, *Passiflora* spp.** In: São José, A. R.; Ferreira, F. R.; Vaz, R. L. (Ed.). A cultura do maracujá no Brasil. Jaboticabal: FUNEP.1991. 201-209.

MACDOUGAL, J.M. Revision on *Passiflora*, subgenus *Decaloba*, section *Pseudodysosmia* (Passifloraceae). **Systematic Botany Monographs** 41: 1-146.1994.

MAHERALI, H.; KLIRONOMOS, J.N. Influence of phylogeny on fungal community assembly and ecosystem functioning. **Science** 316, 1746-1748. 2007.

MAIA, L.C.; SILVA, F.S.B.; GOTO, B.T. 2010. Estrutura, ultraestrutura e germinação de glomerosporos. In: J. O. Siqueira; F. A. de Souza; E. J. B. N. Cardoso; S. M. Tsai (Eds.). **Micorrizas: 30 anos de pesquisas no Brasil**. Lavras: UFLA.pp. 75-118.

MAIA, L.C.; YANO-MELO, A.M. Role of arbuscular mycorrhizal fungi in saline soils. In **Mycorrhizas: role and applications** (V.S. Mehrotra, ed.). New Dehli: Allied Publishers. 282-302.2005.

MAIA, L.C.; YANO-MELO, A.M.; GOTO, B.T. Filo Glomeromycota In: Gusmão, L.F.P., Maia, L.C. (Org.) **Diversidade e caracterização dos fungos do Semi-árido brasileiro**. 1 ed. Recife: Associação de Plantas do Nordeste-APNE.2006. pp. 109-126.

MALACRIDA, C.R.; JORGE, N. Yellow passion fruit seed oil (*Passiflora edulis* f. *flavicarpa*): physical and chemical characteristics. **Brazilian Archives of Biology and Technology** 55: 127-134. 2012.

MANOHARAN, P.T.; SHANMUGAIAH, V.; BALASUBRAMANIAN, N.; GOMATHINAYAGAM, S.; SHARMA, M.P; MUTHUCHELIAN, K. Influence of AM fungi on the growth and physiological status of *Erythrina variegata* Linn. grown under different water stress conditions. **European Journal Soil Biology** 46: 151-156. 2010.

MAROSTEGA, T.N.; FERRAZ, A.C.L.; ARAÚJO, L.M.; LUZ, P.B.;SOBRINHO, S.P.; NEVES, L.G. Superação de dormência em sementes de *Passiflora foetida* L. **Revista Perspectiva** 37:139. 2013.

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

MARULANDA, A.; AZCON, R.; RUIZ-LOZANO, J.M. Contribution of six arbuscular mycorrhizal fungal isolates to water uptake by *Lactuca sativa* plants under drought stress. **Physiologia Plantarum** 119: 526-533. 2003.

MATSUURA, F.C.A.U.; FOLEGATTI, M.I.S. Processamento. In: A.A. Lima; M.A.P. Cunha Ed. **Maracujá: produção e qualidade na passicultura**. Cruz das Almas: Embrapa Mandioca e Fruticultura. 396 p. 2004.

MAZZONI-VIVEIROS, S.C.; TRUFEM, S.F.B. Efeitos da poluição aérea e edáfica no sistema radicular de *Tibouchina pulchra* Cogn. (Melastomataceae) em área de mata Atlântica: associações micorrízicas e morfologia. **Revista Brasileira de Botânica** 27: 337–348. 2004.

MCGONIGLE, T. P.; MILLER, M. H.; EVANS, D. G.; FAIRCHILD, G. L.; SWAN, J. A. A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. **New Phytologist**. 115: 495-501.1990.

MELETTI, L.M.M.; BRÜCKNER, C.H. Melhoramento genético. In: Brückner, C.H.; Picanço, M.C. **Maracujá: tecnologia de produção, pós-colheita, agroindústria, mercado**. Porto Alegre:Cinco Continentes. 345-385. 2001.

MELETTI, L.M.M.; SOARES-SCOTT, M.D.; BERNACCI, L.C.; PASSOS, I.R.S. Melhoramento genético do maracujá: passado e futuro. In: Faleiro, F.G.; Junqueira, N.T.V.; BRAGA, M.F. (Org.). **Maracujá: germoplasma e melhoramento genético**. Planaltina: Embrapa Cerrados. 2005. Pp. 55-78.

MELETTI, L.M.M; MAIA, M.L. **Maracujá: produção e comercialização**. Campinas: Instituto Agrônômico (Boletim Técnico, 181). 64 p. 1999.

MELO, N.F.; CERVI, A.; GUERRA, M. Karyologia and cytotaxonomy of the genus *Passiflora* L. (Passifloraceae). **Plant Systematics and Evolution** 226: 69-84. 2001.

MELO, N.F.; GUERRA, M. Variability of the 5S and 45S rDNA sites in *Passiflora* L. species with distinct base chromosome numbers. **Annals of Botany** 92: 309-316. 2003.

MENSAH, J.A.; KOCH, A.M.; ANTUNES, P.M.; KIERS, E.T.; HART, M.; BÜCKING, H. High functional diversity within species of arbuscular mycorrhizal fungi is associated with differences in phosphate and nitrogen uptake and fungal phosphate metabolism. **Mycorrhiza** 25: 533-546. 2015.

MILLER, R.O. Nitric-perchloric acid wet digestion in an open vessel. In: **Handbook of Reference Methods for Plant Analysis**, ed. P. Y. Kalra, Boca Raton, FL: CRC Press. 1997. Pp. 57-61.

MORTON, J.B. Evolutionary Relationships among Arbuscular Mycorrhizal Fungi in the Endogonaceae. **Mycologia** 82: 192-207. 1990.

MOURA, R.S.; GHEYI, H.R.; COELHO FILHO, M.A.; JESUS, O.N.; LIMA, L.K.S.; CRUZ, C.S. Formation of seedlings of species from the genus *Passiflora* under saline stress. **Bioscience Journal** 33: 1197-1207. 2017.

MUNKVOLD, L.; KJØLLER, R.; VESTEBERG, M. ROSENDAHL, S.; JAKOBSEN, I. High functional diversity within species of arbuscular mycorrhizal fungi. **New Phytologist**. 164:357-364. 2004.

NASCIMENTO, J.M.L.; MORAES, T.A.L.; SILVA, E.M., MELO, N.F.; MELO A.M.Y. Crescimento de plantas de *Bauhinia cheilanta* micorrizadas em dois tipos de solo do bioma Caatinga. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias** 9: 570-576. 2014.

NEUMANN, E., GEORGE, E. Colonisation with the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* (Nicol. e Gerd.) enhanced phosphorus uptake from dry soil in *Sorghum bicolor* (L.). **Plant and Soil** 261: 245-255. 2004.

NEUMANN, E.; GEORGE, E. Nutrient uptake: the arbuscular mycorrhiza fungal symbiosis as a plant nutrient acquisition strategy. In: Koltai, H.; Kapulnik, Y. (Eds.) **Arbuscular mycorrhizas: physiology and function**. Springer, Netherlands. 2010. Pp 137-167.

NEWSHAM, K.K.; FITTER, A.H.; WATKINSON, A.R. Multi-functionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizas. **Trends in Ecology and Evolution** 10, 407-411. 1995.

NOVAIS, C.B.; BORGES, W.L.; JESUS, E.C.; SAGGIN JÚNIOR, O.J.; SIQUEIRA, J.O. Inter- and intraspecific functional variability of tropical arbuscular mycorrhizal fungi isolates colonizing corn plants. **Applied Soil Ecology** 76: 78-86. 2014.

NOGUEIRA, M.A.; CARDOSO, E.J.B.N.. Interações microbianas na disponibilidade e absorção de manganês por soja. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**. 37: 1605-1612. 2002.

NUNES, J.L.S; SOUZA, P.V.D.; MARODIN, G.A.B.; FACHINELLO, J.C. Incremento no desenvolvimento do porta-enxerto de pessegueiro ‘Okinawa’, promovido por fungos micorrízicos arbusculares autóctones. **Revista Ceres** 58: 223-231. 2011.

NWOSU, M.O. Herbs for mental disorders. **Fitoterapia**. 70: 58-63.1999.

OEHL, F.; SIEVERDING, E. PALENZUELA, J.; Ineichen, K.; Silva G.A. Advances in Glomeromycota taxonomy and classification. **IMA Fungus** 2: 191–199. 2011.

OEHL, F.; SOUZA, F.A.; SIEVERDING, E. Revision of *Scutellospora* and description of five new genera and three new families in the arbuscular mycorrhiza-forming Glomeromycetes. **Mycotaxon** 106: 311-360. 2008.

OLIVEIRA, M.S.; CAMPOSA, M.A. S; SILVA, F.S.B. Arbuscular mycorrhizal fungi and vermicompost to maximize the production of foliar biomolecules of *Passiflora alata* Curtis seedlings. **Journal of the Science of Food Agriculture** 95: 522–528. 2015a.

OLIVEIRA, M.S.; PINHEIRO, I.O. ; SILVA, F.S.B. Vermicompost and arbuscular mycorrhizal fungi: an alternative to increase foliar orientina nd vitexin-2-O-ramnoside synthesis in *Passiflora alata* Curtis seedlings. **Journal of the Science of Food Agriculture** 95: 522-528. 2015b.

PASZKOWSKI, U. A journey through signaling in arbuscular mycorrhizal symbioses. **New Phytologist** 172: 35-46. 2006.

PEARSON, J. N.; ABBOTT, L. K.; JASPER, D. A. Mediation of competition between two colonizing VA mycorrhizal fungi by the host plant. **New Phytologist**. 123: 93-98. 1993.

PEIXOTO, M. Problemas e perspectivas do maracujá ornamental. In: F.G Faleiro; N.T.V. Junqueira, M.F. Braga, (Ed.). **Maracujá: germoplasma e melhoramento genético**. Planaltina, DF: Embrapa Cerrados. 2005. Pp. 457-463.

PEREIRA, C.A.M.; VILEGAS, J.H.Y. Constituintes químicos e farmacologia do gênero *Passiflora* com ênfase a *P. alata* Dryander, *P. edulis* Sims e *P. incarnata* L. **Revista Brasileira de Plantas Medicinais** 3: 1-12.2000.

PÉREZ, M.; URCELAY, C. Differential growth response to arbuscular mycorrhizal fungi and plant density in two wild plants belonging to contrasting functional types. **Mycorrhiza** 19: 517-23. 2009.

PHILLIPS, J.M.; HAYMAN, D.S. Improved procedures to clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. **Transactions of The British Mycological Society** 55:158-160. 1970.

PHIPPS, J. TAYLOR, T.N. Mixed arbuscular mycorrhizae from the Triassic of Antarctica. **Mycologia** 88: 707-714. 1996.

PIOTROWSKI, J.S.; DENICH, T.; KLIRONOMOS, J.N.; GRAHAM, J.M.; RILLIG, M.C. The effects of arbuscular mycorrhizas on soil aggregation depend on the interaction between plant and fungal species. **New Phytologist** 164: 365-373. 2004.

PONTES, J.S.; SANTOS, V.M.; PEREIRA, C.D.; SILVA, G.A.; MAIA, L.C.; OEHL, F. *Acaulospora spinulifera*, a new arbuscular mycorrhizal fungal species from the Brazilian Cerrado and Atlantic Rain forest. **Nova Hedwigia** 105:219-229. 2017.

PORTER, G.A.; OPENA, G.B.; BRADBURY, W.B.; MCBURNIE, J.C.; SISSON, J.A. Soil management and supplemental irrigation effects on potato. I. Soil properties, tuber yield, and quality. **Agronomy Journal** 91: 416-425. 1999.

PORTES, M. T.; ALVES, T. H.; SOUZA, G. M. Water deficit affects photosynthetic induction in *Bauhinia forficata* Link (Fabaceae) and *Esenbeckia leiocarpa* Engl. (Rutaceae) growing in understorey and gap conditions. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, 18:491-512. 2006.

POUYU-ROJAS, E.; SIQUEIRA, J.O.; SANTOS, J.G.D. Compatibilidade simbiótica de fungos micorrízicos arbusculares com espécies arbóreas tropicais. **Revista Brasileira de Ciências do Solo** 30: 413-424. 2006.

POWELL, J. R.; PARRENT, J. L.; HART, M. M.; KLIRONOMOS, J. N.; RILLIG, M. C.; MAHERALI, H. Phylogenetic trait conservatism and the evolution of functional trade-offs in arbuscular mycorrhizal fungi. **Proceedings of the Royal Society B** 276: 1-9. 2009.

R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2016.

RAMOS-ZAPATA, J.A.; ZAPATA-TRUJILLO R.; ORTÍZ-DÍAZ, J.J.; GUADARRAMA, P. Arbuscular mycorrhizas in a tropical coastal dune system in Yucatan, Mexico. **Fungal Ecology** 4: 256-261. 2011.

RAVEN, P.H. The bases of angiosperm phylogeny: cytology. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 62: 724-764. 1975.

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

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

REMY, I.; TAYLOR, T. N.; HASS, H.; Kerp, H. Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 91: 11841-11843. 1994.

RIEGER, R.; MICHAELIS, A.; GREEN, M.M. **Glossary of genetic classical and molecular**. [S.I.]: Springer Verlag. 1991. 553p.

RILLIG, M. C.; RAMSEY, P. W.; MORRIS, S.; PAUL, E.A. Glomalin, an arbuscular-mycorrhizal fungal soil protein, responds to land-use change. **Plant and Soil** 253: 293-299. 2003.

RILLIG, M.C. Arbuscular mycorrhizae, glomalin and soil aggregation. **Canadian Journal of Soil Science** 84: 355-363. 2004.

RILLIG, M.C., Mummey, D.L. Mycorrhizas and soil structure. **New Phytologist** 171: 41-53. 2006.

RITER NETTO, A.F.; FREITAS M.S.M.; MARTINS, M.A.; CARVALHO, A.J.C.; VITORAZI FILHO, J.A. Efeito de fungos micorrízicos arbusculares na bioprodução de fenóis totais e no crescimento de *Passiflora alata* Curtis. **Revista Brasileira de Plantas Medicinais** 16: 1-9. 2014.

RODRÍGUEZ, A.M.; HURTADO, M.; PRAGER, M.S. Inoculación de granadilla *Passiflora ligularis* L. con MVA. **Acta Agronomica** 89-98. 1995.

RUIZ-LOZANO, J. M. Arbuscular mycorrhizal symbiosis and alleviation of osmotic stress. New perspectives for molecular studies. **Mycorrhiza** 13, 309-317. 2003.

RUIZ-LOZANO, J. M.; AZCÓN, R.; GOMEZ, M. Effects of arbuscular-mycorrhizal *Glomus* species on drought tolerance: physiological and nutritional plant responses. **Applied and Environmental Microbiology** 456-460. 1995.

SABOYA, R.C.C.; CHAGAS J.R., A.F.; MONTEIRO, F.P.R.; SANTOS, G.R.; ERASMO, E.A.L.; CHAGAS, L.F.B. Fungos micorrízicos arbusculares afetando a produção de mudas de pinhão-mansão na região Sul do Estado de Tocantins, Brasil. **Revista Ceres**. 59: 142-146. 2012.

SAINZ, M.J.; TABOADA-CASTRO, M.T.; VILARINO, A. Growth, mineral nutrition and mycorrhizal colonization of red clover and cucumber plants grown in a soil amended with composted urban wastes. **Plant and Soil** 205: 85-92. 1998.

SAMPAIO, S.R.; SOARES, T.L.; OLIVEIRA, E.J.; JESUS, O.N. **Hibridação interespecífica e viabilidade polínica em *Passiflora* com potencial ornamental**. 7ª Jornada Científica-Embrapa Mandioca e Fruticultura. 2013.

SANTOS, B.A.; MAIA, L.C.; CAVALCANTE, U.M.T.; CORREIA, M.T.S.; COELHO, L.C. B. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi and soil phosphorus level on expression of protein and activity of peroxidase on passion fruit roots. **Brazilian Journal of Biology** 61: 693-700. 2001.

SANTOS, B.A.; SILVA, G.A.; MAIA, L.C.; ALVES, M.V. Mycorrhizae in Monocotyledonae of Northeast Brazil: subclasses Alismatidae, Arecidae and Zingiberidae. **Mycorrhiza** 10 :151-153. 2000.

SANTOS, K.C.; KURTZ, S.M.T.F.; MULLER, S.D.; BIAVATTI, M.W.; OLIVEIRA, R.M.M.W.; MORAES SANTOS, C.A. Sedative and anxiolytic effects of methanolic extract

from leaves of *Passiflora actinia*. **Brazilian Journal of Biology and Technology and International Journal** 49: 565-573. 2006.

SATHISH, R.; SAHU, A.; NATARAJAN, K. Antiulcer and antioxidant activity of ethanolic extract of *Passiflora foetida* L. **Indian Journal of Pharmacology** 43: 336-339. 2011.

SCHMIDT, F.; FORTES, M.A.; WESZ, J.; BUSS, G.L.; SOUSA, R.O. Impacto do manejo da água na toxidez por ferro no arroz irrigado por alagamento. **Revista Brasileira de Ciências do Solo** 37: 1226-1235. 2013.

SCHULZER, E. D., BECK, E.; MULLER-HOHENSTEIN, K. Water deficiency (drought). In: **Plant ecology**, Berlin: Springer, p 117-144. 2005.

SCHÜßLER, A. Molecular phylogeny, taxonomy, and evolution of *Geosiphon pyriformis* and arbuscular mycorrhizal fungi. **Plant and Soil** 244: 75-83. 2002.

SCHÜßLER, A.; WALKER, C. Evolution of the 'Plant-Symbiotic' Fungal Phylum, Glomeromycota. In: **Evolution of Fungi and Fungal-Like Organisms**. The Mycota XIV, Pöggeler: Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 2011. Pp. 163-185.

SCHÜßLER, A., SCHWARZOTT, D., WALKER, C. A new fungal phylum Glomeromycota: phylogeny and evolution. **Mycological Research** 105: 1413-1421. 2001.

SEIFERT, E.K.; BEVER, J.D.; MARON, J.L. Evidence for the evolution of reduced mycorrhizal dependence during plant invasion. **Ecology** 90: 1055-1062. 2009.

SHENG M, TANG M, CHAN H, YANG B, ZHANG F, HUANG Y. Influence of arbuscular mycorrhizae on photosynthesis and water status of maize plants under salt stress. **Mycorrhiza** 18: 287-296. 2008.

SILVA, A.A.G.; KLAR, A.E. Demanda hídrica do maracujazeiro amarelo (*Passiflora edulis* f. *flavicarpa* Deg.). **Irriga** 7: 185-190. 2002.

SILVA, D.K.A; PEREIRA, C.M.R.; SOUZA, R.G.; SILVA, G.A.; OEHL, F.; MAIA, L.C. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in restinga and dunes areas in Brazilian Northeast. **Biodiversity and Conservation** 21: 2361-2373. 2012.

SILVA, E.M. Produção de propágulos de fungos micorrízicos arbusculares e eficiência simbiótica moduladas pela disponibilidade de água no solo. Tese (doutorado). Universidade Federal de Pernambuco. Biologia de Fungos. 2015. 123p.

SILVA, E.M.; MELO, N.F.; MENDES, A.M.S.; ARAÚJO, F.P.; MAIA, L.C.; YANO-MELO, A.M. Response of *Passiflora setacea* to mycorrhization and phosphate fertilization in a semiarid region of Brazil. **Journal of Plant Nutrition** 38: 431- 442. 2015.

SILVA, E.M. Condição micorrízica em espécies de *Passiflora* e efeito da simbiose na promoção do crescimento. Dissertação (mestrado). Universidade Federal de Pernambuco. Biologia de Fungos. 2008. 75p.

SILVA, E.M.; MAIA, L.C.; MENEZES, K.M.S.; BRAGA, M.B.; MELO, N.F.; YANO-MELO, A.M. Water availability and formation of propagules of arbuscular mycorrhizal fungi associated with sorghum. **Applied Soil Ecology** 94: 15-20. 2015.

SILVA, F.S.B. Fungos micorrízicos arbusculares multiplicados em substrato com adubo orgânico favorecendo a formação de mudas orgânicas de *Passiflora alata* Curtis: uma questão de adaptação? Tese de Doutorado, Curso de Pós-Graduação em Biologia de Fungos, UFPE, Recife. 2006.

SILVA, G.A.; MAIA, L.C.; OEHL, F. Phylogenetic systematics of the Gigasporales. **Mycotaxon** 22: 207-220. 2012.

SILVA, L. X. et al. Fungos micorrízicos arbusculares em área de plantio de leucena e sabiá no estado de Pernambuco. **Revista Árvore** 31: 427- 435. 2007.

SILVA, L.X.; FIGUEIREDO, M.V.B.; SILVA, G.A., GOTO, B.T.; OLIVEIRA, J.P.; BURITY, H.A. Fungos micorrízicos arbusculares em área de plantio de leucena e sabiá no estado de Pernambuco. **Revista Árvore** 31: 427-435. 2007.

SILVA, M.A.; CAVALCANTE, U.M.T.; SILVA, F.S.B.; SOARES, S.A.G.; MAIA, L.M. Crescimento de mudas de maracujazeiro-doce (*Passiflora alata* Curtis) associadas a fungos micorrízicos arbusculares (Glomeromycota). **Acta Botanica Brasílica** 18: 981-985. 2004.

SILVA, M.F.; PESCADOR, R.; REBELO, R.A.; STÜRMER, S.L. The effect of arbuscular mycorrhizal fungal isolates on the development and oleo resin production of micropropagated *Zingiber officinale*. **Brazilian Society of Plant Physiology**. 20:119-130. 2008.

SILVA, T.F.B.; SANTOS, A.B.S.; ROZAS, C.E.O.; SANTOS, A.C.; PAIVA, L.M. Influência da densidade de fungos micorrízicos arbusculares na produção de maracujazeiro-doce (*Passiflora alata* Curtis). **Revista Caatinga** 2125: 1-6. 2009.

SILVA, R.P; PEIXOTO, J.R.; JUNQUEIRA, N.T.V. influência de diversos substratos no desenvolvimento de mudas de maracujazeiro azedo (*passiflora edulis* simsf. *flavicarpa* deg). **Revista Brasileira de Fruticultura** 23: 377-381. 2001.

SILVEIRA, A.P.D.; SILVA, L.R.; AZEVEDO, I.C.; OLIVEIRA, E.; MELETTI. L.M.M. Desempenho de fungos micorrízicos arbusculares na produção de mudas de maracujazeiro-amarelo, em diferentes substratos. **Bragantia** 62: 89-9. 2003.

SILVEIRA, A.P.D. Micorrizas. In: CARDOSO, E..B.N.; TSAI, S.M.; NEVES, M.C.P. **Microbiologia do solo**. Campinas: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo. 1992. pp. 257-282.

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

SIQUEIRA, J.O., KLAUBERG-FILHO, O. Micorrizas arbusculares: A pesquisa brasileira em perspectiva. In: E.F. Novais; V.H. Alvarez; C.E.G.R. Schaefer. **Tópicos em Ciência do Solo**. SBCS, Viçosa. 2000.

SMITH S.E.; SMITH F.A.; JAKOBSEN I. Functional diversity in arbuscular mycorrhizal (AM) symbioses: the contribution of the mycorrhizal P uptake pathway is not correlated with mycorrhizal responses in growth or total P uptake. **New Phytologist** 162: 511-524. 2004.

SMITH, S. E.; SMITH, F. A. Fresh perspectives on the roles of arbuscular mycorrhizal fungi in plant nutrition and growth. **Mycologia** 104: 1-13. 2012.

SMITH, S.E.; READ, D.J. **Mycorrhizal symbiosis**. 3rd edition. Academic Press, San Diego. 2008. 814p.

SMITH, S.E.; JAKOBSEN, I.; GRØNLUND, M.; SMITH, F.A. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus (P) nutrition: interactions between pathways of P uptake in arbuscular mycorrhizal (AM) roots have important implications for understanding and manipulating plant P acquisition. **Plant Physiology** 156: 1050-1057. 2011.

SMITH, S.E.; SMITH, F.A. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. **Annual Review of Plant Biology** 62: 227-50. 2011.

SMITH, S.E.; SMITH, F. A.; JAKOBSEN, I. Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses. **Plant Physiology** 133: 16-20. 2003.

SMITH, F.A.; GRACE, E.J., SMITH, S.E. More than a carbon economy: nutrient trade and ecological sustainability in facultative arbuscular mycorrhizal symbioses. **New Phytologist** 182: 347-358. 2009.

SOARES, A.; MARTINS, M. Influência de fungos micorrízicos arbusculares, associada à adição de compostos fenólicos, no crescimento de mudas de maracujazeiro (*Passiflora edulis* f. *flavicarpa*). **Revista Brasileira de Ciência do Solo** 2: 731-740. 2000.

SOARES-SCOTT, M.D. Caracterização citogenética de algumas espécies e híbridos interespecíficos de *Passiflora*. Dissertação (Mestrado). Campinas - SP: UNICAMP. 1998. 89p.

SOARES-SCOTT, M.D.; MELETTI, L.M.M.; BERNACCI, L.C.; PASSOS, I.R.S. Citogenética clássica em passifloras. In: Faleiro, F.G.; Junqueira, N.T.V.; Braga, M.F. eds., **Maracujá: germoplasma e melhoramento genético**. Planaltina, DF: Embrapa Cerrados. 2005. p. 210-240.

SABOYA, R.C.C.; CHAGAS JÚNIOR, A.F.; MONTEIRO, F.P.R.; SANTOS, G.R.; ERASMO, E.A.L.; CHAGAS, L.F.B. Fungos micorrízicos arbusculares afetando a produção de mudas de pinhão-mansão na região Sul do Estado de Tocantins, Brasil. **Revista Ceres**. 59: 142-146. 2012.

SOUZA, F.A.; SILVA, I.C.L.; BERBARA, R.L.L. Fungos micorrízicos arbusculares: muito mais diversos do que se imaginava. In: Moreira, F.M.S.; Siqueira, J.O.; Brussaard, L., eds.

Biodiversidade do solo em ecossistemas brasileiros. Lavras, Universidade Federal de Lavras. 2008. Pp.483-536.

SOUZA, F.A.; SILVA, I.C.L.; BERBARA, R.L.L. Fungos micorrízicos arbusculares: muito mais diversos do que se imaginava. In: Moreira, F. M. S.; Siqueira, J. O.; Brussaard, L. **Biodiversidade do solo em ecossistemas brasileiros.** Lavras: UFLA. 2008. Pp. 501-556.

SOUZA, F.A.; STÜRMER, S.L.; CARRENHO, R.; TRUFEM, S.F.B. 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., eds. **Micorrizas 30 anos de pesquisa no Brasil.** Lavras:Universidade Federal de Lavras. 2010. Pp. 16-73.

SOUZA, M.M.; PALOMINO, G.; PEREIRA, T.N.S.; VIEIRA, M.L.C. Cytogenetic studies in some species of *Passiflora* L. (Passifloraceae): A review emphasizing brazilian species. **Brazilian Archives of Biology and Technology.** 51: 247-258. 2008.

SOUZA, P.U.; LIMA, L.K.S.; SOARES, T.L.; JESUS, O.N.; COELHO FILHO, M.A.; GIRARDI, E.A. Biometric, physiological and anatomical responses of *Passiflora* spp. to controlled water déficit. **Scientia Horticulturae** 229: 77-90. 2018.

SPATAFORA, J. W. A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. **Mycologia** 108: 1028-1046. 2016.

STAHL, P.D.; SCHUMAN, G.E.; FROST, S.M.; WILLIAMS, S.E. Arbuscular mycorrhizae and water stress tolerance of Wyoming big sagebrush seedlings. **Soil Science Society of America Journal** 62: 1309-1313. 1998.

STEBBINS, G. L. **Variation and evolution in plants.** New York: Columbia University Press. 1950.

STONOR, R.N.; SMITH, S.E.; MANJARREZ, M.; FACELLI,E.; SMITH, F.A. Mycorrhizal responses in wheat: shading decreases growthbut does not lower the contribution of the fungal phosphateuptake pathway. **Mycorrhiza** 6: 465–472.

STÜRMER, S.L; SIQUEIRA,J.O. Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Brazilian Ecosystems. In: Moreira, F.M.S., Siqueira, J.O., Brussaard, L. eds., **Soil Biodiversity in Amazonian and Other Brazilian Ecosystems.** Wallingford:CAB International. 2008. Pp. 537-583.

SÝKOROVÁ, Z.; INEICHEN, K.; WIEMKEN, A; REDECKER, D. The cultivation bias: different communities of arbuscular mycorrhizal fungi detected in roots from the field, from bait plants transplanted to the field, and from a greenhouse trap experiment. **Mycorrhiza.** 18:1-14. 2007.

TAYLOR, T.N.; REMY, W.; HASS, H.; KERP, H. Fossil arbuscular mycorrhizae from the early Devonian. **Mycologia** 87: 560-573. 1995.

TEIXEIRA, C.G. Cultura. In: **Maracujá: cultura, matéria-prima, processamento e aspectos econômicos.** 2ª ed. Campinas: ITAL. 1994. 1-142.

TESTER, M.; SMITH, S.E.; SMITH, F.A. The phenomenon of 'nonmycorrhizal' plants. **Canadian Journal of Botany** 65: 419-431. 1987.

THONAR, C.; SCHNEPF, A.; FROSSARD, E.; ROOSE, T.; JANSÁ, J. Traits related to differences in function among three arbuscular mycorrhizal fungi. **Plant Soil** 339: 231-245. 2011.

TORRECILLAS, E.; ALGUACIL, M.M.; ROLDÁN, A. Host preferences of arbuscular mycorrhizal fungi colonizing annual herbaceous plant species in semiarid Mediterranean prairies. **Applied and Environmental Microbiology** 78: 6180-6186. 2012.

TRESEDER, K.K. The extent of mycorrhizal colonization of roots and its influence on plant growth and phosphorus content. **Plant Soil** 371: 1-13. 2013.

UEHLEIN, N.; FILESCHI, K.; ECKERT, M.; BIENERT, G.P.; BERTL, A.; KALDENHOFF, R. Arbuscular mycorrhizal symbiosis and plant aquaporin expression. **Phytochemistry** 68: 122-129. 2007.

ULMER, T.; MACDOUGAL, J.M. **Passiflora: Passion flowers of the world**. 1st ed. Oregon: Timber Press. 2004. 430p.

VAN DER HEIJDEN, M.G.A.; KLIRONOMOS, J.N.; URSIC, M.; MOUTOGLIS, P.; STREITWOLF-ENGEL, R.; BOLLER, T.; WIEMKEN, A.; SANDERS, I. R. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. **Nature** 396: 69-72. 1998.

VAN DER HEIJDEN, M. G. A.; SCHEUBLIN, T. R. Functional traits in mycorrhizal ecology: their use for predicting the impact of arbuscular mycorrhizal fungal communities on plant growth and ecosystem functioning. **New Phytologist** 174, 244-250. 2007.

VAN DER HEIJDEN, M.G.A.; STREITWOLF-ENGEL, R.; RIEDL, R.; SIEGRIST, S.; NEUDECKER, A.; INEICHEN, K.; BOLLER, T.; WIEMKEN, A.; SANDERS, I.R. The mycorrhizal contribution to plant productivity, plant nutrition and soil structure in experimental grassland. **New Phytologist** 172: 739-752. 2006.

VAN TUINEN, D; JACQUOT, E.; ZHAO, B.; GOLLOTTE, A.; GIANINAZZI-PEARSON, V. Characterization of root colonization profiles by a microcosm community of arbuscular mycorrhizal fungi using 25S rDNA-targeted nested PCR. **Molecular Ecology** 7: 879-887. 1998.

VANDERPLANK, J. **Passion flowers**. 3th ed., Cambridge: The MIP Press. 2000. 224p.

VITORAZI FILHO, J.A.; LIMA, K.B.; FREITAS, M.S.M.; MARTINS, M.A.; OLIVARES, F.L. Crescimento de mudas de maracujazeiro-doce inoculadas com fungos micorrízicos arbusculares e bactérias diazotróficas sob diferentes doses de fósforo. **Revista Brasileira de Fruticultura** 34: 442-450. 2012.

YOOYONGWECH, S.; SAMPHUMPHUANG, T.; TISARUM, R.; THEERAWITAYA, C.; CHA-UM, S. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) improved water deficit tolerance in two

different sweet potato genotypes involves osmotic adjustments via soluble sugar and free proline. **Scientia Horticulturae** 198: 107-117. 2016.

WALKER, C.; VESTBERG, M.; DEMIRCIK, F.; STOCKINGER, H.; SAITO, M.; SAWAKI, H.; NISHMURA, I.; SCHÜSSLER, A. Molecular phylogeny and new taxa in the Archaeosporales (Glomeromycota): *Ambispora fennica* gen. sp. nov., Ambisporaceae fam. nov., and emendation of Archaeospora and Archaeosporaceae. **Mycological Research**. Feb 111(Pt 2):137-53. 2007.

WANG, Y.Y., VESTBERG, M., WALKER, C., HURME, T., ZHANG, X., LINDSTRÖM, K. Diversity and infectivity of arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural soils of the Sichuan Province of mainland China. **Mycorrhiza** 18: 59-68. 2008.

WERNER, G.D.A.; KIERS, E.T. Partner selection in the mycorrhizal mutualism. **New Phytologist** 205: 1437-1442. 2015.

WILLIAMS, P.A.; KARL, B.J.; BANNISTER, P.; LEE, W.G. Small mammals as potential seed dispersers in New Zealand. **Austral Ecology**. 25: 523-532. 2000.

WILSON, J.M.; TRINICK, M.J. Infection development and interactions between vesicular - arbuscular mycorrhizal fungi. **New Phytologist** 93: 543-553. 1983.

WRIGHT, S.F.; FRANKE-SNYDER, M.; MORTON, J.B.; UPADHYAYA, A. Time-course study and partial characterization of a protein on hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi during active colonization of roots. **Plant and Soil** 181: 193-203. 1996.

WRIGHT, S.F., UPADHYAYA, A. A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. **Plant and Soil** 198: 97-107. 1998.

WU, Q.S.; XIA, R.X. Arbuscular mycorrhizal fungi influence growth, osmotic adjustment and photosynthesis of citrus under well-watered and water stress conditions. **Journal of Plant Physiology** 163: 417-425. 2006.

ZHANG, H.H.; TANG, M.; CHEN, H.; ZHENG, C.; NIU, Z. Effect of inoculation with AM fungi on lead uptake, translocation and stress alleviation of *Zea mays* L., seedlings planting in soil with increasing lead concentrations. **European Journal Soil Biology** 46: 306-311. 2010.

ZHANG, T.; TIAN, C.Y., SUN, Y.; BAI, D.; FENG, G. Dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi associated with desert ephemeral plants in Gurbantunggut Desert. **Journal of Arid Land** 4: 43-51. 2012.

ZHENG, H.F.; CHEN, L.D.; YU, X.Y.; ZHAO, X.F.; MA, Y.; REN, Z.B. Phosphorus control as an effective strategy to adapt soybean to drought at the reproductive stage: evidence from field experiments across northeast China. **Soil Use and Management** 31: 19-28. 2015.

ZHU, X.C.; SONG, F.B.; LIU, S.Q.; LIU, T.D.; ZHOU, X. Arbuscular mycorrhizae improves photosynthesis and water status of *Zea mays* L. under drought stress. **Plant Soil Environment** 58: 186-191. 2012.

APÊNDICE A -Número de folhas (NF), biomassa fresca da parte aérea (BFPA), biomassa seca da parte aérea (BSPA), biomassa fresca radicular (BFR), colonização por arbúsculos (CA) e por hifas (CH) em mudas de *Passiflora edulis* f. *flavicarpa* sob diferentes níveis de disponibilidade de água 25%, 50%, 75% e 100% no solo.

Tratamentos	NF	BFPA (g)	BSPA (g)	BFR (g)	CA (%)	CH (%)
25%						
NI-SP	8,2 c	5,5 c	2,2 c	2,0 bc	0,00 c	0,00 d
NI-CP	10,8 abc	12,8 ab	4,9 ab	7,6 a	0,00 c	0,00 d
CE	10,0 abc	8,3 bc	3,2 bc	3,1 bc	23,14 ab	41,86 a
AL	12,2 ab	14,3 a	5,3 a	6,2 abc	12,83 b	21,77 b
GA	11,2 abc	14,3 a	5,3 a	6,2 abc	34,97 a	40,47 a
AT	12,4 a	13,6 ab	5,3 a	5,5 abc	2,50 c	6,24 c
PO	8,6 bc	5,8 c	2,1 c	1,8 c	3,06 c	8,98 c
CV%	17,25	26,25	25,00	47,46	34,08	15,49
50%						
NI-SP	11,2 a	11,4 b	4,4 b	4,9 a	0,00 d	0,00 d
NI-CP	12,2 a	16,3 ab	6,1 ab	7,7 a	0,00 d	0,00 d
CE	12,2 a	15,0 ab	5,3 ab	6,0 a	40,64 a	48,67 a
AL	13,8 a	22,5 a	8,5 a	5,6 a	14,27 c	21,46 b
GA	13,4 a	18,9 ab	6,8 ab	5,3 a	43,34 a	43,67 a
AT	12,8 a	14,6 ab	5,4 ab	4,9 a	5,51 c	10,80 c
PO	11,2 a	11,9 b	4,7 b	2,6 a	2,63 c	5,77 c
CV%	16,83	26,8	28,56	44,71	21,7	14,9
75%						
NI-SP	12,6 a	15,9 ab	6,0 abc	5,7 b	0,00 d	0,00 d
NI-CP	13,0 a	20,1 ab	7,3 abc	10,3 a	0,00 d	0,00 d
CE	11,6 a	13,7 b	4,9 c	6,2 ab	38,17 a	47,12 a
AL	14,0 a	23,5 a	8,6 a	5,1 b	16,59 ab	25,17 ab
GA	14,4 a	22,3 a	8,4 ab	7,5 ab	45,20 a	46,40 ab
AT	12,8 a	14,1 b	5,4 c	7,0 ab	8,42 bc	17,86 bc
PO	12,2 a	14,4 b	5,6 bc	3,4 b	1,69 cd	5,79 cd
CV%	11,61	21,98	21,68	34,5	46,45	37,22
100%						
NI-SP	12,0 ab	15,7 bc	6,2 abc	8,0 ab	0,00 f	0,00 e
NI-CP	11,4 ab	18,9 abc	7,5 ab	10,7 a	0,00 f	0,00 e
CE	11,2 b	12,2 c	4,4 c	4,3 b	32,53 b	48,50 a
AL	14,6 a	24,3 a	8,9 a	5,7 ab	17,17 c	27,90 b
GA	14,4 ab	23,1 ab	8,1 ab	5,9 ab	46,73 a	47,73 a
AT	11,2 b	12,2 c	4,3 c	7,5 ab	7,56 d	15,73 c
PO	11,8 ab	11,6 c	5,4 bc	7,1 ab	1,82 e	5,59 d
CV%	12,96	22,79	23,9	39,1	17,98	9,88

Médias seguidas da mesma letra minúscula, na coluna, não diferem significativamente pelo teste de Tukey a 5%.

Fonte: O autor.

APÊNDICE B. Conteúdo de cálcio (Ca),magnésio (Mg), enxofre (S), cobre (Cu), zinco (Zn) e boro (B) em mudas de *Passiflora edulis* f. *flavicarpas* sob diferentes níveis de disponibilidade de água 25%, 50%, 75% e 100% no solo.

Tratamentos	Ca	Mg	S	Cu	Zn	B
mg planta ⁻¹			mg planta ⁻¹			
25%						
NI-SP	17,23 c	2,60 e	4,19 a	0,002 c	0,03 c	0,07 b
NI-CP	49,23 ab	9,58 bc	6,91 a	0,029 abc	0,05 bc	0,13 ab
CE	31,61 bc	7,88 cd	5,29 a	0,022 abc	0,11 ab	0,09 b
AL	57,65 a	13,05 ab	6,03 a	0,035 ab	0,14 a	0,18 a
GA	57,65 a	14,95 a	5,69 a	0,046 a	0,11 ab	0,18 a
AT	50,93 a	11,14 abc	4,77 a	0,029 abc	0,05 bc	0,18 a
PO	20,63 c	4,15 de	2,32 a	0,012 c	0,03 c	0,07 b
CV%	23,07	26,20	51,55	61,84	45,49	28,60
50%						
NI-SP	35,65 b	4,07 c	4,007 b	0,004 c	0,05 bc	0,17 ab
NI-CP	68,89 ab	12,06 abc	10,83 ab	0,011 bc	0,07 b	0,19 ab
CE	66,93 ab	10,91 abc	7,17 ab	0,033 abc	0,10 b	0,19 ab
AL	89,81 a	19,66 a	13,57 a	0,056 a	0,27 a	0,31 a
GA	93,72 a	17,92 ab	8,32 ab	0,047 ab	0,17 ab	0,25 ab
AT	60,16 ab	14,98 ab	5,64 b	0,047 ab	0,10 b	0,18 ab
PO	47,65 b	9,22 bc	4,00 b	0,025 abc	0,04 b	0,14 b
CV%	27,23	35,71	49,18	60,52	62,48	33,9
75%						
NI-SP	57,49 b	6,63 b	3,60 a	0,006 c	0,08 bc	0,23 ab
NI-CP	93,06 ab	15,53 ab	6,04 a	0,038 ab	0,08 bc	0,23 ab
CE	57,80 b	10,31 b	2,98 a	0,031 b	0,18 ab	0,15 b
AL	94,55 ab	22,07 a	5,41 a	0,052 a	0,21 a	0,27 a
GA	101,76 a	16,78 ab	4,80 a	0,036 ab	0,17 ab	0,30 a
AT	70,89 ab	7,79 b	3,26 a	0,010 bc	0,07 bc	0,21 ab
PO	65,09 ab	6,07 b	2,70 a	0,006 c	0,06 c	0,21 ab
CV%	25,54	44,03	56,98	33,22	43,55	25,9
100%						
NI-SP	75,01 bc	6,21 b	4,89 ab	0,008 d	0,09 bc	0,21 ab
NI-CP	86,39 abc	8,69 b	1,85 b	0,019 bc	0,08 c	0,29 ab
CE	62,14 c	7,11 b	4,93 ab	0,019 bc	0,18 a	0,16 b
AL	113,59 ab	13,57 a	11,33 a	0,041 a	0,21 a	0,33 a
GA	130,71 a	15,74 a	8,54 ab	0,030 ab	0,17 ab	0,32 a
AT	61,48 c	7,31 b	3,29 b	0,011 cd	0,06 c	0,16 b
PO	73,78 bc	7,04 b	4,87 b	0,003 cd	0,07 c	0,24 ab
CV%	27,94	24,63	58,78	32,21	34,05	28,3

Médias seguidas da mesma letra minúscula, na coluna, não diferem significativamente pelo teste de Tukey a 5%.
Fonte: O autor.