



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO VALE DO SÃO FRANCISCO
CAMPUS DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA – PRODUÇÃO VEGETAL**

Adler Santana de Medeiros

**Produção de inoculante micorrízico e aplicação em
plantas usadas na recuperação de áreas degradadas
do Projeto de Integração do Rio São Francisco**

Petrolina

2021

ADLER SANTANA DE MEDEIROS

Produção de inoculante micorrízico e aplicação em plantas usadas na recuperação de áreas degradadas do Projeto de Integração do Rio São Francisco

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Agronomia – Produção Vegetal da Universidade Federal do Vale do São Francisco, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Agronomia – Produção Vegetal.

Orientadora: Profa. Dra. Adriana Mayumi Yano-Melo
Coorientador: Prof. Dr. Renato Garcia Rodrigues

Petrolina

2021

M488p Medeiros, Adler Santana de
Produção de inoculante micorrízico e aplicação em plantas usadas na
recuperação de áreas degradadas do Projeto de Integração do Rio São Francisco /
Adler Santana de Medeiros. – Petrolina-PE, 2021.

86 f.: il. ; 28 cm.

Dissertação (Mestrado em Agronomia – Produção vegetal) - Universidade Federal
do Vale do São Francisco, Campus Ciências Agrárias, Petrolina-PE, 2021.

Orientadora: Profa. Dra. Adriana Mayumi Yano-Melo.

Banca examinadora: Gislene Granade, Cláudia Pandolfo Paz e Renato Garcia
Rodrigues.

Inclui referências.

1. Degradação ambiental. 2. Fungos micorrízicos. 3. Semiárido. I. Título. II.
Voltolini, Tadeu Vinhas. III. Universidade Federal do Vale do São Francisco.

CDD 333.72

UNIVERSIDADE FEDERAL DO VALE DO SÃO FRANCISCO
CAMPUS DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA – PRODUÇÃO VEGETAL

FOLHA DE APROVAÇÃO

Adler Santana de Medeiros

Produção de inoculante micorrízico e aplicação em plantas usadas na recuperação de áreas degradadas do Projeto de Integração do Rio São Francisco

Dissertação apresentada como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Agronomia – Produção Vegetal, pela Universidade Federal do Vale do São Francisco.

Aprovada em: 30 de agosto de 2021.

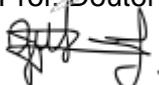
Banca Examinadora



Adriana Mayumi Yano-Melo, Profa. Doutora em Ciências Biológicas, Univasf



Renato Garcia Rodrigues, Prof. Doutor em Ecologia, Univasf



Gislene Ganade, Profa. Doutora em Ecologia, UFRN



Cláudia Pandolfo Paz, Doutora em Ecologia Tropical, UNESP

DEDICATÓRIA

Dedico à minha amada esposa quem me apoiou durante todo o processo.

Aos mais de 600 mil brasileiros mortos pela pandemia de Covid-19 e
aos cientistas empenhados em superar a pandemia de Covid-19.

Aos colegas restauradores de ecossistemas degradados.

AGRADECIMENTOS

Sou grato por todas as mãos, cabeças e corações envolvidos neste trabalho.

Primeiramente, agradeço ao Ministério do Desenvolvimento Regional por financiar a execução do programa de recuperação de áreas degradadas e outros programas básicos ambientais do Projeto de Integração do Rio São Francisco.

Agradeço especialmente ao professor Renato Garcia Rodrigues e Fábio Socolowski, por acreditarem no potencial deste estudo em alcançar soluções práticas, por confiarem na minha capacidade e por aceitarem a proposta de desenvolvê-lo.

Agradeço imensamente a professora Adriana Mayumi Yano de Melo pela orientação, pela acolhida no laboratório de microbiologia da Univasf, por todos os ensinamentos, pela troca de ideias, por concordar e por discordar, pelo incentivo, pela confiança e liberdade durante o processo de preparação da dissertação.

Agradeço ao professor taxonomista de micorrizas, Bruno Tomio Goto, pela parceria de sempre na etapa importante de identificar nossos fungos.

Agradeço a toda equipe do Núcleo de Ecologia e Monitoramento Ambiental, pelo apoio nas ideias, discussões e atividades. Queridos Julie Christine Scaloppi, Diogo Oliveira Gallo, Eryhudson Pereira da Silva, Eduardo Anversa Athayde, Daniela Mascia Vieira, Cleides Ferreira Araújo, Cristiane, Pedro Hermógenes de Medeiros Neto, Matheus da Silva Ast, Lorenna Campos Cruz, Raphaela Aguiar Castro, Bruno Rodrigues de Souza e Josivan, muito obrigado.

Agradeço aos parceiros do laboratório de microbiologia da Univasf, em especial a Lilian Araújo Rodrigues, Luiz Dantas, Esther Novic, Laiza de Carvalho Lima, Maria Clara Neves e Thaynnara Marques Araújo Martins, Antônio Pedro de Lima, Roberta Lane Oliveira, Francislene, Denise Campos, Wellerson Macêdo, Aline Magalhães.

Agradeço pela caminhada cotidiana ao seu lado, minha querida esposa e ecóloga, Edjane Silva Damasceno, por toda parceria, incentivo, conselhos, discussões, coletas, análises, pausas para descanso, treinamentos de apresentações e tantos outros passos que direcionam nosso caminhar para um abraço à humanidade e todas as formas de vida através do trabalho da restauração ecológica.

Agradeço aos amigos por ouvir e discutir sempre que precisei. Em especial a Felipe Pereira Marinho, Khadija Jobim, Guilherme Gerhardt Mazzochini, Leonardo Henrique Teixeira e Paulo Wanderley Melo.

Agradeço aos revisores e membros da banca que aceitaram o convite para qualificar este trabalho, aos queridos Leonardo Henrique Teixeira, Danielle Karla Alves da Silva, Francisco Adriano de Souza, Cláudia Pandolfo Paz e Gislene Ganade, um muito obrigado por fazer o texto avançar.

Agradeço à minha família por batalharem pelo meu acesso à educação, meus pais, meus avós, minha irmã que ajudou com as mãos, ao meu irmão que sempre se interessou pelo assunto e pela discussão científica.

Deus, obrigado por tudo.

RESUMO

Fungos micorrízicos arbusculares (FMA) são simbiontes obrigatórios e formam associação mutualística com mais de 70% das espécies de plantas. Essa interação ocorre nas raízes das plantas vasculares, talos e rizomas de briófitas e pteridófitas, onde os FMA disponibilizam nutrientes e água, em troca, obtém carboidratos produzidos pela fotossíntese vegetal e lipídios. Para as plantas, um dos resultados dessa interação é o acúmulo de biomassa associado ao aumento da tolerância à seca e salinidade. Estas condições estão presentes no semiárido e são intensificadas por atividades antrópicas, levando ao cenário de degradação que causa perda de cobertura vegetal e redução de FMA no solo. Para mudar este cenário, programas de restauração ecológica têm adotado estratégias para reconectar a interação planta-FMA. Investigamos se a degradação do solo causada por exploração mineral na obra do Projeto de Integração do Rio São Francisco (PISF) afeta a estrutura das comunidades de FMA. Em seguida, buscamos responder se: 1) a produção de inóculo usando *Senna uniflora* ou *Sorghum bicolor* influencia a estrutura da comunidade de FMA em solos de duas origens (Caatinga remanescente e Jazida recuperada), e se 2) os inóculos produzidos com *S. uniflora* proporcionam maior desenvolvimento de espécies herbáceas. No campo, as áreas de jazida de exploração mineral apresentam menor riqueza e abundância de FMA comparado as áreas de vegetação remanescentes. O solo-inóculo produzido com solo da Caatinga apresentou 26 espécies de FMA a mais comparado ao da Jazida, resultado influenciado pela riqueza registradas em amostras de campo. Apesar disso, a riqueza diminuiu após a fase de condicionamento do solo para ambas origens. Independente da origem, o solo-inóculo produzido com *S. uniflora* apresentou comunidades de FMA mais equitativas e proporcionou 34% e 60% mais biomassa vegetal do que o controle não inoculado e inóculo composto por isolados de FMA, respectivamente. Plantas com maior colonização micorrízica diminuíram o investimento em atributos funcionais de aquisição de recursos. Concluimos que os inoculantes compostos por comunidade de FMA nativos produzidos com *S. uniflora* geram benefícios no desenvolvimento de plantas herbáceas, principalmente *Rhaphiodon echinus* e *Mesosphaerum suaveolens*. Portanto, esta pode ser uma estratégia para aprimorar resultados na recuperação de áreas severamente degradadas do semiárido brasileiro.

Palavras-chave: Inoculação. Produção de inoculante. Feedback planta-solo. Responsividade. Restauração ecológica. Transposição do rio São Francisco.

ABSTRACT

Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) are obligate symbionts and form a mutualistic association with more than 70% of the plant species. This interaction occurs in the roots of vascular plants, stems and rhizomes of bryophytes and pteridophytes, where the AMF provide nutrients and water, and in exchange, obtain carbohydrates produced by plant photosynthesis and lipids. For plants, one result of this interaction is the accumulation of biomass associated with increased tolerance to drought and salinity. These conditions are present in the semi-arid region and are intensified by anthropic activities, leading to a degradation scenario that causes loss of plant cover and reduction of AMF in the soil. To change this scenario, ecological restoration programs have adopted strategies to reconnect the plant-AMF interaction. We investigated whether soil degradation caused by mineral exploration in the São Francisco River Integration Project (PISF) affects the structure of AMF communities. We then sought to answer whether: 1) inoculum production using *Senna uniflora* or *Sorghum bicolor* influences the structure of the AMF community in soils of two origins (remnant Caatinga and recovered quarry), and whether 2) inocula produced with *S. uniflora* provide greater development of herbaceous species. The mineral deposit areas are poorer in species and have lower AMF abundance compared to the remaining vegetation areas. The soil inoculum prepared with Caatinga soil presented 26 more AMF species compared to that the quarry, a result influenced by the richness recorded in field samples. However, the richness decreased after the soil conditioning phase for both origins. Regardless origin, the inoculum-soil produced with *S. uniflora* presented more evenness AMF communities and provided 34% and 60% more plant biomass than the non-inoculated control and inoculum of AMF isolates, respectively. Plants with higher mycorrhizal colonization decreased investment in functional resource acquisition attributes. We conclude that native inoculants produced with *S. uniflora* generate benefits in the development of herbaceous plants, mainly *Rhaphiodon echinus* and *Mesosphaerum suaveolens*. Therefore, this may be a strategy to improve results in the recovery of severely degraded areas in the Brazilian semiarid region.

Key-words: Inoculation. Inoculant production. Soil plant feedback. Responsiveness. Ecological restoration. São Francisco river transposition.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	10
2. REVISÃO DA LITERATURA	12
2.1. Fungos Micorrízicos Arbusculares: distribuição e formação de redes miceliais no solo	12
2.2. Fungos Micorrízicos Arbusculares (FMA) e as vantagens para plantas frente ao déficit hídrico e herbivoria.....	14
2.3. Produção de inoculante micorrízico visando a recuperação de áreas degradadas	17
2.4. Inoculação micorrízica no contexto da recuperação de áreas degradadas.....	20
2.5. Fungos micorrízicos arbusculares e Feedback planta-solo.....	24
2.5. Referências	26
3. PLANTA HOSPEDEIRA ALTERA AS COMUNIDADES DE FUNGOS MICORRÍZICOS NATIVOS MUDANDO O RESULTADO DO FEEDBACK NA RESTAURAÇÃO DO SEMIÁRIDO	34
3.2. INTRODUÇÃO	37
3.3. MATERIAL E MÉTODOS	41
3.3.1. Sistema de estudo.....	41
3.3.2. Fase de condicionamento do solo – a origem do solo e a identidade da planta hospedeira modificam as comunidades de FMA?	42
3.3.3. Fase de feedback – mudanças causadas no solo aumentam a performance de plantas herbáceas?	44
3.3.3.1. <i>Atributos funcionais e parâmetros vegetais avaliados</i>	46
3.3.3.2. <i>Índices de Feedback planta solo</i>	46
3.3.4. Análises estatísticas	47
3.4. RESULTADOS.....	48
3.4.1. Origem do solo e planta hospedeira afetam as comunidades de FMA ..	48
3.4.2. Mudanças no solo causadas por <i>Senna uniflora</i> promoveram feedback positivo em outras plantas herbáceas	49
3.4.3. Colonização micorrízica aumenta Feedback planta-solo (FPS) e biomassa radicular ao passo que diminui investimento em aquisição de recursos	51
3.5. DISCUSSÃO	53
3.7. AGRADECIMENTOS	58
3.8. REFERÊNCIAS.....	59
3.9. MATERIAL SUPLEMENTAR.....	64
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS	82
APÊNDICE.....	83

1. INTRODUÇÃO

A necessidade de construir pontes entre Ciência e prática para superar o desafio de recuperar ecossistemas severamente degradados é iminente (TÖRÖK, HELM, 2017). Especialmente em ecossistemas semiáridos onde cerca de 17% dos projetos de restauração ecológica não alcançam sucesso no estabelecimento de plantas via semadura direta (SHACKELFORD et al., 2021). No semiárido brasileiro, a semeadura direta tem sido utilizada para reverter impactos sobre a vegetação e solo causados pelo Projeto de Integração do Rio São Francisco com Bacias Hidrográficas do Nordeste Setentrional (PISF). Este projeto tem o objetivo de promover segurança hídrica para mais de 10 milhões de pessoas. Para cumprir a etapa de recuperação de áreas degradadas, o PISF conta com esforços da Universidade Federal do Vale do São Francisco (Univasf), por meio do Núcleo de Ecologia e Monitoramento Ambiental (NEMA), que desenvolveu e tem aplicado um método de semeadura direta de espécies herbáceas (SOCOLOWSKI et al., *in prep*). Este método tem sido capaz de aumentar a cobertura vegetal das áreas degradadas pelas atividades de construção civil do PISF, em 2020, cerca de 43% das áreas que receberam semeadura, alcançaram pelo menos 50% de cobertura vegetal do solo, em 2021 o percentual de áreas com 50% de cobertura passou para 71% (NEMA, 2021).

Entretanto, o percentual de cobertura do solo é baixo em algumas áreas onde a vegetação foi suprimida e a camada superficial do solo foi removida para exploração de minerais úteis para a obra do PISF (NEMA, 2021). Isto causou a exposição do solo às intemperes ambientais, conseqüentemente, ocorrem processos erosivos, que degradam ainda mais o ecossistema, devido a lixiviação de nutrientes e matéria orgânica. Isto resulta em perdas de funções ecossistêmicas como a ciclagem de nutrientes e a fixação de carbono. Como consequência, é notório o aumento da compactação do solo, acompanhado de uma redução da aeração e infiltração de água. A perda de diversos grupos de organismos pode estar relacionada com estes danos, inclusive a redução da abundância de microrganismos do solo benéficos às plantas.

Dentre os microrganismos do solo benéficos às plantas, destacam-se os Fungos Micorrízicos Arbusculares (FMA), pertencentes ao Filo Glomeromycota (WIJAYAWARDENE et al., 2020). Esses fungos formam uma associação mutualística com mais de 70% das plantas vasculares (BRUNDRETT;

TEDERSOO, 2018), aumentando a capacidade de aquisição de água e nutrientes para as plantas em troca de açúcares (BRUNDRETT, 2002) e lipídios (LUGINBUEHL et al., 2017). Benefícios nutricionais e não nutricionais são proporcionados pelos FMA e, como consequência, o estabelecimento de plantas em condições de campo aumenta, associado a maior tolerância às condições de déficit hídrico (AUGÉ, 2001), inclusive em áreas semiáridas (PIÑEIRO et al., 2013). Devido aos benefícios proporcionados às plantas, os FMA têm sido aplicados em diversos projetos de recuperação de áreas degradadas em vários ecossistemas terrestres (NEUENKAMP et al., 2018). Por outro lado, as comunidades de FMA são sensíveis às mudanças causadas ao solo pelo desenvolvimento vegetal (SEMCHENCKO et al., 2018). Essas mudanças podem aumentar ou reduzir o crescimento de outras plantas que chegam ao mesmo solo previamente modificado, em um processo conhecido como *Feedback* planta-solo (FPS) (BEVER; WESTOVER; ANTONOVICS, 1997; BEVER et al., 2010). Portanto, usar a técnica de inoculação com FMA para compreender como otimizar o FPS, visando o estabelecimento de espécies nativas recomendadas para recuperação de áreas degradadas, pode aprimorar a técnica de recuperação usada pelo NEMA.

Buscamos responder se a inoculação com FMA prospectados em ecossistemas de referência, aumenta a biomassa vegetal de quatro espécies herbáceas da Caatinga. Nossa hipótese é que as plantas inoculadas com FMA nativos apresentem maior acúmulo de biomassa comparado às plantas não inoculadas ou mesmo aquelas que receberam inoculantes de isolados de espécies de FMA. Para tanto, foram seguidos três passos: 1) conhecer a necessidade da inoculação por meio de um levantamento das comunidades de FMA, comparando área degradada por mineração a áreas remanescente de vegetação, 2) cultivar o solo de campo oriundo dessas áreas em condições de casa de vegetação visando desenvolver inoculantes a partir das comunidades nativas de FMA, e 3) testar a eficiência dos inoculantes produzidos quanto ao incremento de biomassa de *Senna uniflora* e outras três espécies herbáceas nativas (*S. uniflora*, *Rhaphiodon echinus*, *Mesosphaerum suaveolens* e *Sida galherensis*) indicadas para recuperação de áreas degradadas do PISF. Essas etapas subsidiarão estratégias de produção e aplicação de inoculante micorrízico no semiárido brasileiro.

2. REVISÃO DA LITERATURA

2.1. Fungos Micorrízicos Arbusculares: distribuição e formação de redes miceliais no solo

Os FMA são distribuídos globalmente e são afetados por características do solo e da vegetação. O tipo de distribuição da maioria das espécies de FMA é cosmopolita (STÜRMER; BEVER; MORTON, 2018). Atualmente, 342 espécies descritas no mundo inteiro, destas, 192 ocorrem no Brasil e na Caatinga, cerca de 120 espécies foram registradas (MAIA et al., 2020). A amostragem de FMA na Caatinga pode reportar desde 6 a 56 espécies (MARINHO et al., 2019; MEDEIROS; GOTO; GANADE et al., 2021). Uma parte dos estudos que investigaram o efeito da sazonalidade sobre as comunidades de FMA registram maior abundância de glomerosporos durante a estação seca (TEIXEIRA-RIOS et al., 2018). Enquanto isso, outros autores apontam a importância do sódio, da matéria orgânica, potássio, ferro e percentual de silte e areia como preditores da estrutura de comunidades de FMA na Caatinga (SOUZA et al., 2018). As comunidades também podem ser diferentes ao longo dos estágios sucessionais, com maior riqueza em estágio sucessional avançado (SOUZA et al., 2014).

A associação mutualística entre FMA e plantas ocorre comumente na natureza. Esta interação ocorre em várias zonas climáticas, apresentando uma riqueza decrescente dos trópicos para as zonas austral e boreal, apresentando uma redução mais intensa no hemisfério sul em relação ao hemisfério norte (STÜRMER; BEVER; MORTON, 2018). É também nos ecossistemas tropicais onde se pode contabilizar o mais alto número de espécies de FMA por espécie de planta (ÖPIK et al., 2006). Os FMA podem ser encontrados em plantas presentes em diferentes ecossistemas, desde os ecossistemas terrestres, incluindo desertos (SANTANDER et al., 2021) e afloramentos rochosos (*inselbergs*) (SOUZA et al., 2018), em manguezais (WANG et al., 2010), e outros ecossistemas aquáticos como lagos (SUDOVÁ et al., 2015), até mesmo na antártica é possível encontra-los (BARBOSA et al., 2017). Além de difundida, esta associação é antiga, datando de cerca de 400 milhões de anos atrás, quando o mais antigo fóssil foi registrado, levantando evidências suficientes para afirmar que essa associação foi importante as plantas conquistarem o terrestre (REDECKER; KODNER; GRAHAM, 2000).

Uma única espécie de FMA é capaz de se associar a diversas plantas ao mesmo tempo, que em conjunto com outros tipos de fungos micorrízicos formam a rede comum de micélio no solo (Figura 1) (VAN DER HEIJDEN 2014). No semiárido brasileiro, por exemplo, na rizosfera de plantas de *Mimosa tenuiflora* podem ser registradas 39 espécies de FMA (PASSOS et al., 2020). As redes miceliais podem ser formadas por diferentes tipos de fungos micorrízicos, como os ericóides, orquidóides e mais frequentemente ectomicorrízicos (Egerton-WARBURTON; ALLEN, 2001). Dentre as funções desempenhadas através desta rede micelial estão a transferência entre plantas de carbono (SIMARD et al., 1997) e de nutrientes (SELOSSE et al., 2006). Apesar da dificuldade em medir respostas claras, a rede micelial tem sido cada vez mais estudada, por serem importantes para o estabelecimento de plântulas, pois ao germinar, as plantas podem se conectar a uma fonte de nutrientes rapidamente (VAN DER HEIJDEN; HORTON, 2009). Outra função interessante é a transferência de sinais químicos com a capacidade de proteger plantas de ataques de herbívoros e patógenos (BABIKOVA et al., 2013).

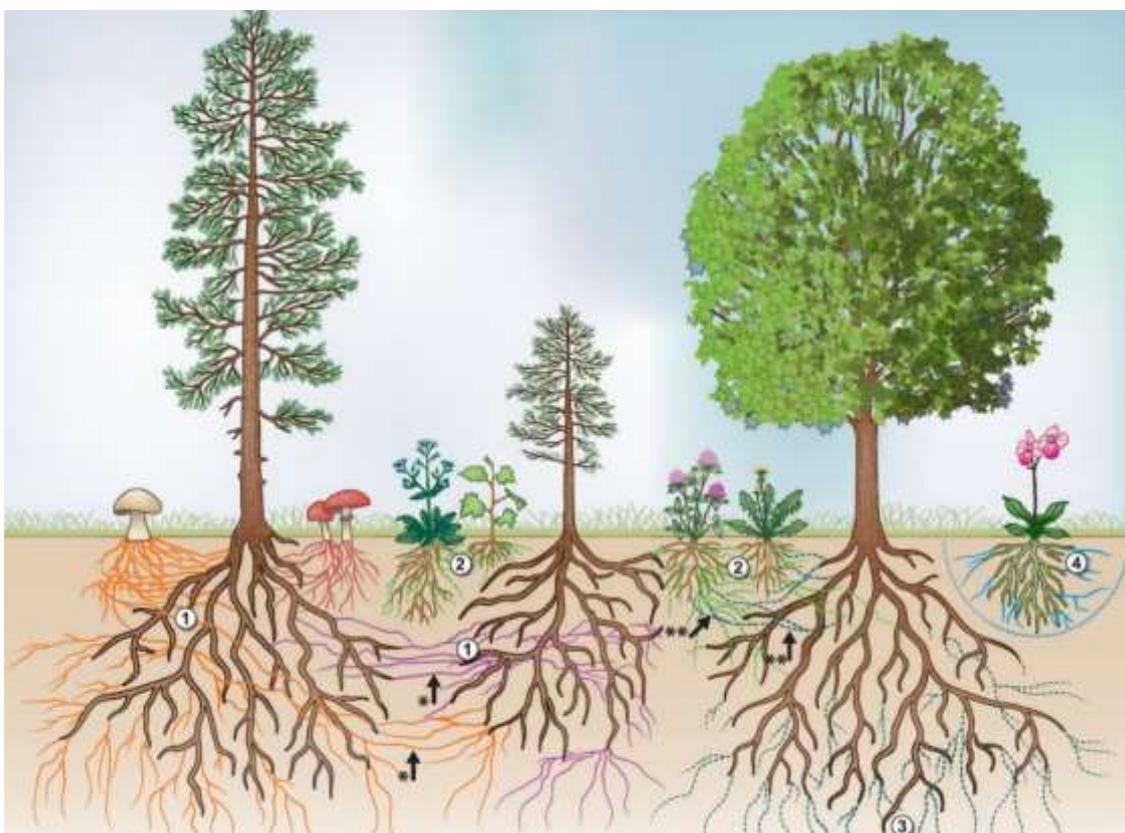


Figura 1. Ilustração da rede micelial micorrízica no solo, conectando diferentes plantas arbóreas por uma rede promovida por ectomicorrizas (1), mostrando também que plantas de diferentes espécies herbáceas (2) bem como herbáceas-arbóreas (3) podem ser conectadas através da rede micelial de FMA. Também pode ser formada rede subterrânea isoladas em orquídeas (4).
Fonte: Van Der Heijden et al., 2015.

2.2. Fungos Micorrízicos Arbusculares (FMA) e as vantagens para plantas frente ao déficit hídrico e herbivoria

A captura e transporte de nutrientes para disponibilizar às plantas são as funções que desencadearam inúmeros estudos com FMA, entretanto outros benefícios não nutricionais também podem ser gerados (Figura 2) (DELAVAUX; SMITH-RAMESH; KUEBBING, 2017). Dentre estas, as funções reportadas na literatura mostram um aumento da tolerância das plantas micorrizadas à diversas interações bióticas negativas para o vegetal, como a herbivoria da parte aérea (BOROWICZ 2013), tolerância à doenças (BENNET, BEVER, 2007), incluindo vários fitopatógenos, como vírus, bactérias, fungos e nematóides (DOWARAH; GILL; AGARWALA, 2021). Plantas em simbiose com FMA também apresentam tolerância a estresses abióticos, como a seca (AUGE, 2001), a salinidade (PORCEL; AROCA; RUIZ-LOZANO, 2012) e a toxicidade por metais pesados (AMIR et al., 2014). Este tópico da revisão se atém aos mecanismos mais relevantes para tolerar a seca e herbivoria, condições pertinentes ao contexto de projetos de restauração no semiárido brasileiro.

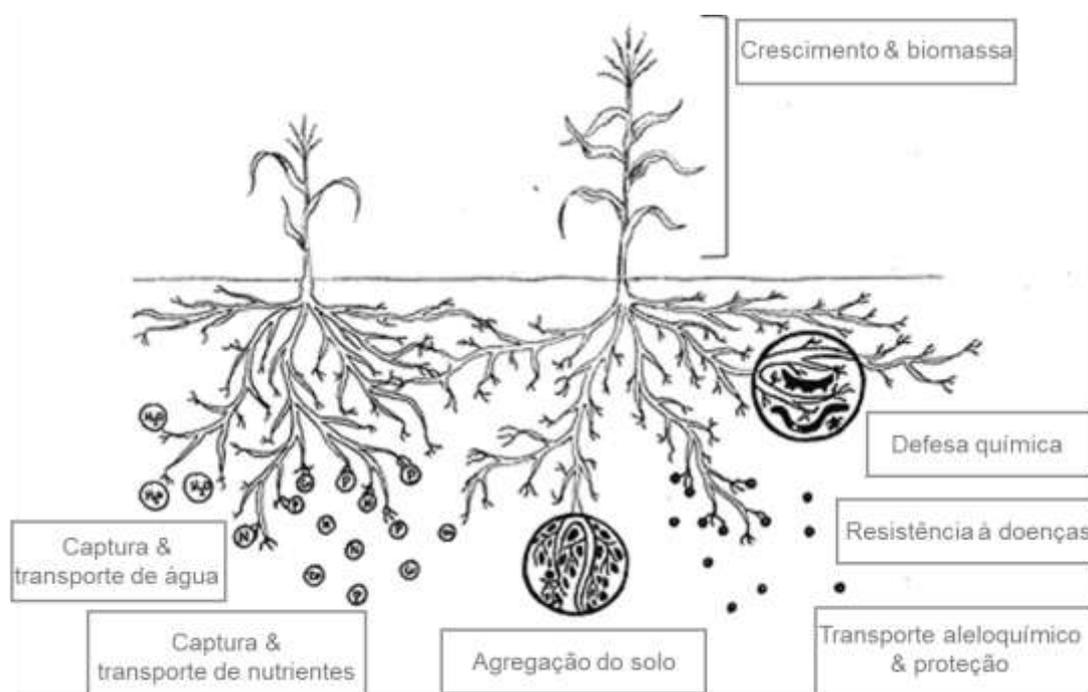


Figura 2. Figura traduzida mostrando impactos dos FMA nas plantas e no solo, dentre esses estão captura e transporte de água e nutrientes, agregação do solo, transporte e proteção aleloquímica, defesa química e resistência a doenças, que podem afetar o crescimento das plantas. **Fonte:** DELAVALUX; SMITH-RAMESH; KUEBBING, 2017.

A tolerância às condições de déficit hídrico da planta é aumentada pelos FMA por meio de três mecanismos principais. Primeiro, plantas que interagem com FMA têm maior extensão da zona de busca por água no solo, uma vez que o micélio fúngico pode explorar áreas do solo onde as raízes não chegam (SMITH; READ, 1998). Com isso, um maior volume de água pode ser disponibilizado às plantas micorrizadas comparado as não micorrizadas (AUGÉ et al., 2015). O segundo mecanismo está relacionado às mudanças fisiológicas. Em condições de seca, plantas micorrizadas mantêm a abertura estomática por mais tempo (AUGÉ; TOLER; SAXTON, 2015). Isto aumenta a condutância estomática ao vapor de água (AUGÉ; TOLER; SAXTON, 2015), medida que se refere ao quanto de vapor de água é perdida em função da entrada de CO₂ após a abertura dos estômatos. Em média geral, independente da espécie vegetal e das condições do estudo, plantas que interagem com FMA apresentam cerca de 24% mais condutância estomática (AUGÉ; TOLER; SAXTON, 2015). Fato que está relacionado a maior hidratação da planta micorrizada, bem como a influência dos FMA no fluxo de carbono produzido pela fotossíntese nas folhas (AUGÉ; TOLER; SAXTON, 2015). O terceiro mecanismo está relacionado com o aumento da agregação do solo (RILLIG; MUMMEY, 2006). Os FMA produzem a glomalina, uma proteína com função aglutinante capaz de agregar o solo no entorno das raízes (RILLIG; MUMMEY, 2006). Agregados do solo formados pela atividade radicular interagindo com FMA retém mais água (AUGÉ et al., 2001), o que pode manter a umidade do solo por mais tempo. Embora seja pouco estudado, um último mecanismo capaz de aumentar a tolerância das plantas revela a transferência de água através da rede micelial no solo (EGERTON-WARBURTON; QUEREJETA; ALLEN, 2008). O recurso hídrico e outros recursos do solo podem ser colocados em comum para toda a comunidade vegetal através desta rede micelial no solo, que conecta plantas independente da espécie, hábito e fase de desenvolvimento (VAN DER HEIJDEN; HORTON, 2009). Os recursos fluem de áreas com menor demanda para áreas de maior demanda (WHITESIDE et al., 2019), assim uma planta com déficit hídrico conectada à rede micelial pode receber água de outras plantas. Como exemplo, a água presente no parênquima do cacto colunar *Neobuxbaumia tetetzo* foi encontrado no xilema do arbusto *Mimosa luisana* no semiárido mexicano (MONTESINOS-NAVARRO et al., 2019). Embora os autores não tenham analisado a rede micelial neste estudo, esta rota é conhecida para outros

recursos do solo como o nitrogênio (MONTESINOS-NAVARRO et al., 2017), que por sua vez, é transportado em uma solução aquosa dentro do micélio. Isto evidencia que a facilitação e outras interações entre plantas podem ser mediadas pela interação mutualística com FMA (MONTESINOS-NAVARRO; VALIENTE-BANUET; VERDÚ, 2018, 2019).

O aumento da tolerância da planta à herbivoria é dependente do contexto (BOROWICZ, 2013). Por um lado, a associação com FMA aumenta a produção de compostos secundários (PEDONE-BONFIM et al., 2018) que podem ser utilizados pelas plantas como parte da defesa biológica contra herbivoria. Por outro lado, é difícil generalizar o efeito da interação com FMA na tolerância à herbivoria. A associação micorrízica é um dreno de carbono produzido nas folhas, porque os FMA dependem dos carboidratos fornecidos pela planta para o seu próprio crescimento (SMITH; READ, 1998). Após um evento de herbivoria, as plantas investem energia para compensar a perda foliar, entretanto, a quantidade entrada de energia absorvida por meio da fotossíntese também diminui. Diante deste cenário, a planta pode investir energia para formar novas folhas ou pode investir na associação micorrízica para aquisição de nutrientes do solo (CAVAGNARO et al., 2021). Este é o mecanismo principal que torna a resposta dependente do contexto. Recentemente, Cavagnaro et al. (2021) mostraram que o resultado da interação entre a disponibilidade de nutrientes, da identidade da planta e do FMA. Os autores registraram que em alta disponibilidade de nutrientes, plantas de *Agropyron elongatum* tem menor colonização por arbúsculos ao longo do tempo, enquanto que em baixa disponibilidade, a colonização se manteve inalterada ao longo do tempo após ao evento de herbivoria. Por outro lado, plantas de *Urochloa brizantha* não dependeram da interação com FMA em nenhum nível de disponibilidade de nutrientes. Outros estudos experimentais mostram que a tolerância à herbivoria pode ser ampliada ou reduzida, dependendo da espécie de FMA associada, pois elas diferem na habilidade de capturar nutrientes necessários para compensar a perda de folhas (BENNET; BEVER, 2007). A frequência dos eventos de herbivoria também pode influenciar na resposta da planta e dos FMA (KLIRONOMOS; MCCUNE; MOUTOGLIS, 2003). Klironomos; Mccune; Moutogliss (2003) observaram que a alta frequência de herbivoria causa aumento em biomassa nas plantas de *Bromus inermis* inoculada com *Rhizogloimus intraradices*, enquanto isso, os FMA diminuem a colonização radicular por

arbúsculos e hifas (ligados a atividade micorrízica), aumentando a produção de glomerosporos e de vesículas (função reprodutiva e de armazenamento de energia, respectivamente). A tolerância da planta à herbivoria pode aumentar com a riqueza de espécies presentes no inoculante (KLIRONOMOS; MCCUNE; MOUTOGLIS, 2003) e pode ser favorecida pela adaptação local da associação entre fungos e plantas (MIDDLETON et al., 2015).

2.3. Produção de inoculante micorrízico visando a recuperação de áreas degradadas

Existem diversas maneiras de produzir inoculantes micorrízicos reportadas em revisões (FELDMANN; IDCZAK, 1992; IJDO; CRANENBROUCK; DECLERCK, 2011; VOSÁTKA et al., 2012; AKHTAR; ABDULLAH, 2014, SHARMA et al., 2017; KUMAR; SAXENA, 2018). A produção pode ser iniciada a partir de diferentes fontes de propágulos de FMA, tais como hifa e fragmento de raiz colonizada por FMA são úteis para iniciar a produção de inoculante (FRIESE; ALLEN, 1991). Entretanto, para maioria das espécies de FMA, o glomerosporo é o propágulo mais utilizado para iniciar a produção, por possuírem elevada infectividade, dada pela capacidade de germinar, emitir hifas que promovem a colonização de novas raízes (KLIRONOMOS; HART, 2002). Não existe uma recomendação da quantidade de glomerosporos necessários, até porque, é possível iniciar um cultivo de algumas espécies a partir de um único glomerosporo (FRACCHIA et al., 2001). Os glomerosporos podem ser adquiridos em bancos de inoculantes mantidos por empresas, como, a Embrapa (SOUZA; SCHLEMPER; STÜRMER, 2017) e universidades, como Universidade de Blumenau (<https://collectory.sibbr.gov.br/collectory/public/show/co233>) e Univasf (SILVA et al., 2020), mas também podem ser isolados a partir de amostras de campo (KOBAE et al., 2019). Em posse dos propágulos de FMA, o inoculante pode ser produzido em um dos três sistemas: cultivo *in-vitro*, produção livre de substrato e produção em substratos (Figura 3) (IJDO; CRANENBROUCK; DECLERCK, 2011), este último adotado para esta dissertação.

A produção em substratos é a maneira “clássica” de produzir inoculantes micorrízicos e consiste basicamente na mistura de solo e substrato cultivado sob condições controladas ou semi-controladas (IJDO; CRANENBROUCK; DECLERCK, 2011). Como substrato, a areia lavada, vermiculita e perlita podem

ser utilizadas para diluir solos ricos em nutrientes (IJDO; CRANENBROUCK; DECLERCK, 2011). No caso de solos pobres em nutrientes, substratos orgânicos podem ser adicionados para enriquecê-los nutricionalmente (IJDO; CRANENBROUCK; DECLERCK, 2011). Na literatura reporta-se uma ampla variedade de plantas hospedeiras para a produção, entretanto, plantas como milho (*Zea mays*), grama batatais (*Paspalum notatum*), sorgo (*Sorghum sudanese*, *S. bicolor*) tendem a apresentar resultados favoráveis em termos de densidade de glomerosporos (CARRENHO; TRUFEM; BONONI, 2002; IJDO; CRANENBROUCK; DECLERCK, 2011).



Figura 3. Sistemas de produção de inoculante micorrízico, a) cultivo *in-vitro*, b) produção livre de substrato em aeroponia, e c) produção em substratos. **Fontes:** a- International training on *in vitro* culturing of arbuscular mycorrhizal fungi, acessado em 05/08/2021, disponível em: https://www.mycorrhiza.be/training/in_vitro_culture_AMF/amp.php; b, c- IJDO; CRANENBROUCK; DECLERCK, 2011.

O cultivo é viável em vasos com variados tamanhos e formatos, em embalagens de produção de mudas ou mesmo em canteiros em ambientes protegidos ou a pleno sol (IJDO; CRANENBROUCK; DECLERCK, 2011), dependendo da escala de produção. Este método é amplamente utilizado por ser de fácil implementação e possibilitar o ganho de escala na produção. Além disso, é capaz de produzir glomerosporos e outros propágulos infectivos de uma ampla gama de espécies de FMA, podendo ser cultivados uma ou mais espécies de FMA. Dentre as alternativas para aumentar a escala da produção, vale a pena destacar o cultivo *on-farm* (DOUDS et al., 2006). Neste modelo de produção, vasos maiores ou canteiros são preferencialmente utilizados e dispostos em áreas amplas, o que possibilita a fornecer inoculantes micorrízicos para grandes áreas (DOUDS et al., 2014) (Figura 4). Por exemplo, em canteiro de 1 x 10 x 0,4 m, instalado nas dependências da casa de vegetação vinculada ao laboratório de microbiologia da Univasf, foi possível produzir inoculante em quantidade

suficiente para inocular mudas para plantio em espaçamento 2 x 2 m em 18 hectares de áreas degradadas (SANTANA, 2014).



Figura 4. Produção de inoculantes micorrízicos a pleno sol em áreas amplas, nomeado *on-farm*. Ilustrando um dos métodos do sistema de produção em substratos aplicáveis a produção em grande escala. Em a) produção em embalagens grandes de produção de mudas, com *Paspalum notatum*, em b) produção em embalagens plásticas ao decorrer da preparação desta dissertação, usando *Sorghum bicolor* BRS ponta negra, os dados não foram incluídos na dissertação. **Fontes:** a- DOUDS, D. D. et al., 2014; b- autoria própria, dados não publicados.

A técnica de cultura-armadilha é um método para multiplicar glomerosporos recentemente utilizado por experimentos de restauração ecológica (LUBIN et al., 2019; VAHTER et al., 2020). Para preparar uma cultura armadilha é necessário cultivar em vasos o solo coletado em campo, misturado com areia lavada (1:1 v:v), garantindo a disponibilidade hídrica, ao mesmo tempo em que uma boa quantidade de raízes é disponibilizada devido ao volume semeadura de 50 a 75 sementes, para estimular a formação da simbiose micorrízica (STUTZ; MORTON, 1996). A primeira finalidade proposta para a preparação de culturas-armadilha foi a produção de glomerosporos em boas condições estruturais para identificação morfológica, e com isso complementar listas de espécies aumentando a riqueza registrada para uma dada área (STUTZ; MORTON, 1996). A partir dos glomerosporos produzidos desta maneira é possível proceder o isolamento de espécies de FMA de interesse visando o cultivo monoespecífico (KOBÆ et al., 2019). Caso o objetivo seja inocular centenas de plantas com comunidades inteiras de FMA usando pouca quantidade de solo, a técnica de cultura-armadilha pode ser uma alternativa vantajosa, pois, o solo cultivado sob essas condições tende a conter uma elevada densidade de glomerosporos (KOZIOL et al., 2018). Pensando que a metodologia é aplicável para uma ampla gama de espécies de FMA,

possibilitando a produção de comunidades nativas desses fungos, a adaptação desta técnica para inocular plantas em projetos de restauração ecológica pode ser uma alternativa vantajosa para proceder uma inoculação rica em espécies e preservar funções ecossistêmicas. Apesar de ser uma metodologia ainda pouco estudada para esse contexto (KOZIOL et al., 2018), intuitivamente ecólogos praticantes da restauração ecológica já testaram o método cultivando o solo de campo com plantas nativas em casa de vegetação e registraram efeitos positivos da inoculação em condições experimentais de campo (VAHTER et al., 2020; LUBIN et al., 2019). Entretanto, ao decorrer do cultivo pode ocorrer o acúmulo de patógenos oriundos das amostras de campo (BAUER; MACK; BEVER, 2015), o que pode comprometer a qualidade do inoculante. É importante notar que ao longo de cultivos sucessivos do solo em culturas-armadilha, as comunidades de FMA sofrem alterações ao longo do tempo (SÝKOROVÁ et al., 2007), podendo tanto aumentar (STUTZ; MORTON, 1996) quanto diminuir a riqueza de espécies (TREJO-AGUILAR et al., 2013). Trejo-Aguilar et al. (2013) observaram que apenas *Claroideoglomus etunicatum* foi registrada após o 13º ciclo de cultivo, causando uma redução drástica na riqueza de espécies ao longo do tempo em culturas-armadilha cultivadas com *Brachiaria comata*. Portanto, ressaltamos a importância de ampliar a quantidade de testes desta técnica de produção de inoculante em experimentos de recuperação de áreas degradadas.

2.4. Inoculação micorrízica no contexto da recuperação de áreas degradadas

Por todo o globo terrestre, projetos de restauração usam diversas técnicas de inoculação micorrízica e mostram resultados positivos no estabelecimento das plantas em campo (PIÑEIRO et al., 2013; MALTZ; TRESEDER, 2015; RÚA et al., 2016; NEUENKAMP et al., 2018; KOZIOL et al., 2018; KOZIOL; CREWS; BEVER, 2020). A inoculação micorrízica pode ser feita de maneiras variadas (Figura 5), seja transferindo solo de ecossistemas de referência para área degradada (WUBS et al., 2016), seja plantando mudas pré-inoculadas em viveiro (SOUZA et al., 2012). Também é possível inocular plantas estabelecidas em campo (TORREZ et al., 2016) ou inocular áreas mais extensas incorporando o inoculante ao solo (PALUCH; THOMSEN; VOLK, 2013). Certamente, a técnica de inoculação do solo completo é a mais amplamente utilizada e consiste em

transferir solo superficial (0 a 20 cm de profundidade) de ecossistemas de referência (KOZIOL et al., 2018). Este método transfere o banco de sementes junto a propágulos de FMA, bactérias e outros microrganismos do solo e tem a capacidade de aumentar a riqueza de espécies de FMA na área degradada que recebe o solo superficial (SCHMIDT et al., 2020). Similar a este método, a transposição de serrapilheira (somente a camada de folhas sobre o solo) também tem a capacidade de aumentar a riqueza de espécies de FMA em áreas degradadas. Ao usar a técnica de transposição, uma espécie de FMA associada a serrapilheira (*Redeckera fulvum*) foi registrada nas áreas em processo de restauração, constatando-se ainda alta similaridade entre as comunidades de FMA na área que recebeu serrapilheira e a área de vegetação nativa no semiárido brasileiro (MEDEIROS; GOTO; GANADE, 2021). Um método mais preciso para garantir a associação e aumentar a sobrevivência das mudas em campo é a inoculação durante o processo de produção de mudas (MALTZ; TRESEDER, 2015). O uso desta técnica tem a capacidade de promover crescimento e sobrevivência de mudas plantadas em regiões semiáridas, como no nordeste brasileiro (PEREIRA et al., 2021). Em outras áreas de clima semiárido, a técnica de plantar mudas pré-inoculadas pode apresentar maior sobrevivência se comparada a técnicas, como, adição de hidrogel ou de matéria orgânica ou ao uso de protetores de plantas contra herbivoria (PIÑEIRO et al., 2013).

Entretanto, a performance da planta pode variar em função do tipo do inoculante e da concentração aplicada por área. Muitos trabalhos reportam o uso de inoculantes contendo uma espécie de FMA, produzidos em condições ambientais e com características de solo distintas das áreas onde foram aplicados (HOEKSEMA et al. 2010). Esta estratégia de produção é adotada na preparação de inoculantes comerciais, que frequentemente são classificados com baixa eficiência em promover crescimento vegetal em campo (PALUCH; THOMSEN; VOLK, 2013; MALTZ; TRESEDER, 2015; EMAM, 2016; NEUENKAMP et al., 2018). Enquanto isso, algumas misturas de isolados de FMA podem apresentar eficiência elevada, entretanto isso depende da combinação entre isolado de FMA e planta (MALTZ; TRESEDER, 2015; CROSSAY et al., 2019). O sucesso ou fracasso da inoculação em termos de abundância e diversidade da comunidade vegetal, também pode ser explicada pela densidade de inoculação por hectare (KOZIOL; CREWS; BEVER, 2020).

Estes autores testaram inoculações feitas com 8 Kg a 8192 Kg por hectare e encontraram que quanto maior a densidade do inoculante na área, melhor são os resultados alcançados para a comunidade vegetal em termos de riqueza e abundância (KOZIOL; CREWS; BEVER, 2020). Por outro lado, testes com inoculantes compostos por mais de uma espécie ou a transposição de solo superficial resultam em maior eficiência para a comunidade de plantas ao longo do tempo (NEUENKAMP et al., 2018). Inoculantes nativos preparados com solo cultivado em casa de vegetação via cultura-armadilha, quando inoculados em campo, podem promover o estabelecimento das espécies semeadas e consequentemente aumentar a riqueza de espécies vegetais observadas na área sob recuperação (LUBIN et al., 2019; VAHTER et al., 2020).



Figura 5. Métodos de inoculação micorrízica em projetos de restauração ecológica. Em a) transposição de solo superficial (*topsoil*) em área de Caatinga degradada do campus ciências agrárias da Univasf, Petrolina, PE; b) transposição de serrapilheira em área de Caatinga degradada da Floresta Nacional de Assú, RN; c) inoculação durante a produção de mudas em viveiro com espécies herbáceas, realizada ao decorrer da preparação desta dissertação, os dados não foram incluídos na dissertação; d) inoculação em campo com inoculante produzido via cultura-armadilha em área degradada por mineração, na Estônia. **Fontes:** a- CASTRO, tese em preparação; b- MEDEIROS; GOTO; GANADE, 2021; c- autoria própria, dados não publicados; d- VAHTER et al., 2020.

Estudos indicam que o sucesso da inoculação está relacionado à adaptação local entre FMA-Planta-Solo (RÚA et al., 2016; BAUER; KOZIOL; BEVER, 2020).

Os FMA possuem uma elevada capacidade de adaptação a fatores ambientais, uma vez que um único glomerosporo pode conter centenas de núcleos (KOKKORIS et al., 2020). Uma vez que interações FMA-solo-planta localmente adaptadas favorecem o acréscimo de biomassa vegetal (RÚA et al., 2016), é sugestivo que a incompatibilidade entre fatores ambientais presentes no processo de produção do inoculante e encontradas em campo podem causar o insucesso da inoculação. Isso foi evidente para comunidades vegetais que apresentaram maior produtividade e tiveram a composição de espécies alteradas quando inoculadas com comunidades de FMA adaptadas ao solo local de Oklahoma, Kansas e Illinois, nos Estados Unidos (BAUER; KOZIOL; BEVER, 2020). Isto demonstra que a inoculação preservando ao máximo as características ecológicas do solo e espécies de planta pode oferecer propágulos capazes de promover maior crescimento a plantas inoculadas no processo de recuperação.

A diminuição da eficiência dos inoculantes também pode variar em função da abundância da comunidade de FMA e da existência da rede micelial no solo degradado que se deseja recuperar (WUBS et al., 2016). Em um estudo de meta-análise com experimentos de restauração ecológica de campo, Neuenkamp et al. (2018) demonstraram que a resposta das plantas a inoculação é mais evidente em estudos que utilizam solo controle esterilizado quando comparado aos experimentos com solo controle sem esterilização. Neste sentido, antes de inocular visando a recuperação de áreas degradadas, é preciso conhecer a necessidade de inoculação (ASMELASH et al., 2016). Este fato foi explicado experimentalmente em casa de vegetação com comunidades vegetais previamente estabelecidas simulando um ecossistema natural, no qual se observou que os tratamentos onde a rede micelial com FMA estava formada o estabelecimento de plântulas semeadas era facilitado (VAN DER HEIJDEN, 2004). É interessante notar que, em condições de campo a rede micelial de uma planta micorrizada pode exercer influência em uma distância de até dois metros para plantas em fase inicial de desenvolvimento (MIDDLETON et al., 2015; TORREZ et al., 2016). Esta influência tende a ser positiva sobre o estabelecimento de plântulas, pois a interação com FMA aumenta o potencial de uma espécie vegetal facilitar o estabelecimento de plântulas próximas a sua área de influência (MONTESINOS-NAVARRO; VALIENTE-BANUET; VERDÚ, 2019). Portanto, aplicar metodologias em projetos de restauração ecológica que

favoreçam o estabelecimento da interação entre planta e FMA, considerando características do solo, são relevantes para otimizar o desenvolvimento vegetal de áreas severamente degradadas.

2.5. Fungos micorrízicos arbusculares e Feedback planta-solo

O processo conhecido como *Feedback* planta-solo (FPS) investiga como a performance vegetal é modulada por modificações bióticas e abióticas causadas por uma planta em um determinado solo (BEVER, 1994; BEVER; WESTOVER; ANTONOVICS, 1997; VAN DER PUTTEN et al., 2013, BENNETT; KLIRONOMOS, 2019). Ao longo do desenvolvimento vegetal, essas alterações se acumulam e permanecem no solo, por sua vez influenciam o desenvolvimento de outras plantas da mesma (coespecífico) ou de outras espécies (heteroespecífico) (BRINKMAN et al., 2010). Experimentos de FPS incluem tanto a fase de condicionamento do solo, na qual plantas modificam o solo durante um período de crescimento, quanto a fase de *feedback*, que avalia como essas modificações interferem na performance de outro vegetal (Figura 6) (BEVER et al., 2010). O índice FPS pode resultar em valores positivos ou negativos se o desempenho vegetal é aumentado ou reduzido, respectivamente. O cálculo do FPS é dado pela comparação entre o crescimento de plantas inoculadas com solo previamente modificado e plantas não inoculadas, sendo a razão logarítmica entre a biomassa destas plantas como a mais indicada por gerar efeitos negativos e positivos proporcionais (BRINKMAN et al., 2010).

Feedback planta-solo tem sido uma ferramenta teórica útil para explicar a interação entre plantas em diferentes ecossistemas. No início dos anos 2000, Klironomos (2002) explicou a invasibilidade e a raridade de comunidades de plantas depois de constatar que plantas exóticas causam modificações no solo que beneficiam elas mesmas (FPS positivos), enquanto que FPS negativos foram registrados em plantas raras. Esta abordagem também pode explicar a abundância de espécies arbóreas na floresta tropical do Panamá. Mangan et al. (2010) registraram experimentalmente que espécies com Feedback mais negativo também são menos abundantes na floresta madura e confirmaram este padrão por meio de modelagem matemática. Dentre outras aplicações da abordagem FPS, também é possível explicar dinâmicas de sucessão ecológica (KARDOL; BEZEMER; VAN DER PUTTEN, 2006; KOZIOL; BEVER, 2019;

BAUER; MACK; BEVER, 2015). Plantas de sucessão inicial tendem a apresentar FPS negativos, de sucessão intermediária, FPS neutros e plantas de sucessão tardia FPS positivos (KARDOL; BEZEMER; VAN DER PUTTEN, 2006). Em um trabalho recente, WUBS et al. (2019) mostraram que plantas de início de sucessão podem apresentar FPS positivo caso o solo inoculado nelas seja originado de áreas agrícolas abandonadas onde estas espécies dominam.

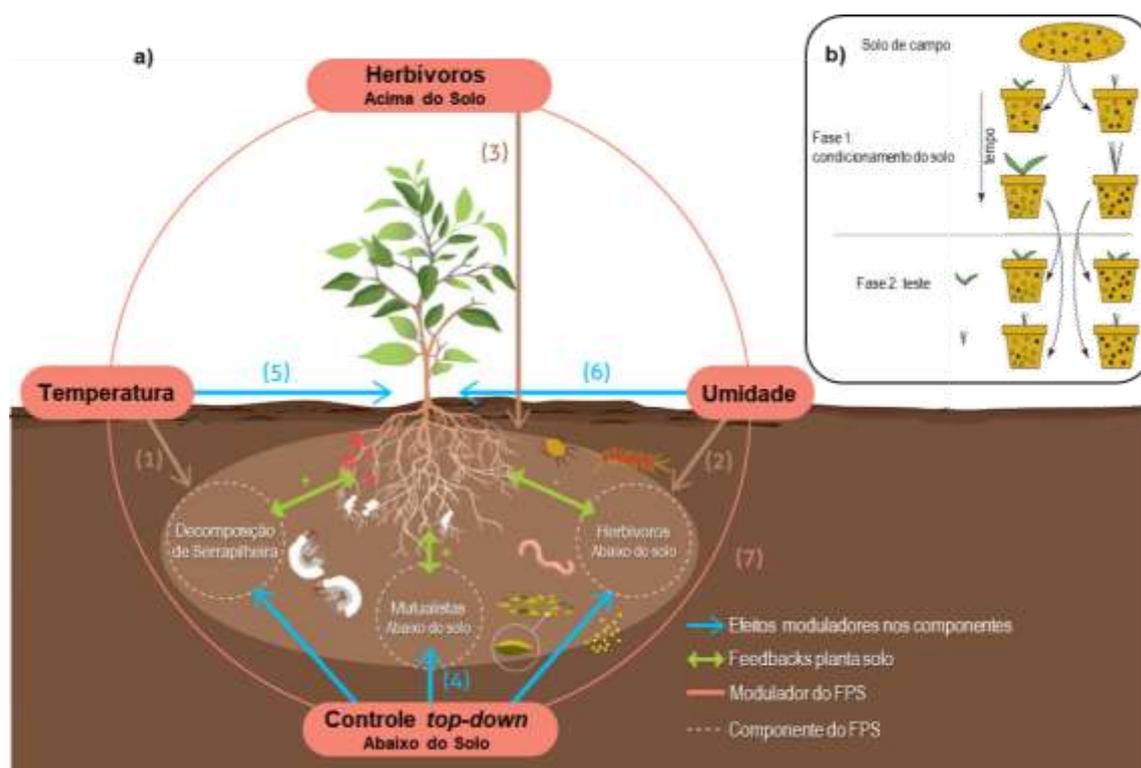


Figura 6. Ilustração do funcionamento do *Feedback Planta Solo* (FPS), mostrando a) separação dos efeitos moduladores bióticos e abióticos (caixas ovais laranjas), os moduladores da performance vegetal (5 a 7) incluem a temperatura (1), umidade (2), herbívoros acima do solo (3) e o controle top-down (4) influenciando componentes do FPS (círculos tracejados); que por sua vez estão presentes no solo e determinam se o FPS é positivo ou negativo (setas verdes). Os fatores bióticos e abióticos podem interagir entre si. Em b) é mostrado a estrutura dos estudos de FPS, separados em duas fases presentes na preparação dos experimentos. **Fontes:** adaptado de PUGNAIRE et al., 2019; b- adaptado de BEVER et al., 2010;

A intensidade e a direção da resposta das plantas são fortemente influenciadas pela interação com microrganismos do solo, que por sua vez é influenciado por fatores bióticos e abióticos (Figura 6a) (PUGNAIRE et al., 2019). No solo, as plantas podem causar modificações em propriedades químicas e físicas por meio do aporte de matéria orgânica que causam o aumento do pH, retenção de água na camada superficial do solo e podem alterar o balanço de nutrientes usados durante seu ciclo de crescimento (VAN DAM, 2009; BARDGETT; WARDLE 2010). As plantas também alteram a estrutura das

comunidades de microrganismos, seja diminuindo a abundância de patógenos, aumentando a de mutualistas ou mesmo alterando a abundância de saprotróficos (SEMCHENKO et al., 2018). É importante notar que o balanço da interação vegetal com patógenos e mutualistas do solo, interferem negativamente quando o balanço favorece a abundância de patógenos e positivamente quando a abundância de mutualistas é favorecida (BEVER; WESTOVER; ANTOVICS, 1997). Plantas também podem apresentar FPS negativo ao interagir somente com mutualistas do solo, caso beneficiem espécies de FMA que promovam mais ganhos para outra espécie do que ela mesma (BEVER, 2002). Neste estudo, Bever (2002) também mostrou que este efeito é dependente da espécie de planta, uma vez que FPS positivo foi observado quando uma planta alterou comunidades de FMA e teve sua biomassa aumentada. Estudos de FPS mais recentes têm mostrado que a relação FMA-planta também é influenciada pela capacidade que a planta possui em investir em atributos funcionais relacionados a aquisição de recursos (CORTOIS et al., 2016; SEMCHENCKO et al., 2018; SWEENEY et al 2021). Dentre esses atributos, plantas com maior comprimento específico da raiz (CORTOIS et al., 2016; SEMCHENCKO et al., 2018) e menor diâmetro das raízes (MCCORMACK; IVERSEN, 2019) tendem a apresentar menor percentual de colonização radicular. Por outro lado, os aumentos da colonização radicular e da riqueza de espécies de FMA têm sido relacionados ao aumento de índices de FPS (CORTOIS et al., 2016; SEMCHENCKO et al., 2018). No entanto, o estudo do processo de *feedback* planta-solo incluindo questões relevantes ao a restauração ecológica como a origem do inóculo e a estrutura das comunidades de FMA presentes no inoculante ainda são pouco exploradas.

2.5. Referências

- AKHTAR, M. S.; ABDULLAH, S. N. A. Mass production techniques of arbuscular mycorrhizal fungi: Major advantages and disadvantages: a review. **Biosciences Biotechnology Research Asia**, v. 11, n. 3, p. 1199–1204, 2014.
- AMIR, H. et al. Role of mycorrhizal fungi in the alleviation of heavy metal toxicity in plants. **Mycorrhizal Fungi: Use in Sustainable Agriculture and Land Restoration**, p. 241-258, 2014.
- ASMELASH, F.; BEKELE, T.; BIRHANE, E. The potential role of arbuscular mycorrhizal fungi in the restoration of degraded lands. **Frontiers in Microbiology**, v. 7, n. JUL, p. 1–15, 2016.

AUGÉ, R. M. et al. Moisture retention properties of a mycorrhizal soil. **Plant and Soil**, v. 230, n. 1, p. 87–97, 2001.

AUGÉ, R. M. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Mycorrhiza**, v. 11, n. 1, p. 3–42, 2001.

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**, v. 25, n. 1, p. 13–24, 2015.

BARBOSA, M.V. et al. Occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi on King George Island, South Shetland Islands, Antarctica. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 89, p. 1737-1743, 2017.

BARDGETT, R. D.; WARDLE, D. A. **Aboveground-belowground linkages: biotic interactions, ecosystem processes, and global change**. Oxford University Press, 2010.

BAUER, J. T.; KOZIOL, L.; BEVER, J. D. Local adaptation of mycorrhizae communities changes plant community composition and increases aboveground productivity. **Oecologia**, 2020.

BAUER, J. T.; MACK, K. M.L.; BEVER, J. D. Plant-soil feedbacks as drivers of succession: Evidence from remnant and restored tallgrass prairies. **Ecosphere**, v. 6, n. 9, 2015.

BENNETT, A. E.; BEVER, J. D. Mycorrhizal species differentially alter plant growth and response to herbivory. **Ecology**, v. 88, n. 1, p. 210-218, 2007.

BENNETT, J. A.; KLIRONOMOS, J. Mechanisms of plant–soil feedback: interactions among biotic and abiotic drivers. **New Phytologist**, v. 222, n. 1, p. 91–96, 2019.

BEVER, J. D. Feedback between plants and their soil communities in an old field community. **Ecology**, v. 75, n. 7, p. 1965-1977, 1994.

BEVER, J. D.; WESTOVER, K. M.; ANTONOVICS, J. Incorporating the Soil Community into Plant Population Dynamics: The Utility of the Feedback Approach. **Journal of Ecology**, v. 85, n. 5, p. 561–573, 1997.

BEVER, J. D. et al. Rooting theories of plant community ecology in microbial interactions. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 25, n. 8, p. 468–478, 2010.

BOROWICZ, V. A. The impact of arbuscular mycorrhizal fungi on plant growth following herbivory: a search for pattern. **Acta Oecologica**, v. 52, p. 1-9, 2013.

BRINKMAN, E. et al. Plant-soil feedback: Experimental approaches, statistical analyses and ecological interpretations. **Journal of Ecology**, v. 98, n. 5, p. 1063–1073, 2010.

BRUNDRETT, M.C. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. **New Phytologist**, v. 154, n. 2, p. 275–304, 2002.

BRUNDRETT, M.C.; TEDERSOO, L. Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. **New Phytologist**, v. 220, n. 4, p. 1108–1115, 2018.

CARRENHO, R.; TRUFEM, S. F. B.; BONONI, V. L. R. Effects of using different host plants on the detected biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi from an agroecosystem. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 25, n. 1, p. 93–101, 2002.

CAVAGNARO, R. A. et al. Species-specific trade-offs between regrowth and mycorrhizas in the face of defoliation and phosphorus addition. **Fungal Ecology**, v. 51, p. 101058, 2021.

CROSSAY, T. et al. Is a mixture of arbuscular mycorrhizal fungi better for plant growth than single-species inoculants? **Mycorrhiza**, p. 325–339, 2019.

CORTOIS, R. et al. Plant–soil feedbacks: role of plant functional group and plant traits. **Journal of Ecology**, v. 104, n. 6, p. 1608–1617, 2016.

DELAVAUX, C. S.; SMITH-RAMESH, L. M.; KUEBBING, S. E. Beyond nutrients: a meta-analysis of the diverse effects of arbuscular mycorrhizal fungi on plants and soils. **Ecology**, v. 98, n. 8, p. 2111–2119, 2017.

DOUDS, D. D. et al. On-farm production of AM fungus inoculum in mixtures of compost and vermiculite. **Bioresource Technology**, v. 97, n. 6, p. 809–818, 2006.

DOUDS, D. D. et al. On-farm production of arbuscular mycorrhizal fungus inoculum in compost and vermiculite mixtures: results of on-farm demonstrations and impact of compost microbiological quality. **Journal of NACAA**, v. 7, n. 2, Dezembro, 2014.

DOWARAH, B.; GILL, S. S.; AGARWALA, N. Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Conferring Tolerance to Biotic Stresses in Plants. **Journal of Plant Growth Regulation**, p. 1-16, 2021.

EGERTON-WARBURTON, L. M.; QUEREJETA, J. I.; ALLEN, M. F. Efflux of hydraulically lifted water from mycorrhizal fungal hyphae during imposed drought. **Plant Signaling and Behavior**, v. 3, n. 1, p. 68–71, 2008.

EMAM, T. Local soil, but not commercial AMF inoculum, increases native and non-native grass growth at a mine restoration site. **Restoration Ecology**, v. 24, n. 1, p. 35–44, 2016.

FELDMANN, F.; IDCZAK, E. Inoculum Production of Vesicular-arbuscular Mycorrhizal Fungi for Use in Tropical Nurseries. **Methods in Microbiology**, v. 24, n. C, p. 339–357, 1992.

FRACCHIA, S. et al. A method to obtain monosporic cultures of arbuscular mycorrhizal fungi. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 33, n. 9, p. 1283–1285, 2001.

FRIESE, C. F.; ALLEN, M. F. The spread of VA mycorrhizal fungal hyphae in the soil: inoculum types and external hyphal architecture. **Mycologia**, v. 83, n. 4, p. 409–418, 1991.

- HOEKSEMA, J. D. et al. A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi. **Ecology Letters**, v. 13, n. 3, p. 394–407, 2010.
- IJDO, M.; CRANENBROUCK, S.; DECLERCK, S. Methods for large-scale production of AM fungi: past, present, and future. **Mycorrhiza**, v. 21, n. 1, p. 1–16, 2011.
- KARDOL, P.; BEZEMER, M. T.; VAN DER PUTTEN, W. H. Temporal variation in plant-soil feedback controls succession. **Ecology Letters**, v. 9, n. 9, p. 1080–1088, 2006.
- KLIRONOMOS, J.N., Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. **Nature**, v. 417, n. 6884, p. 67-70, 2002.
- KLIRONOMOS, J. N.; HART, M. M. Colonization of roots by arbuscular mycorrhizal fungi using different sources of inoculum. **Mycorrhiza**, v. 12, n. 4, p. 181–184, 2002.
- KLIRONOMOS, J. N.; MCCUNE, J.; MOUTOGLIS, P. Species of arbuscular mycorrhizal fungi affect mycorrhizal responses to simulated herbivory. **Applied Soil Ecology**, v. 26, n. 2, p. 133–141, 2004.
- KOBAE, Y. et al. Isolation of native arbuscular mycorrhizal fungi within young thalli of the liverwort marchantia paleacea. **Plants**, v. 8, n. 6, 2019.
- KOKKORIS, V. et al. Nuclear Dynamics in the Arbuscular Mycorrhizal Fungi. **Trends in Plant Science**, v. 25, n. 8, p. 765–778, 2020.
- KOZIOL, L.; BEVER, J. D. Mycorrhizal feedbacks generate positive frequency dependence accelerating grassland succession. **Journal of Ecology**, v. 107, n. 2, p. 622–632, 2019.
- KOZIOL, L.; CREWS, T. E.; BEVER, J. D. Native plant abundance, diversity, and richness increases in prairie restoration with field inoculation density of native mycorrhizal amendments. **Restoration Ecology**, v. 28, n. 4, p. S373–S380, 2020.
- KOZIOL, L. et al. The plant microbiome and native plant restoration: The example of native mycorrhizal fungi. **BioScience**, v. 68, n. 12, p. 996–1006, 2018.
- KUMAR, M.; SAXENA, A. K. Conventional methods for mass multiplication of AMF. **Mycorrhiza - Nutrient Uptake, Biocontrol, Ecorestoration: Fourth Edition**, p. 287–300, 2018.
- LUBIN, T. K. et al. Are two strategies better than one? Manipulation of seed density and soil community in an experimental prairie restoration. **Restoration Ecology**, v. 27, n. 5, p. 1021–1031, 2019.
- LUGINBUEHL et al. Fatty acids in arbuscular mycorrhizal fungi are synthesized by the host plant. **Science**, v. 356, n. 6343, p. 1175-1178, 2017.

- MAIA, L. C. et al. Species diversity of Glomeromycota in Brazilian biomes. **Sydowia**, v. 72, p. 181-205, 2020.
- MALTZ, M. R.; TRESEDER, K. K. Sources of inocula influence mycorrhizal colonization of plants in restoration projects: A meta-analysis. **Restoration Ecology**, v. 23, n. 5, p. 625–634, 2015.
- MANGAN, S. A. et al. Negative plant-soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest. **Nature**, v. 466, n. 7307, p. 752–755, 2010.
- MARINHO, F. et al. High diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in natural and anthropized sites of a Brazilian tropical dry forest (Caatinga). **Fungal Ecology**, v. 40, p. 82-91, 2019.
- MCCORMACK, M. L.; IVERSEN, C. M. Physical and Functional Constraints on Viable Belowground Acquisition Strategies. **Frontiers in Plant Science**, v. 10, n. October, p. 1–12, 2019.
- MEDEIROS, A. S.; GOTO, B. T.; GANADE, G. Ecological restoration methods influence the structure of arbuscular mycorrhizal fungal communities in degraded drylands. **Pedobiologia**, v. 84, p. 150690, 2021.
- MIDDLETON, E. L. et al. Locally adapted arbuscular mycorrhizal fungi improve vigor and resistance to herbivory of native prairie plant species. **Ecosphere**, v. 6, n. 12, 2015.
- MONTESINOS-NAVARRO, A.; VALIENTE-BANUET, A.; VERDÚ, M. Mycorrhizal symbiosis increases the benefits of plant facilitative interactions. **Ecography**, v. 42, n. 3, p. 447–455, 2019.
- MONTESINOS-NAVARRO, A.; VALIENTE-BANUET, A.; VERDÚ, M. Processes underlying the effect of mycorrhizal symbiosis on plant-plant interactions. **Fungal Ecology**, v. 40, p. 98-106, 2018.
- MONTESINOS-NAVARRO, A. et al. Nurse plants transfer more nitrogen to distantly related species. **Ecology**, v. 98, n. 5, p. 1300-1310, 2017.
- NEMA (Núcleo de Ecologia e Monitoramento Ambiental). **Relatório Semestral de execução nº 22. Programa de Recuperação de Áreas Degradadas**. Petrolina: Univasf, 2021. 132p.
- NEUENKAMP, L. et al. Benefits of mycorrhizal inoculation to ecological restoration depend on plant functional type, restoration context and time. **Fungal Ecology**, v. 40, p. 140–149, 2019.
- ÖPIK, M. et al. Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe. **Journal of Ecology**, v. 94, n. 4, p. 778-790, 2006.
- PALUCH, E. C.; THOMSEN, M. A.; VOLK, T. J. Effects of Resident Soil Fungi and Land Use History Outweigh Those of Commercial Mycorrhizal Inocula: Testing a Restoration Strategy in Unsterilized Soil. **Restoration Ecology**, v. 21, n. 3, p. 380–389, 2013.

- PASSOS, J. H. et al. Arbuscular mycorrhizal fungal community structure in the rhizosphere of three plant species of crystalline and sedimentary areas in the Brazilian dry forest. **Microbial Ecology**, p. 1-18, 2020.
- PEDONE-BONFIM, M. V. L. et al. Mycorrhizal inoculation as an alternative for the sustainable production of *Mimosa tenuiflora* seedlings with improved growth and secondary compounds content. **Fungal Biology**, v. 122, n. 9, p. 918–927, 2018.
- PEREIRA, S. et al. Arbuscular mycorrhizal inoculation increases drought tolerance and survival of *Cenostigma microphyllum* seedlings in a seasonally dry tropical forest. **Forest Ecology and Management**, v. 492, n. January, p. 119213, 2021.
- PIÑEIRO, J. et al. Ecotechnology as a tool for restoring degraded drylands: A meta-analysis of field experiments. **Ecological Engineering**, v. 61, p. 133–144, 2013.
- PORCEL, R.; AROCA, R.; RUIZ-LOZANO, J. M. Salinity stress alleviation using arbuscular mycorrhizal fungi. A review. **Agronomy for Sustainable Development**, v. 32, n. 1, p. 181-200, 2012.
- PUGNAIRE, F. I. et al. Climate change effects on plant-soil feedbacks and consequences for biodiversity and functioning of terrestrial ecosystems. **Science advances**, v. 5, n. 11, p. eaaz1834, 2019.
- REDECKER, D.; KODNER, R.; GRAHAM, L.E. Glomalean fungi from the Ordovician. **Science**, v. 289, n. 5486, p. 1920-1921, 2000.
- RILLIG, M. C.; MUMMEY, D. L. Mycorrhizas and soil structure. **New Phytologist**, v. 171, n. 1, p. 41-53, 2006.
- RÚA, M. A. et al. Home-field advantage? evidence of local adaptation among plants, soil, and arbuscular mycorrhizal fungi through meta-analysis. **BMC Evolutionary Biology**, v. 16, n. 1, p. 1–15, 2016.
- SANTANA, A. S. **Produção de inóculo de fungos micorrízicos arbusculares**. Tese (Doutorado em Biologia de Fungos) – Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Biociências, Recife, 2017.
- SANTANDER, C. et al. Arbuscular mycorrhizal fungal abundance in elevation belts of the hyperarid Atacama Desert. **Fungal Ecology**, v. 51, p. 101060, 2021.
- SCHMIDT, K. T. et al. Identifying mechanisms for successful ecological restoration with salvaged topsoil in coastal sage scrub communities. **Diversity**, v. 12, n. 4, p. 1–22, 2020.
- SEMCHENKO, M. et al. Fungal diversity regulates plant-soil feedbacks in temperate grassland. **Science Advances**, v. 4, n. 11, 2018.
- SHACKELFORD, N. et al. Drivers of seedling establishment success in dryland restoration efforts. **Nature ecology & evolution**, p. 1-8, 2021.
- SHARMA, S. et al. Mass Multiplication of Arbuscular Mycorrhizal Fungi. **Mycorrhizal Fungi**, n. January 2017, p. 157–174, 2017.

SILVA, A. P. L. R.; MEDEIROS, A. S.; DANTAS, L. V. A.; YANO-MELO, A. M. Coleção de cultura de Glomeromycota: do isolamento à oferta de inoculante micorrízico. **13ª Semana de Ensino, Pesquisa e Extensão da Universidade Federal do Vale do São Francisco**, 2020.

SMITH, S. E.; READ, D. J.; CATSKA, V. **Mycorrhizal symbiosis**. Elsevier Science Publishing: Academic press, 1998.

SOCOLOWSKI, F. et al. Restauración de la Caatinga: métodos propuestos para recuperar el más exclusivo y menos conocido ecosistema de Brasil. **Multequina - Latin American Journal of Natural Resources**, 2021.

SOUSA, N. M. F. et al. Predictors of arbuscular mycorrhizal fungal communities in the Brazilian tropical dry forest. **Microbial ecology**, v. 75, n. 2, p. 447-458, 2018.

SOUZA, F. A.; SCHLEMPER, T. R.; STÜRMER, S. L. A importância da tecnologia de inoculação de fungos micorrízicos para a sustentabilidade na olericultura. **Sustentabilidade e horticultura no Brasil: da retórica à prática**, p. 223–251, 2017.

SOUZA, R. G. et al. Use of mycorrhizal seedlings on recovery of mined dunes in northeastern Brazil. **Pedobiologia**, v. 55, p. 303-309, 2012.

STUTZ, J. C.; MORTON, J. B. Successive pot cultures reveal high species richness of arbuscular endomycorrhizal fungi in arid ecosystems. **Canadian Journal of Botany**, v. 74, n. 12, p. 1883–1889, 1996.

STÜRMER, S. L.; BEVER, J. D.; MORTON, J. B. Biogeography of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota): a phylogenetic perspective on species distribution patterns. **Mycorrhiza**, v. 28, n. 7, p. 587-603, 2018.

SUDOVÁ, R. et al. *Rhizoglyphus melanum*, a new arbuscular mycorrhizal fungal species associated with submerged plants in freshwater lake Avsjøen in Norway. **Mycological Progress**, v. 14, n. 3, p. 1-8, 2015.

SWEENEY, C. J. et al. Root traits explain rhizosphere fungal community composition among temperate grassland plant species. **New Phytologist**, v. 229, n. 3, p. 1492–1507, 2021.

SÝKOROVÁ, Z. et al. 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**, v. 18, n. 1, p. 1–14, 2007.

TEIXEIRA-RIOS, T. et al. Seasonal differences in arbuscular mycorrhizal fungal communities in two woody species dominating semiarid caatinga forests. **Folia geobotanica**, v. 53, n. 2, p. 191-200, 2018.

TORREZ, V. et al. Effects of adding an arbuscular mycorrhizal fungi inoculum and of distance to donor sites on plant species recolonization following topsoil removal. **Applied Vegetation Science**, v. 19, n. 1, p. 7–19, 2016.

TÖRÖK, P.; HELM, A. Ecological theory provides strong support for habitat restoration. **Biological Conservation**, v. 206, p. 85–91, 2017.

TREJO-AGUILAR, D. et al. Loss of arbuscular mycorrhizal fungal diversity in trap cultures during long-term subculturing. **IMA Fungus**, v. 4, n. 2, p. 161–167, 2013.

VAHTER, T. et al. Co-introduction of native mycorrhizal fungi and plant seeds accelerates restoration of post-mining landscapes. **Journal of Applied Ecology**, v. 57, n. 9, p. 1741–1751, 2020.

VAN DAM, N. M. et al. Identification of biologically relevant compounds in aboveground and belowground induced volatile blends. **Journal of Chemical Ecology**, v. 36, n. 9, p. 1006-1016, 2010.

VAN DER HEIJDEN, M. G. A. Arbuscular mycorrhizal fungi as support systems for seedling establishment in grassland. **Ecology Letters**, v. 7, n. 4, p. 293–303, 2004.

VAN DER HEIJDEN, M. G. A.; HORTON, T. R. Socialism in soil? the importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. **Journal of Ecology**, v. 97, n. 6, p. 1139–1150, 2009.

VAN DER HEIJDEN, M. G. A. et al. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. **New phytologist**, v. 205, n. 4, p. 1406-1423, 2015.

VAN DER PUTTEN, W. H. et al. Plant-soil feedbacks: The past, the present and future challenges. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 2, p. 265–276, 2013.

VOSÁTKA, M. et al. Development of arbuscular mycorrhizal biotechnology and industry: current achievements and bottlenecks. **Symbiosis**, v. 58, n. 1–3, p. 29–37, 2012.

WANG, Y. et al. Arbuscular mycorrhizal fungi in two mangroves in South China. **Plant and Soil**, v. 331, n. 1, p. 181-191, 2010.

WHITESIDE, M. D. et al. Mycorrhizal Fungi Respond to Resource Inequality by Moving Phosphorus from Rich to Poor Patches across Networks. **Current Biology**, v. 29, n. 12, p. 2043- 2050.e8, 2019.

WIJAYAWARDENE, N. N. et al. Outline of Fungi and fungus-like taxa. **Mycosphere**, v. 11, n. 1, p. 1060-1456, 2020.

WUBS, E. R.J. et al. Soil Inoculation Steers Plant-Soil Feedback, Suppressing Ruderal Plant Species. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 7, n. November, p. 1–8, 2019.

WUBS, E. R. J. et al. Soil inoculation steers restoration of terrestrial Ecosystems. **Nature Plants**, v. 2, n. 8, p. 1–5, 2016.

3. PLANTA HOSPEDEIRA ALTERA AS COMUNIDADES DE FUNGOS MICORRÍZICOS NATIVOS MUDANDO O RESULTADO DO FEEDBACK NA RESTAURAÇÃO DO SEMIÁRIDO ¹

Adler Santana de Medeiros^{1,3}, Julie Christine Scaloppi³, Edjane Silva Damasceno³, Bruno Tomio Goto², Daniela Cristine Mascia Vieira³, Fábio Socolowski³, Renato Garcia Rodrigues³, Adriana Mayumi Yano-Melo^{1*}

¹ Programa de Pós-Graduação em Agronomia – Produção Vegetal, Laboratório de Microbiologia, Campus Ciências Agrárias, Universidade Federal do Vale do São Francisco, Petrolina, PE, Brasil.

² Departamento de Botânica e Zoologia, Laboratório de Biologia de Micorrizas, Centro de Biotecnologias, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Lagoa Nova, Natal, RN 59072970, Brasil.

³ Núcleo de Ecologia e Monitoramento Ambiental, Campus Ciências Agrárias, Universidade Federal do Vale do São Francisco, Petrolina, PE, Brasil.

***Corresponding author:** Adriana Mayumi Yano-Melo, Laboratório de Microbiologia, Universidade Federal do Vale do São Francisco, Campus Ciências Agrárias, Petrolina, PE, Brasil, adriana.melo@univasf.edu.br

ORCID

Adler Santana de Medeiros <https://orcid.org/0000-0002-4459-9735>

Julie Christine Scaloppi <https://orcid.org/0000-0002-9024-7140>

Edjane Silva Damasceno <https://orcid.org/0000-0002-6325-8004>

Bruno Tomio Goto <https://orcid.org/0000-0001-6157-4954>

¹ Submetido para publicação no periódico *Journal of Applied Ecology*

Daniela Cristine Mascia Vieira <https://orcid.org/0000-0001-9103-6161>

Fábio Socolowski

Renato Garcia Rodrigues <https://orcid.org/0000-0001-5576-8621>

Adriana Mayumi Yano-Melo <https://orcid.org/0000-0003-2637-7183>

Declaração de disponibilidade de dados

Os dados serão depositados no *Dryad repository*.

Resumo

- 1.
2. A inoculação de plantas com fungos micorrízicos arbusculares (FMA) é uma ferramenta útil para década da restauração de ecossistemas. Estudos de feedback planta solo (FPS) mostram que as comunidades microbianas do solo (incluindo os FMA) sofrem alterações devido ao desenvolvimento vegetal; por sua vez, essas comunidades modificadas, influenciam o crescimento de outro indivíduo vegetal. Neste processo, os atributos funcionais das plantas e a origem do solo são relevantes para o acúmulo de biomassa vegetal mediado pelos FMA.
3. Na fase de condicionamento preparamos um experimento fatorial para investigar se solos originados de uma área em recuperação (Jazida) e da vegetação remanescente (Caatinga) teriam suas comunidades de FMA modificadas devido ao crescimento de *Sorghum bicolor* (utilizada para produção de inoculante) ou de *Senna uniflora* (utilizada em projetos de restauração no semiárido brasileiro). No experimento de *feedback*, comparamos o desenvolvimento de plantas herbáceas crescendo sobre um

solo degradado inoculadas ou não por isolados alóctones de FMA em relação aos solos-inóculos resultantes da fase de condicionamento.

4. O solo-inóculo originado da Caatinga apresentava sete vezes mais espécies de FMA comparado a Jazida, que apresentou espécies tolerantes a condições de degradação. O solo-inóculo condicionado por *S. uniflora*, independente da origem, apresentou maior equitabilidade comparado ao solo-inóculo produzido com *S. bicolor* e promoveu 33% mais biomassa vegetal comparado ao controle sem inoculação. A colonização radicular por FMA aumentou o FPS e diminuiu o investimento das plantas em atributos funcionais como, o comprimento específico da raiz (SRL) e a área específica da folha (SLA).
5. Nossos resultados demonstram a importância de adotar estratégias que preservem a adaptação local nos inoculantes produzidos. Pois, o uso de planta e FMA nativos no condicionamento gerou respostas positivas de maior magnitude do que a inoculação com isolados alóctones de FMA. Provavelmente devido a interação das plantas inoculadas com FMA responsivos presentes no solo.
6. *Synthesis and applications*: a inoculação com comunidades de FMA nativas e equitativas podem explicar o acúmulo de biomassa vegetal e otimizar os resultados da restauração. Utilizar interação local de planta-solo-FMA possibilita melhorar condições edáficas que favorecem o crescimento de outras plantas, podendo ser uma estratégia para restauradores provocarem avanço sucessional, mesmo em ecossistemas severamente degradados.

Palavras-chave

Facilitação indireta, Desertificação, Caatinga, Recuperação de Áreas Degradadas, Projeto de Integração do São Francisco

3.2. INTRODUÇÃO

O desenvolvimento vegetal provoca modificações no solo, tanto na parte biótica (patógenos e mutualistas) como abiótica (disponibilidade de nutrientes, descompactação do solo) (Van der Putten et al. 2013). Estas modificações permanecem no solo e influenciam positiva ou negativamente o estabelecimento e crescimento de plântulas, com implicações para populações e comunidades vegetais. Tal processo é conhecido como feedback planta-solo (FPS) (Bever et al. 1997; Bever et al. 2010; Bennett & Klironomos 2019).

Estudos prévios têm mostrado que o aumento da interação com microrganismos do solo, especialmente os Fungos Micorrízicos Arbusculares (FMA), leva a maior produção de biomassa em plantas (FPS positivos) (Cortois et al. 2016; Semchencko et al. 2018). Por um lado, a identidade da planta afeta fortemente os FMA em experimentos de FPS (Semchencko et al. 2018). Por outro lado, a composição da comunidade de FMA é influenciada pelo investimento das plantas em atributos funcionais radiculares (Eissenstat et al. 2015; Francioli et al. 2020; Sweeney et al. 2021) e, por relações fracas ou inexistentes com atributos funcionais foliares (Semchencko et al. 2018; Sweeney et al. 2021). Plantas também podem apresentar maiores percentuais de colonização radicular em raízes com menor comprimento específico da raiz (Specific Root Length – SRL) (Cortois et al. 2016; Semchencko et al. 2018; Zhang et al. 2019). Isto pode ocorrer por razões morfológicas, pois plantas com menor SRL tendem a apresentar maior diâmetro radicular e mais área de córtex radicular disponível para interação com os FMA (Reinhardt & Miller, 1990; McCormack & Iversen 2019). Isto sugere que intervenções adotadas para intensificar a interação FMA-

planta, devem ser consideradas estrategicamente visando otimizar resultados de FPS.

O aprofundamento na compreensão dos mecanismos do FPS mediados por fungos micorrízicos nativos tem gerado resultados promissores para a restauração ecológica (Koziol et al. 2021). Um objetivo comum em projetos de restauração ecológica é aumentar o status sucessional de uma dada comunidade aumentando a biomassa e a sobrevivência de plantas de sucessão tardia. Neste sentido, diferentes estudos têm mostrado que plantas de sucessão tardia apresentam feedbacks positivos, enquanto plantas ruderais, feedbacks negativos (Kardol et al. 2006; Koziol & Bever 2019). No entanto, plantas ruderais são importantes para iniciar o processo de restauração ecológica de áreas severamente degradadas, pois em uma condição pós-distúrbio as plantas de sucessão avançada tendem a ser observadas com menor frequência (Swanson et al. 2011). Wubs et al. (2019) também demonstraram FPS negativo em plantas ruderais quando receberam solo da vegetação remanescente, entretanto, FPS positivo foi alcançado ao inocular solo que suportou atividade agrícola durante um longo tempo. Isto evidencia que a origem do solo-inóculo pode direcionar o resultado do feedback também em plantas ruderais.

A inoculação de plantas é uma das estratégias propostas para a década de restauração de ecossistemas (Aronson et al. 2020). Projetos em ecossistemas semiáridos que adotaram esta estratégia registraram maior sobrevivência das plantas comparado com a aplicação de hidrogel, de matéria orgânica e de protetores contra herbivoria (Piñeiro et al. 2013). O sucesso da restauração pode ser potencializado ao inocular as plantas com solo originado de ecossistemas de referência (Neuenkamp et al. 2019), de forma que a origem do solo-inóculo pode determinar a trajetória da composição de espécies de

plantas e de microrganismos em áreas sob processo de restauração (Wubs et al. 2016). Entretanto, por uma questão prática, inoculantes comerciais podem ser preferidos, resultando em insatisfatório desempenho vegetal em campo (Maltz & Tresseder 2015). Inoculantes comerciais são produzidos em grande escala com plantas como *Zea mays*, *Sorghum bicolor* e *Paspalum notatum*, recomendadas por promoverem elevada esporulação (Ijdo et al. 2011; Kumar & Saxena 2018). No entanto, os glomerosporos (esporos de FMA, Goto & Maia 2006) possuem centenas de núcleos que podem apresentar genes adaptados a determinada espécie de planta hospedeira e determinadas condições ambientais (Kokkoris et al. 2020). A influência vegetal e ambiental ocorre mesmo durante a produção de inoculante em ambientes protegidos, refletindo em modificações a nível de comunidade de FMA (Sýkorová et al. 2007; Trejo-Aguilar et al. 2013). Dessa maneira, a redução da sobrevivência das plantas pode ser explicada por uma possível incompatibilidade entre as características incorporadas no inoculante e aquelas presentes na planta e no ecossistema alvos da inoculação. Fato reforçado ao se considerar que a interação FMA-planta responde a adaptação local (Revillini et al. 2016; Rúa et al. 2016; Bauer et al. 2020). A produção de inoculante via cultura-armadilha pode ser uma alternativa para preservar essa compatibilidade, fazendo escolhas simples como usar solo de ecossistemas de referência, misturado ou não com areia lavada e cultivá-lo com espécies nativas (Koziol et al. 2018). Esta técnica representa uma estratégia importante para investigar a resposta de plantas usadas em projetos de restauração.

Aqui, nós investigamos como o feedback entre planta e solo é influenciado por modificações nas comunidades de FMA devido a escolha da origem do solo e da planta hospedeira. Baseando-se em estudos de aplicação de FMA para

restauração ecológica, nós testamos se a produção de inoculante mais próximo às condições ambientais de um ecossistema degradado pode resultar em FPS positivos para plantas crescendo sobre um solo degradado semelhante. Para isso, solos provenientes de ecossistemas de referência (remanescente de vegetação e área em restauração) foram cultivados com *Sorghum bicolor* (amplamente utilizada para produção de inoculante) ou com *Senna uniflora* (planta nativa do ecossistema em restauração). Posteriormente, avaliamos como as mudanças causadas por essas plantas nas comunidades de FMA influenciam o feedback entre planta e solo para quatro espécies herbáceas utilizadas na recuperação de áreas degradadas (*S. uniflora*, *Mesospharum suaveolens*, *Rhaphiodon echinus* e *Sida galherensis*). Mais especificamente, nós testamos as seguintes hipóteses:

- 1) O uso de *S. uniflora* para produção de inoculante micorrízico é mais eficiente em promover ganho de biomassa para si mesma, resultando em FPS positivos.
- 2) Inoculantes nativos multiplicados em condições ambientais semelhantes às encontradas em campo, promovem maior ganho de biomassa vegetal comparado ao inoculante composto pela mistura de isolados de diferentes espécies de FMA.
- 3) Inoculantes originados de áreas em recuperação promovem maior acúmulo de biomassa vegetal do que originado da área de vegetação remanescente, por ser composto por FMA tolerantes à condição de solo onde se pretende aplicá-los.
- 4) Plantas com menor percentual de colonização micorrízica investem mais em atributos funcionais relacionados à rápida aquisição de recursos, compensando a ausência ou baixa intensidade da interação mutualista.

3.3. MATERIAL E MÉTODOS

3.3.1. Sistema de estudo

O estudo investiga a interação entre quatro espécies de plantas herbáceas usadas na recuperação de áreas degradadas e comunidades de FMA originadas de solos sob a influência do Projeto de Integração do Rio São Francisco com Bacias Hidrográficas do Nordeste Setentrional (PISF). O PISF é atualmente a maior obra de infraestrutura hídrica do Brasil e tem como objetivo promover segurança hídrica para cerca de 12 milhões de pessoas em 390 municípios, por meio da construção de dois canais de transporte de água, o eixo norte (8° 47' 11.88" S, 38° 22' 21.25" O) com 260 Km de extensão e o eixo leste (8° 32' 34.54" S, 39° 27' 20.52" O) com 217 Km (www.gov.br/mdr/pt-br/assuntos/seguranca-hidrica/projeto-sao-francisco). O processo de instalação da obra iniciou em 2007 em faixas de 200 m de largura, com a supressão vegetal, seguida de extração mineral, escavações, perfurações e construção de estruturas necessárias para o transporte da água.

A obra foi instalada no semiárido brasileiro no maior ecossistema de floresta tropical sazonalmente seca da América do Sul, chamada de Caatinga, com baixa disponibilidade hídrica e elevada radiação solar (Silva et al., 2017). A composição da vegetação varia principalmente em função do índice de aridez (Silva & Souza, 2018) e as espécies possuem adaptações como armazenamento de água e energia nas raízes ou caule, bem como a perda de folhas na estação seca (Moro et al., 2015). Os eventos de precipitação estão concentrados entre os meses de dezembro e abril. O clima é classificado como semiárido quente, segundo Koppen, com temperaturas médias anuais que variam entre 23,4 e 24,8 °C, com máxima entre 31,4 e 30,4 °C e mínimas entre 18,9 e 19,8 °C, índices de pluviosidade média anual entre 541 e 627 mm. O núcleo de desertificação de

Cabrobó também está presente na área amostral e o índice de aridez varia entre 0,31 e 0,50 (Hijmans et al., 2005).

3.3.2. Fase de condicionamento do solo – a origem do solo e a identidade da planta hospedeira modificam as comunidades de FMA?

Estabelecemos um experimento para testar se a esporulação de FMA é influenciada pela origem do solo-inóculo ser de áreas degradadas em recuperação (Jazida) ou de áreas de vegetação remanescente (Caatinga) bem como pelas espécies de plantas hospedeiras (*Sorghum bicolor* e *Senna uniflora*), totalizando quatro tratamentos, com três repetições, resultando em 12 unidades experimentais (Figura 1). A primeira origem de solo, Jazida (n= 15), compreende solo rizosférico de *Senna uniflora*, uma das espécies herbáceas utilizadas para recuperar áreas adjacentes ao canal de transporte de água, degradadas após atividades de exploração mineral. A segunda origem de solo, Caatinga (n= 20), corresponde a áreas de vegetação remanescente, vizinhas às áreas diretamente degradadas pelas atividades do PISF. Antes da montagem do experimento, as amostras de solo foram secas a temperatura de sala climatizada (~22 °C) e caracterizadas quanto aos parâmetros físicos, químicos (ver Appendix S1 e Tabela S1, Supporting information) e quanto a comunidade de FMA (ver Appendix S2 e Tabela S2, Supporting information). Outra porção das amostras de solo foi homogeneizada de acordo com a origem, peneirada (malha de 2 cm), diluída em areia previamente esterilizada (1:1 volume/volume) e distribuídas em vasos de 900 mL nos respectivos tratamentos. A areia foi lavada com água e mantida na solução de hipoclorito de sódio (1:0,01 peso/volume) por 24h e posteriormente lavada com água e seca em estufa a 105 °C. As sementes das espécies de plantas hospedeiras foram dispostas na superfície do solo, cobertas

com uma camada fina de substrato. Após a emergência foi feito um desbaste para manter quatro indivíduos por vaso. Diariamente as plantas foram irrigadas com 100 mL de água e mantidas por 135 dias em casa de vegetação, no *Campus* Ciências Agrárias da UNIVASF (9° 19' 31.93" S, 40° 33' 34.24" O) (Figura S1). Ao final do experimento, o número de glomerosporos e a identificação das espécies de FMA foram feitas a partir de amostras de 20 g, conforme procedimentos descritos no Appendix S2.

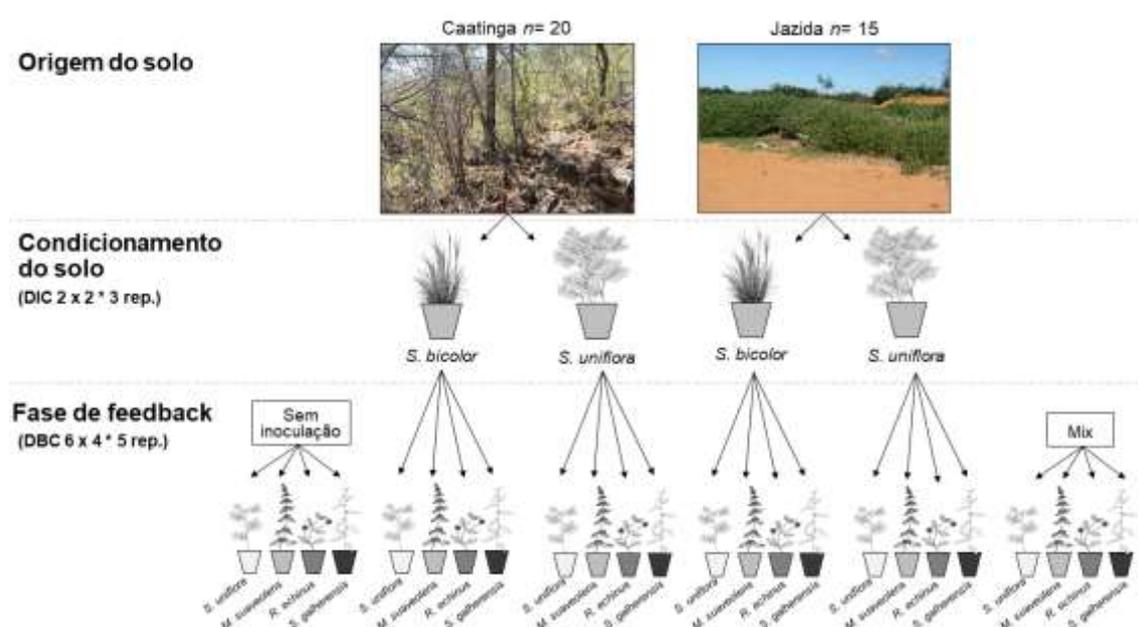


Figura 1. Esquema experimental ilustrando as duas origens de solo (Caatinga e Jazida). Na fase de condicionamento do solo, preparamos um experimento em Delineamento Inteiramente Casualizado (DIC) em arranjo fatorial 2 (origem de solo) x 2 (planta hospedeira - *Sorghum bicolor* e *S. uniflora*) em três repetições (N= 12). Em seguida, na fase de feedback, com experimento em Delineamento em Blocos Casualizados (DBC) em arranjo fatorial 6 (inoculantes) x 4 (espécies de planta), com cinco repetições (N= 120). Testamos como o condicionamento do solo influencia a resposta de espécies herbáceas nativas do semiárido brasileiro, crescendo em um solo de “background” coletado em uma jazida não recuperada. Os solos-inóculo produzidos na fase de condicionamento foram

contrastados com um tratamento contendo plantas sem inoculação (controle) e plantas inoculadas com um mix de isolados de espécies de FMA testados localmente em outras plantas nativas.

3.3.3. Fase de feedback – mudanças causadas no solo aumentam a performance de plantas herbáceas?

Nós preparamos o segundo experimento para testar se o crescimento de quatro espécies de plantas herbáceas é influenciado pelas comunidades de FMA das duas origens de solo (Figura 1), modificadas pelas duas plantas hospedeiras (fase de condicionamento). As quatro espécies de planta possuem, ampla distribuição no semiárido brasileiro e têm sido utilizadas para o programa de recuperação de áreas degradadas do PISF (Socolowski et al. in press). 1) *Senna uniflora* (Mill.) Irwin & Barneby (Fabaceae), tem ciclo de vida anual, pode alcançar dois metros de altura, apresenta baixo potencial alelopático e tem sido observada em condições de elevado grau de degradação. 2) *Rhaphiodon echinus* (Nees & Mart.) Schauer (Lamiaceae), é uma planta perene, apresenta efeito alelopático intermediário, possui o crescimento prostrado, formando ramificações capazes de cobrir o solo. 3) *Mesosphaerum suaveolens* (L.) Kuntze (Lamiaceae), é uma planta anual, apresenta efeito alelopático alto, principalmente pelas folhas (Bezerra 2020), possui crescimento ereto, de hábito subarbustivo e pode alcançar 2 m de altura. 4) *Sida galherensis* Ulbr. (Malvaceae), é uma planta perene com crescimento ereto, de hábito subarbustivo, apresentando perda de folhas durante a estação seca com capacidade de rebrota na estação chuvosa, pode alcançar 1,2 m de altura (Figura S2).

Antes da utilização das sementes, foram executados testes de germinação que registraram taxas de germinação acima de 70% (Appendix S3; Tabela S3). As plântulas foram desbastadas para manter uma planta por vaso, irrigadas com 80 mL de água diariamente, durante 90 dias em casa de vegetação. Foram testados seis tratamentos, quatro originados da fase de condicionamento do solo contrastados com outros dois tratamentos, o solo inoculado com a mistura de três isolados de FMA, disponibilizados pela Coleção de Cultura da UNIVASF, e solo sem inoculação (não esterilizado), randomizados em um desenho de cinco blocos experimentais, totalizando 120 vasos de cultivo.

Para representar uma situação mais próxima do desempenho vegetal esperado em campo, nós preenchemos os vasos de 3,0 L com solo coletado em uma das áreas degradadas por atividades de exploração mineral (jazida) na obra do PISF, no município de Ibimirim, Pernambuco (8° 28' 16.56" S, 37° 54' 26.95" O). Este solo pode ser classificado como franco argiloso arenoso, formado por 63% areia, 10% silte, 27% argila, com condutividade elétrica 0,67 dS.m⁻¹; pH_(1:2,5) 4,39 e PST 9,39% e apresentava baixa abundância de glomerosporos (0,46 glomerosporos.g⁻¹ de solo). Outros parâmetros químicos analisados foram as concentrações de Na, K, Al, Ca, Mg e P, respectivamente com 0,96 cmolc.dm⁻³, 0,21 cmolc.dm⁻³, 0,30 cmolc.dm⁻³, 5,73 cmolc.dm⁻³, 1,48 cmolc.dm⁻³ e 0,10 mg.dm⁻³, seguindo protocolos descritos no Appendix S1. Antes da montagem do experimento, o solo foi homogeneizado e fragmentos acima de 4 cm foram removidos.

No centro de cada vaso (18 cm de diâmetro x 14 cm de altura), uma porção do solo foi removida para preencher com uma camada de inoculante (solo inóculo), logo acima foram dispostas 20 sementes e uma camada fina de solo. O volume de cada inoculante para cada vaso foi padronizado para receber 300

glomerosporos de solo-inóculo. O inoculante mix, foi composto por 100 glomerosporos de cada um dos seguintes isolados, *Acaulospora longula* (URM FMA 07), *Claroideoglossum etunicatum* (Univasf 05) e *Rhizoglossum intraradices* (CICG-FRA130A). Estes isolados foram multiplicados em cultivo com *S. bicolor* utilizando substrato composto por areia e solo autoclavado (1:1 v:v).

3.3.3.1. Atributos funcionais e parâmetros vegetais avaliados

Nós investigamos se a colonização micorrízica explica a variação nos dados de atributos funcionais relacionados a aquisição de recursos e de alocação de biomassa vegetal (ver Appendix S4 para metodologia estendida). Nós medimos o percentual de colonização radicular (Hayman 1970 – modificado, Giovannetti & Mosse 1980), a taxa de crescimento relativa (RGR) (Pérez-Harguindeguy et al. 2016), área foliar específica (SLA) (Cornelissen et al. 2003, Pérez-Harguindeguy et al. 2016), o comprimento específico da raiz (SRL) (Cornelissen et al. 2003) e a proporção de biomassa alocada na raiz e parte aérea (Root:Shoot) (Markestijn & Poorter 2009) (ver Tabela S4 para cálculos). Adicionalmente, medimos outros parâmetros relacionados ao crescimento vegetal, tais como a biomassa seca total, diâmetro a altura do solo (DAS), número de folhas e teor de clorofila.

3.3.3.2. Índices de Feedback planta solo

Foram calculados dois índices de feedback planta solo (FPS), usando a biomassa seca total das plantas por bloco experimental ($n = 5$). Calculamos conforme proposto por Brinkman et al. (2010):

$$FPS = \text{Ln} \left(\frac{\text{biomassa total seca da planta X}}{\text{biomassa total seca da planta Y}} \right)$$

Onde: o índice do FPS no solo não esterilizado sem inoculação corresponde a $X = \frac{\text{valor da planta inoculada}}{\text{valor da planta sem inoculação}}$ e, para o índice de FPS no solo não esterilizado com inoculação, $X = \frac{\text{valor da planta inoculada}}{\text{valor da planta com o inoculante mix}}$. Nos casos onde a planta sem inoculação ou plantas com inoculante mix estavam mortas, nós sorteamos plantas de outros blocos para o cálculo.

3.3.4. Análises estatísticas

O número de glomerosporos das diferentes origens do solo contabilizado nas diferentes plantas hospedeiras (fase de condicionamento do solo) foi testado por meio de um modelo linear generalizado (GLM) com estrutura de erro de Poisson, usando a função `glm()` no software R versão 3.6.1 (R Core Team, 2019). Para tanto, o número de glomerosporos e a riqueza de espécies foram considerados separadamente como variáveis resposta em função da interação entre as variáveis explanatórias de origem do solo e planta hospedeira. As comunidades foram comparadas pelo índice de equitabilidade de Pielou (J' ; Pielou 1975).

Para a fase de feedback, ajustamos modelos lineares mistos (LMM) usando os índices de feedback planta solo, como variáveis resposta em função da interação entre os tratamentos de inoculação e espécies herbáceas, ambos considerados com efeito fixo, enquanto os blocos como efeito randômico. Um segundo conjunto de LMMs foi ajustado visando avaliar como a interação entre a colonização radicular por FMA e as espécies herbáceas afeta as medidas de FPS, Raiz:Parte aérea, SLA e SRL. Os LMMs foram ajustados com as respectivas variáveis resposta em função das espécies com efeito fixo, enquanto os blocos foram incluídos com efeitos randômico. Consideramos esses LMMs com estrutura de erro normal dos resíduos após análise gráfica dos desvios dos

modelos (Figura S3). Testamos a significância dos fatores colonização e espécie utilizando teste de Anova() disponível no pacote “car” com os modelos prévios (Fox & Sanford 2019). Todos os modelos foram testados usando o pacote “lme4” (Bates et al. 2015) e as funções lme() para os LMMs no software R.

3.4. RESULTADOS

3.4.1. Origem do solo e planta hospedeira afetam as comunidades de FMA

Enquanto a escolha da origem do solo afetou a riqueza de espécies, a escolha da planta hospedeira afetou a equitabilidade das comunidades de FMA (Tabela 1). O solo condicionado por *S. uniflora* apresentou uma comunidade de FMA mais equitativa. Porém, sob a rizosfera de *S. bicolor*, três espécies de FMA foram dominantes, *Glomus cubense* (99%), *Acaulospora* sp2 (73%) e *Paraglomus occultum* (11%). Estas mesmas espécies foram registradas na rizosfera de *S. uniflora*, entretanto, em abundâncias relativas menores. Independente da planta hospedeira, o solo originado da Caatinga apresentou comunidades de FMA com maior riqueza (30 espécies), 26 espécies a mais do que registrado na Jazida (4 espécies) (Tabela 1; Tabela S2).

Tabela 1. Equitabilidade, riqueza e média da contagem de glomerosporos (20g.solo⁻¹; n= 3) das comunidades de FMA registradas após a fase de condicionamento. Os solos foram originados de dois ecossistemas de referência (Caatinga e Jazida), condicionados sob a rizosfera de duas espécies vegetais (*Senna uniflora* e *Sorghum bicolor*), após 135 dias em casa de vegetação.

	Caatinga		Jazida	
	<i>S. uniflora</i>	<i>S. bicolor</i>	<i>S. uniflora</i>	<i>S. bicolor</i>
Equitabilidade	0.94	0.38	0.89	0.09
Riqueza	18	22	4	2
Glomerosporos	129	304	31	180

Houve interação significativa entre origem do solo e planta hospedeira para o número de glomerosporos ($Gl\ res.= 8$; $Des. Res.= 298,73$; $p < 0,0001$, Tabela S5). Enquanto que a riqueza de FMA foi explicada de forma independente pela origem do solo ($Gl\ res.= 10$; $Des. Res.= 9,52$; $p < 0,0001$) e pela planta hospedeira utilizada no condicionamento ($Gl\ res.= 9$; $Des. Res.= 4,83$; $p= 0,0303$; Tabela S5).

3.4.2. Mudanças no solo causadas por *Senna uniflora* promoveram feedback positivo em outras plantas herbáceas

Em ambos índices de feedback calculados, as respostas das plantas inoculadas foram significativamente diferentes em relação à planta hospedeira usada na fase de condicionamento, e em relação a origem do solo-inóculo (Tabela S6). Cerca de 31% (origem Jazida) e 37% (origem Caatinga) mais biomassa seca foi acumulada nas plantas inoculadas com solo condicionado por *S. uniflora* em relação à *S. bicolor*. Os maiores FPS foram registrados em solos condicionados por *S. uniflora*, com solo originado da Jazida para *M. suaveolens* ($1,12 \pm 0,18$ [média \pm d.p.]) e para *S. galherensis* ($1,12 \pm 1,05$, Figura 2a). Enquanto isso, o solo originado da Caatinga mostrou a maior resposta positiva para *R. echinus* ($1,29 \pm 0,79$, Figura 2b) e a maior negativa para *S. galherensis* ($-1,24 \pm 1,61$, Figura 3b) e para a própria *S. uniflora* ($-0,35 \pm 0,64$, Figura 3a).

As espécies herbáceas testadas apresentaram diferenças significativas quanto a intensidade do feedback planta-solo ($X^2 = 18,2$; $g.l. = 3$; $p = 0,0004$; $X^2 = 9,5$; $g.l. = 3$; $p = 0,0233$). Dentre as espécies, a maior resposta foi registrada para *M. suaveolens* ($0,62 \pm 0,3$), espécie que foi beneficiada por todos os inoculantes testados (Figura 2). O contrário ocorreu em *S. uniflora* e *S. galherensis* que não se beneficiaram com a inoculação, seja comparada com ao

controle sem inoculação (Figura 2a) ou comparada a inoculação com o mix de isolados de FMA (Figura 2b), exceto quando testadas no solo condicionado por *S. uniflora* originado da Jazida.

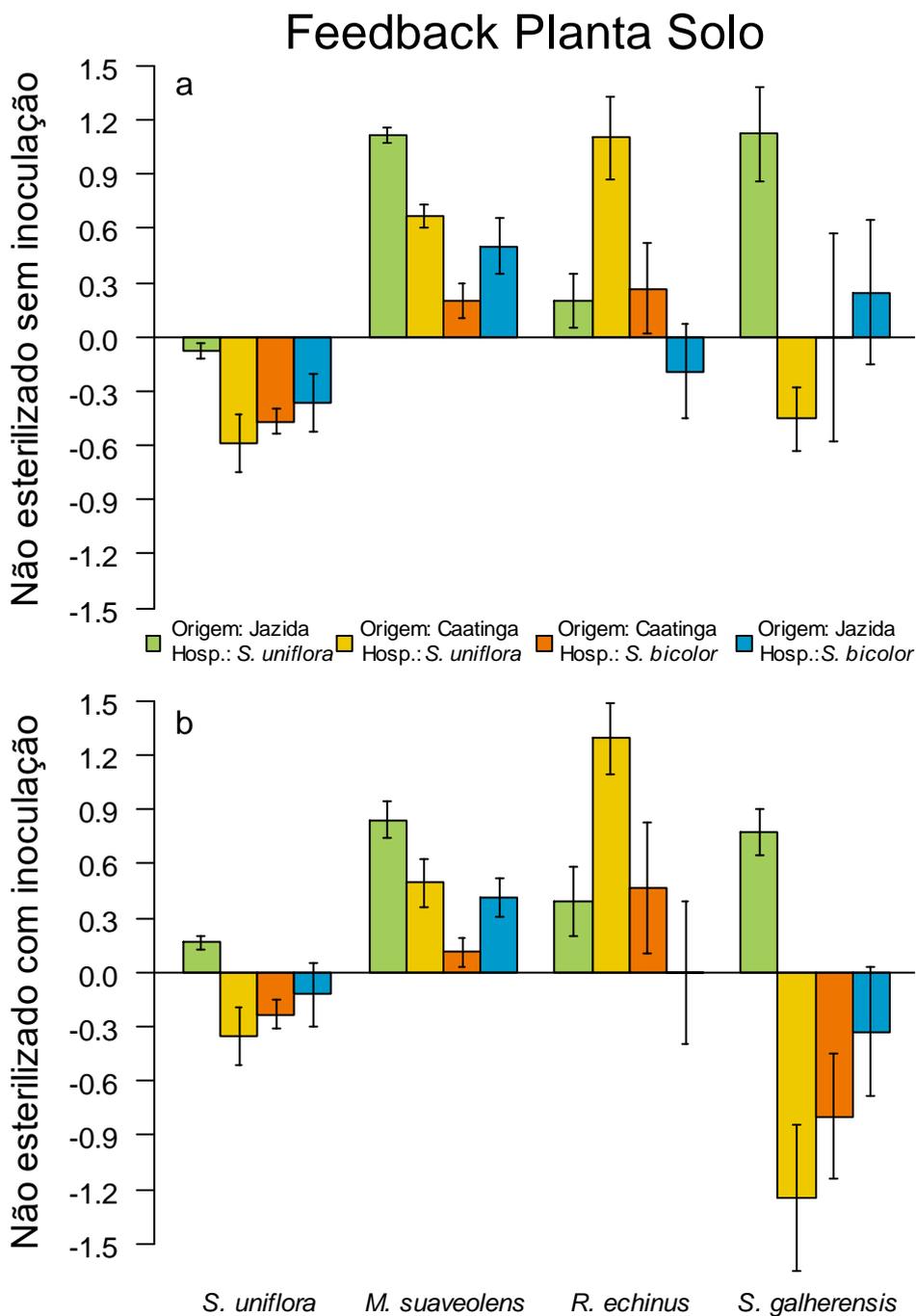


Figure 2. Feedback planta-solo (FPS) calculada pelo log da razão entre a biomassa seca das plantas em cada inoculante e a biomassa seca das plantas

não inoculadas (controle por bloco), para cada uma das quatro espécies. Valores positivos de FPS sem inoculação (a) indicam maior acúmulo de biomassa da planta inoculada comparado a plantas sem inoculação, enquanto os valores positivos de FPS com inoculação (b) indicam maior acúmulo de biomassa comparado a plantas inoculadas com uma mistura de isolados de FMA (mix). Barras representam média e erro padrão.

3.4.3 Colonização micorrízica aumenta Feedback planta-solo (FPS) e biomassa radicular ao passo que diminui investimento em aquisição de recursos

Os valores de feedback planta-solo (FPS) se relacionaram positivamente com o percentual de colonização radicular por FMA ($X^2= 8,9$; $g/= 1$; $p= 0,003$). Essa relação diferiu quanto à intensidade em função da espécie analisada ($X^2= 21,9$; $g/= 3$; $p< 0,0001$), sendo *S. galherensis* ($0,5\pm 1,3$) a mais positivamente influenciada ($coef= 0,94$; $ep= 0,24$; $t= 3,925$), mostrando desde valores negativos de PSF em baixos percentuais de colonização a valores positivos quando a colonização foi elevada. O mesmo foi observado para *R. echinus* ($0,3\pm 0,9$) e *M. suveolens* ($0,6\pm 0,5$) (Figura 3a; Tabela S6). A maior parte das observações de FPS em *S. uniflora* foi negativa ($-0,4\pm 0,4$), mesmo assim, a espécie também seguiu a tendência de registrar maiores valores de FPS em função do aumento do percentual de colonização (Figura 3a).

As plantas alocaram mais biomassa para as raízes com o aumento da colonização radicular ($X^2= 13,4$; $g/= 1$; $p= 0,0002$), resultando em relações positivas entre a biomassa seca da raiz e a colonização radicular (Figura 3b; Tabela S1). As espécies apresentaram padrões distintos quanto à relação de biomassa alocada na raiz e parte aérea ($X^2= 39,9$; $g/= 3$; $p< 0,0001$). A maioria

das plantas de *S. uniflora* favoreceu a alocação de biomassa radicular em detrimento da parte aérea ($1,2 \pm 0,4$), ao contrário do ocorrido para as outras espécies, registrando-se as menores médias em *R. echinus* ($0,7 \pm 0,3$) e *S. galherensis* ($0,8 \pm 0,4$), enquanto *M. suaveolens* ($0,9 \pm 0,2$) apresentou média proporcional em alocação de biomassa (próximas de 1).

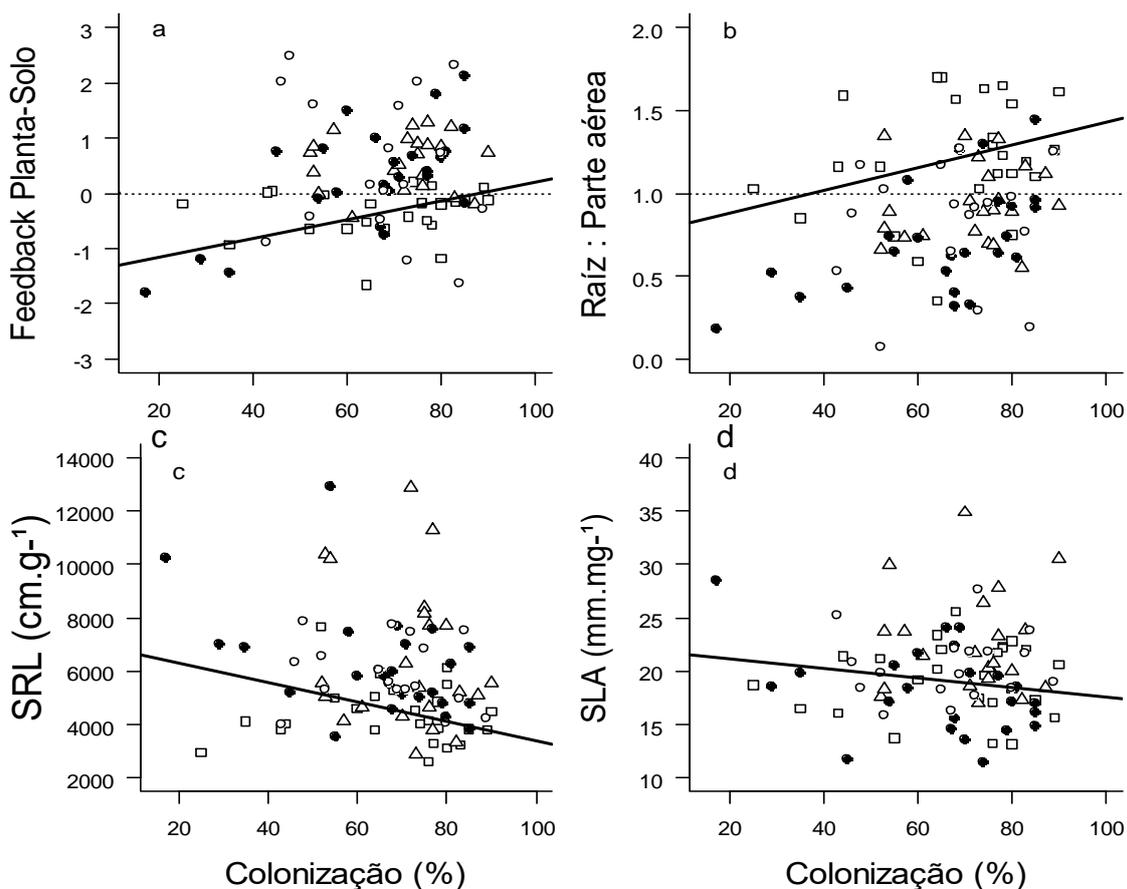


Figure 3. Relação da colonização radicular por FMA no a) índice de feedback planta-solo, calculado pelo log da razão entre a biomassa seca das plantas em cada inoculante e a biomassa seca das plantas não inoculadas (controle por bloco). Valores acima da linha tracejada indicam maior acúmulo de biomassa em plantas inoculadas do que em plantas sem inoculação, b) relação entre o peso seco da raiz e parte aérea. Valores acima da linha tracejada indicam maior alocação de biomassa na raiz do que na parte aérea. c) comprimento específico

da raiz (SRL) e d) Área específica da folha (SLA). □ *S. uniflora*, △ *M. suaveolens*, ● *R. echinus* e ○ *S. galherensis*.

Plantas investiram mais em raízes finas e longas (maior SRL) em situações de baixo percentual de colonização ($X^2= 7,9$; $g.l.= 1$; $p= 0,005$). Diferenças entre as espécies foram significativas em relação ao SRL ($X^2 = 18,2$; $g.l. = 3$; $p= 0,0004$), sendo *S. uniflora* ($4391,1 \pm 1131,4$) a espécie que apresentou raízes mais espessas e com pouco alongamento. As espécies *S. galherensis* ($5922,7 \pm 1264,7$) e *M. suaveolens* ($6484,3 \pm 2745,9$) apresentaram relações entre SRL e colonização radicular semelhantes entre si e mais fortes quando comparados com *R. echinus* ($6235,8 \pm 2061,3$) (Figura 3c; Tabela S7). O SRL respondeu de forma inversa à relação entre FPS ou raiz e parte aérea com a colonização radicular.

A área específica foliar (SLA) apresentou relação negativa com o percentual de colonização ($X^2= 3,8$; $g.l.= 1$; $p= 0,05$), com diferenças entre as espécies estudadas ($X^2= 31,1$; $g.l.= 3$; $p < 0,0001$). Enquanto *R. echinus* ($coef= -1,10$; $ep= 0,95$; $t= -1,155$) apresentou relação negativa entre colonização e SLA, todas as outras espécies mostraram relações positivas fracas ou neutras (Figura 3c; Tabela S7).

3.5. DISCUSSÃO

Nós encontramos que o solo-inóculo condicionado por *Senna uniflora* aumentou a biomassa de outras espécies herbáceas, mas não dela mesma. Com isso, rejeitamos nossa primeira hipótese de que seriam registrados FPS positivos em *S. uniflora* inoculada com seu próprio solo-inóculo. Este resultado indica que *S. uniflora* pode pertencer a um estágio mais inicial na sucessão, provavelmente com potencial competidor baixo, uma vez que plantas ruderais

são frequentemente associadas a FPS negativos (Kardol et al. 2006, Wubs et al. 2019). Mas também indica que *S. uniflora* pode criar condições edáficas favoráveis para outras espécies herbáceas, por meio da modificação na comunidade de FMA.

De fato, o aumento de biomassa e altura tende a ser maior ao inocular solo condicionado por outras espécies (Kuřáková et al. 2018). No entanto, nós encontramos FPS negativo mais frequentemente nas plantas inoculadas com solo condicionado por *Sorghum bicolor*, comparado ao solo-inóculo de *S. uniflora*. Apesar de *S. bicolor* ter promovido a abundância de FMA no solo de Jazida em recuperação, as comunidades apresentaram consistentemente menor equitabilidade, comparadas a *S. uniflora*, corroborando resultados de que *S. bicolor* aumenta a densidade de glomerosporos (Allen et al. 1995; Bever et al. 1996) e diminui a equitabilidade ao longo do cultivo em casa de vegetação (Sýkorová et al. 2007). Estes resultados reforçam a ideia de que plantas podem se beneficiar mais da comunidade de FMA de outra espécie vegetal coexistente do que dela mesma (Bever 2002). Neste sentido, a produção e aplicação de solo-inóculo condicionado por *S. uniflora* pode funcionar para transportar comunidades de FMA capazes de beneficiar espécies herbáceas em projetos de restauração ecológica do semiárido brasileiro.

A equitabilidade da comunidade de FMA presente no inoculante é importante para promover FPS positivo. No nosso estudo, os solos-inóculo de *S. uniflora* e o inoculante mix apresentavam equitabilidade alta. Entretanto, apenas os solos-inóculo de *S. uniflora* aumentaram a biomassa vegetal, enquanto que o inoculante mix apresentou resultados semelhantes às plantas sem inoculação, confirmando nossa segunda hipótese. No solo, espécies de FMA com maior abundância relativa têm maior chance numérica de

estabelecer associações do que espécies com menor abundância relativa. Entretanto, as espécies diferem quanto a velocidade de germinação dos glomerosporos e estratégia de colonização radicular. Por exemplo, Hart & Reader (2002) observaram que espécies de *Glomus* (como *G. cubense*) são mais rápidas em colonizar as raízes do que espécies de *Acaulospora* apresentando também colonização mais extensiva na raiz. Então, os primeiros colonizadores tendem a dominar e a competir por espaço no córtex radicular contra espécies que colonizam posteriormente, o que configura o efeito de prioridade (Werner & Kiers 2015). Consequentemente, as funções desempenhadas pelas espécies dominantes na raiz tendem a sobressair. Caso estejam relacionadas à promoção de crescimento vegetal, os valores de FPS tendem a ser positivos, como observado por Bennett & Bever (2007) e Crossay et al. (2019). A equitabilidade dos solos-inóculos de *S. uniflora* pode ter diminuído a força do efeito de prioridade, e somado a preservação da adaptação local pela metodologia adotada, pode ter permitido que FMA com função promotora de crescimento colonizassem as raízes das espécies vegetais testadas, especialmente *S. galherensis* e *R. echinus*, que apresentaram incrementos substanciais na biomassa. Por tanto, no contexto de restauração ecológica, a aplicação de inoculantes nativos com comunidades mais equitativas devem ser priorizados em detrimento de inoculantes compostos por isolados com baixa adaptação às condições alvo da inoculação.

A origem do solo interferiu na estrutura das comunidades de FMA e alterou os níveis de biomassa vegetal dependendo da espécie herbácea testada. Nós podemos confirmar a previsão da terceira hipótese no tocante à comunidade de FMA. Possivelmente, a condição estressante presente no solo de Jazida

filtrou espécies tolerantes à condição de degradação. Por exemplo, um isolado de *P. occultum* manteve a colonização e promoveu crescimento em *Citrus tangerine*, mesmo sob elevada salinidade (Wu et al. 2010). Esta espécie já foi reportada em condições estressantes similares no semiárido brasileiro, como em áreas degradadas por mineração de calcário (Teixeira-Rios et al. 2013) e gesso (Mergulhão et al. 2010), bem como em áreas propensas a desertificação no semiárido mediterrâneo (Ferrol et al. 2004). *Glomus cubense* também foi registrado no solo de Jazida em recuperação e já foi relacionado com o aumento de concentração de fósforo no tecido de espécies leguminosas (Klabi et al. 2014) e com o aumento da produtividade de diferentes culturas agrícolas como banana, mandioca e forragens na região tropical (Cañizares et al. 2016; Martín et al. 2017; Joao et al. 2017; Morejón et al. 2017; Rosales et al. 2017). O solo-inóculo originado da área de vegetação remanescente apresentou maior riqueza e número de glomerosporos, comparado com solo da área em recuperação. No entanto, algumas espécies nem sempre estão associadas ao aumento da resposta vegetal, como *Acaulospora morrowiae* (Zanchi et al. 2021), ou podem ser úteis para o controle biológico como *Entrophospora infrequens* em soja atacada por patógenos bacterianos (Malik et al. 2016). Apesar dessas mudanças nas comunidades de FMA, a intensidade do FPS variou de acordo com a origem do inoculante. Diversos estudos têm mostrado a relevância de inocular solo com comunidades nativas de FMA ao invés de inoculantes comerciais (Maltz & Tresseder 2015; Neuenkamp et al. 2019). Os nossos resultados sugerem que o inoculante mix de isolados de FMA pode não ser uma alternativa para aumentar a biomassa vegetal, divergindo do encontrado por Koziol et al. (2021). É interessante notar que FMA nativos são capazes de beneficiar uma variedade de espécies de plantas nativas, principalmente de sucessão tardia (Koziol &

Bever 2019). Outros estudos apresentam aumento de biomassa e sobrevivência em plantas inoculadas com solo originado de remanescentes de vegetação (Wubs et al. 2016; Smith et al. 2018). Por outro lado, na maioria das vezes, nossos resultados mostram melhor desempenho ao inocular com solo-inóculo originado da Jazida em recuperação, por exemplo para *M. suaveolens*, *S. uniflora* e *S. galherensis* (plantas de início de sucessão), corroborando resultados registrados por Wubs et al (2019). Estudos futuros devem investigar como plantas de sucessão inicial e tardia respondem à inoculação com seus respectivos solos em condições de campo.

Plantas compensaram o baixo percentual de colonização radicular por FMA investindo em atributos funcionais de aquisição de recursos, confirmando nossa quarta hipótese. Nossos resultados corroboram com o padrão de que plantas investem menos em busca ativa de nutrientes no solo (menor SRL) quando tem maior percentual de colonização (Sweeney et al. 2021). Nós também encontramos esta resposta para SLA, diferente dos resultados encontrados por Semchencko et al. (2018) e Cortois et al. (2016). Em geral, as plantas testadas acumularam mais biomassa na parte aérea do que na raiz, ao contrário do esperado, uma vez que plantas arbóreas do mesmo sistema de estudo tendem a alocar mais biomassa nas raízes (Teixeira et al. 2020). Certamente esta divergência ocorre por se tratar de plantas herbáceas anuais que tendem a direcionar recursos para reprodução no período chuvoso. Sendo assim, esperávamos que plantas com maior colonização investissem ainda mais biomassa na parte aérea. No entanto, a inoculação com FMA nativos aumentou a colonização radicular das plantas, que por sua vez acumularam mais biomassa nas raízes. Este fato pode ser decorrente da baixa disponibilidade de nutrientes (principalmente $P = 0,10 \text{ mg.dm}^{-3}$) no solo de background, direcionando a

interação planta-FMA à busca ativa de nutrientes no solo. Este cenário pode refletir em benefícios para recuperação de um solo degradado, pois o aumento conjunto da colonização por FMA e da produção de raízes podem impulsionar a entrada de carbono no solo (Rillig et al. 2001), promovendo o fluxo de nutrientes e energia entre diferentes níveis tróficos (Antunes & Koyama 2017). Dessa maneira, as condições edáficas podem ser melhoradas promovendo o estabelecimento de outras espécies vegetais e contribuindo para o avanço sucessional e o sucesso de programas de restauração ecológica.

Nosso estudo sugere a importância de incorporar estratégias para preservar a adaptação local durante a produção de inoculantes visando aplicação em projetos de restauração. Três aspectos foram considerados e corroborados, 1) as previsões de adaptação local das comunidades de FMA, solo e planta (Rúa et al. 2016), 2) a escolha do inoculante nativo em detrimento do comercial ou de isolados de FMA (Maltz & Treseder 2015) e 3) o estabelecimento de um modelo de manipulação de FMA em projetos de restauração ecológica (Asmelash et al. 2016). O sucesso da estratégia adotada foi influenciado pela escolha da técnica de cultivo (cultura armadilha com solo nativo ao invés de isolados de FMA), e do hospedeiro pertencer a flora nativa (*S. uniflora* ao invés de *S. bicolor*). Estas decisões podem favorecer a adaptação do inoculante àquelas condições presentes no solo alvo da recuperação e intensificar o acúmulo de biomassa vegetal em plantas de início de sucessão, mesmo em um solo severamente degradado.

3.7. AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Ministério do Desenvolvimento Regional pelo financiamento. À rede de sementes do PISF, pela doação de sementes usadas neste experimento.

Agradecemos a toda equipe do Núcleo de Ecologia e Monitoramento Ambiental (NEMA <http://www.nema.univasf.edu.br/sementes/>) e do Laboratório de Microbiologia da Univasf. Agradecemos a Leonardo Henrique Teixeira, Francisco Aadriano de Souza, Danielle Karla da Silva, Matheus da Silva Ast, Lorena Campos Cruz por discutirem a primeira versão do manuscrito. A Antônio Pedro de Lima, Cleildes Ferreira Araújo, Eryhudson Pereira da Silva por participarem da coleta de dados. A Laiza de Carvalho Lima, Maria Clara Neves e Thaynnara Marques Araújo Martins pela colaboração durante a montagem e manutenção dos experimentos. Agradecemos a Felipe Pereira Marinho, Guilherme Gerhardt Mazzochini pelas contribuições nas análises estatísticas.

Contribuições dos autores

ASM, AMYM e RGR conceberam as idéias; ASM, AMYM, DCMV, FS projetaram a metodologia; ASM, ESD e JCS coletaram os dados; ASM e BTG identificaram os glomerosporos; ASM analisou os dados; ASM, ESD e JCS lideraram a redação do manuscrito. Todos os autores contribuíram criticamente para os rascunhos e deram a aprovação final para publicação.

3.8. REFERÊNCIAS

- Asmelash, F., Bekele, T., & Birhane, E. (2016). The potential role of arbuscular mycorrhizal fungi in the restoration of degraded lands. *Frontiers in Microbiology*, 7(1095), 1–15. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01095>
- Bates, D., Kliegl, R., Vasisht, S., & Baayen, H. (2015). Parsimonious Mixed Models. arXiv: Methodology. Retrieved from <http://arxiv.org/abs/1506.04967>
- Bauer, J. T., Koziol, L., & Bever, J. D. (2020). Local adaptation of mycorrhizae communities changes plant community composition and increases aboveground productivity. *Oecologia*, 192, 735–744. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04598-9>

- Bauer, J. T., Mack, K. M. L., & Bever, J. D. (2015). Plant-soil feedbacks as drivers of succession: Evidence from remnant and restored tallgrass prairies. *Ecosphere*, 6(9), 1-15. <https://doi.org/10.1890/ES14-00480.1>
- Bennett, J. A., & Klironomos, J. (2019). Mechanisms of plant–soil feedback: interactions among biotic and abiotic drivers. *New Phytologist*, 222(1), 91–96. <https://doi.org/10.1111/nph.15603>
- Bever, J. D. (2002). Negative feedback within a mutualism: Host-specific growth of mycorrhizal fungi reduces plant benefit. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269(1509), 2595–2601. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2162>
- Bever, J. D., Dickie, I. A., Facelli, E., Facelli, J. M., Klironomos, J., Moora, M., Rillig, M. C., Stock, W. D., Tibbett, M., & Zobel, M. (2010). Rooting theories of plant community ecology in microbial interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, 25(8), 468–478. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.05.004>
- Bever, J. D., Morton, J. B., Antonovics, J., & Schultz, P. A. (1996). Host-dependent sporulation and species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a mown grassland. *The Journal of Ecology*, 84(1), 71–82. <https://doi.org/10.2307/2261701>
- Brinkman, E. P., Van der Putten, W. H., Bakker, E. J., & Verhoeven, K. J. F. (2010). Plant-soil feedback: Experimental approaches, statistical analyses and ecological interpretations. *Journal of Ecology*, 98(5), 1063–1073. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01695.x>
- Cañizares, P. J. G., Pedroso, J. F. R., Espinosa, R. R., Jiménez, A. H., & Flores, G. C. (2016). Efectividad de la inoculación de hongos micorrízicos arbusculares en dos leguminosas forrajeras cultivadas en dos tipos de suelo. *Tropical Grasslands-Forrajes Tropicales*, 4(2), 82-90. [https://doi.org/10.17138/tgft\(4\)82-90](https://doi.org/10.17138/tgft(4)82-90)
- Cortois, R., Schröder-Georgi, T., Weigelt, A., van der Putten, W. H., & De Deyn, G. B. (2016). Plant–soil feedbacks: role of plant functional group and plant traits. *Journal of Ecology*, 104(6), 1608–1617. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12643>
- Crossay, T., Majorel, C., Redecker, D., Gensous, S., Medevielle, V., Durrieu, G., Cavaloc, Y., & Amir, H. (2019). Is a mixture of arbuscular mycorrhizal fungi better for plant growth than single-species inoculants? *Mycorrhiza*, 29(4), 325–339. <https://doi.org/10.1007/s00572-019-00898-y>
- Ferrol, N., Calvente, R., Cano, C., Barea, J. M., & Azcón-Aguilar, C. (2004). Analysing arbuscular mycorrhizal fungal diversity in shrub-associated resource islands from a desertification-threatened semiarid Mediterranean ecosystem. *Applied Soil Ecology*, 25(2), 123–133. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2003.08.006>
- Goto, B. T., & Maia, L. C. (2006). Glomerospores: a new denomination for the spores of Glomeromycota, a group molecularly distinct from the Zygomycota. *Mycotaxon*, 96(4), 129–132.

- Kardol, P., Bezemer, T. M., & Van Der Putten, W. H. (2006). Temporal variation in plant-soil feedback controls succession. *Ecology Letters*, 9(9), 1080–1088. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00953.x>
- Klabi, R., Hamel, C., Schellenberg, M. P., Iwaasa, A., Raies, A., & St-Arnaud, M. (2014). Interaction between legume and arbuscular mycorrhizal fungi identity alters the competitive ability of warm-season grass species in a grassland community. *Soil Biology and Biochemistry*, 70, 176–182. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.12.019>
- Koziol, L., Bauer, J. T., Duell, E. B., Hickman, K., House, G. L., Schultz, P. A., Tipton, A. G., Wilson, G. W. T., Bever, J. D. (2021). Manipulating plant microbiomes in the field: Native mycorrhizae advance plant succession and improve native plant restoration. *Journal of Applied Ecology*, (January), 1–10. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14036>
- Koziol, L., & Bever, J. D. (2019). Mycorrhizal feedbacks generate positive frequency dependence accelerating grassland succession. *Journal of Ecology*, 107(2), 622–632. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13063>
- Koziol, L., Schultz, P. A., House, G. L., Bauer, J. T., Middleton, E. L., & Bever, J. D. (2018). The plant microbiome and native plant restoration: The example of native mycorrhizal fungi. *BioScience*, 68(12), 996–1006. <https://doi.org/10.1093/biosci/biy125>
- Kuťáková, E., Mészárošová, L., Baldrian, P., & Münzbergová, Z. (2020). Evaluating the role of biotic and chemical components of plant-soil feedback of primary successional plants. *Biology and Fertility of Soils*, 56(3), 345–358. <https://doi.org/10.1007/s00374-019-01425-z>
- Malik, R. J., Dixon, M. H., & Bever, J. D. (2016). Mycorrhizal composition can predict foliar pathogen colonization in soybean. *Biological Control*, 103, 46–53. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2016.08.004>
- Maltz, M. R., & Treseder, K. K. (2015). Sources of inocula influence mycorrhizal colonization of plants in restoration projects: a meta-analysis. *Restoration Ecology*, 23(5), 625–634. <https://doi.org/10.1111/rec.12231>
- Moro, M. F., Macedo, M. B., de Moura-Fé, M. M., Farias Castro, A. S., & da Costa, R. C. (2015). Vegetação, unidades fitoecológicas e diversidade paisagística do estado do Ceará. *Rodriguesia*, 66(3), 717–743. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201566305>
- Neuenkamp, L., Prober, S. M., Price, J. N., Zobel, M., & Standish, R. J. (2019). Benefits of mycorrhizal inoculation to ecological restoration depend on plant functional type, restoration context and time. *Fungal Ecology*, 40, 140–149. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2018.05.004>
- Silva, J. C., Leal, I., Tabarelli, M. (2017) Caatinga: the largest tropical dry forest region in South America (1st ed.) Springer.
- Revillini, D., Gehring, C. A., & Johnson, N. C. (2016). The role of locally adapted mycorrhizas and rhizobacteria in plant–soil feedback systems. *Functional Ecology*, 30(7), 1086–1098. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12668>

- Rillig, M. C., Wright, S. F., Nichols, K. A., Schmidt, W. F., & Torn, M. S. (2001). Large contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to soil carbon pools in tropical forest soils. *Plant and Soil*, 233(2), 167-177. <https://doi.org/10.1023/A:1010364221169>
- Rúa, M. A., Antoninka, A., Antunes, P. M., Chaudhary, V. B., Gehring, C., Lamit, L. J., Piculell, B. J., Bever, J. D., Zabinski, C., Meadow, J. F., Lajeunesse, M. J., Milligan, B. G., Karst, J., & Hoeksema, J. D. (2016). Home-field advantage? evidence of local adaptation among plants, soil, and arbuscular mycorrhizal fungi through meta-analysis. *BMC Evolutionary Biology*, 16(122), 1–15. <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0698-9>
- Semchenko, M., Leff, J. W., Lozano, Y. M., Saar, S., Davison, J., Wilkinson, A., Jackson, B. G., Pritchard, W. J., De Long, J. R., Oakley S., Mason K. E., Ostle, N., J., Baggs, E. M., Johnson, D., Fierer, N., & Bardgett, R. D. (2018). Fungal diversity regulates plant-soil feedbacks in temperate grassland. *Science Advances*, 4(11), 1-9. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aau4578>
- Silva, A. C., & Souza, A. F. (2018). Aridity drives plant biogeographical sub regions in the Caatinga, the largest tropical dry forest and woodland block in South America. *PLoS ONE*, 13(4), 1–22. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0196130>
- Socolowski, F.; Vieira, D.C.M., Souza, B. R., Melo, F. P. L., Rodrigues, R. G. (2021-in press) Restauración de la Caatinga: métodos propuestos para recuperar el más exclusivo y menos conocido ecosistema de Brasil. *Multequina - Latin American Journal of Natural Resources*.
- Sýkorová, Z., Ineichen, K., Wiemken, A., & Redecker, D. (2007). 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. <https://doi.org/10.1007/s00572-007-0147-0>
- Sweeney, C. J., de Vries, F. T., van Dongen, B. E., & Bardgett, R. D. (2021). Root traits explain rhizosphere fungal community composition among temperate grassland plant species. *New Phytologist*, 229(3), 1492–1507. <https://doi.org/10.1111/nph.16976>
- Teixeira, L. H., Oliveira, B. F., Krah, F. S., Kollmann, J., & Ganade, G. (2020). Linking plant traits to multiple soil functions in semi-arid ecosystems. *Journal of Arid Environments*, 172, 104040. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2019.104040>
- Trejo-Aguilar, D., Lara-Capistrán, L., Maldonado-Mendoza, I. E., Zulueta-Rodríguez, R., Sangabriel-Conde, W., Mancera-López, M. E., Negrete-Yankelevich S., & Barois, I. (2013). Loss of arbuscular mycorrhizal fungal diversity in trap cultures during long-term subculturing. *IMA Fungus*, 4(2), 161–167. <https://doi.org/10.5598/imafungus.2013.04.02.01>
- Van der Putten, W. H., Bardgett, R. D., Bever, J. D., Bezemer, T. M., Casper, B. B., Fukami, T., Kardol, P., Klironomos, J. N., Kulmatiski A., Schweitzer J. A., Suding K. N., Van de Voorde, T. F. J., & Wardle, D. A. (2013). Plant-

- soil feedbacks: The past, the present and future challenges. *Journal of Ecology*, 101(2), 265–276. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12054>
- Werner, G. D. A., & Kiers, E. T. (2015). Order of arrival structures arbuscular mycorrhizal colonization of plants. *New Phytologist*, 205(4), 1515–1524. <https://doi.org/10.1111/nph.13092>
- Wu, Q. S., Zou, Y. N., & He, X. H. (2010). Contributions of arbuscular mycorrhizal fungi to growth, photosynthesis, root morphology and ionic balance of citrus seedlings under salt stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 32(2), 297–304. <https://doi.org/10.1007/s11738-009-0407-z>
- Wubs, E. R. J., van Heusden, T., Melchers, P. D., & Bezemer, T. M. (2019). Soil inoculation steers plant-soil feedback, suppressing ruderal plant species. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7(451), 1–8. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00451>
- Wubs, E. R. J., Van Der Putten, W. H., Bosch, M., & Bezemer, T. M. (2016). Soil inoculation steers restoration of terrestrial Ecosystems. *Nature Plants*, 2(8), 1–5. <https://doi.org/10.1038/NPLANTS.2016.107>
- Zanchi, C. S., Batista, É. R., Silva, A. O., Barbosa, M. V., Pinto, F. A., dos Santos, J. V., & Carneiro, M. A. C. (2021). Recovering soils affected by iron mining tailing using herbaceous species with mycorrhizal inoculation. *Water, Air, and Soil Pollution*, 232(110), 1-13. <https://doi.org/10.1007/s11270-021-05061-y>

3.9. MATERIAL SUPLEMENTAR

Título: Pplanta hospedeira altera as comunidades de fungos micorrízicos nativos mudando o resultado do feedback na restauração do semiárido

Adler Santana de Medeiros^{1,3}, Julie Christine Scaloppi³, Edjane Silva Damasceno³, Bruno Tomio Goto², Daniela Cristine Mascia Vieira³, Fábio Socolowski³, Renato Garcia Rodrigues³, Adriana Mayumi Yano-Melo^{1*}

¹ Programa de Pós-Graduação em Agronomia – Produção Vegetal, Laboratório de Microbiologia, Campus Ciências Agrárias, Universidade Federal do Vale do São Francisco, Petrolina, PE, Brasil.

² Departamento de Botânica e Zoologia, Laboratório de Biologia de Micorrizas, Centro de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Lagoa Nova, Natal, RN 59072970, Brasil.

³ Núcleo de Ecologia e Monitoramento Ambiental, Campus Ciências Agrárias, Universidade Federal do Vale do São Francisco, Petrolina, PE, Brasil.

Conteúdo:

Apêndice S1: Descrição da amostragem e características do solo..... 65

Apêndice S2: Descrição da contagem e identificação das comunidades de FMA 66

Apêndice S3: Descrição do teste de germinação das sementes 72

Apêndice S4: Descrição dos atributos funcionais e parâmetros vegetais73

Tabelas 1 - 7

Figuras 1 - 4

Apêndice S1: Descrição da amostragem e características do solo

O solo foi coletado em dois ecossistemas de referência para o projeto de restauração ecológica, em maio de 2018, em uma profundidade de 0 a 20 cm. Em seguida, as amostras de solo foram secas a temperatura ambiente e transportadas para o laboratório de solos da UNIVASF. As características químicas do solo foram analisadas seguindo a metodologia descrita em Teixeira et al. (2017) (Tabela S1). São elas, pH em água (1:2,5 v:v), condutividade elétrica (CE dS/m) em extrato aquoso (1:1 v:v); concentrações de cálcio (Ca^{2+} cmolc.dm⁻³) e magnésio (Mg^{2+} cmolc.dm⁻³) trocáveis; fósforo disponível (P mg.dm⁻³), quantificado por espectrofotômetro UV-Vis; potássio (K^{+} cmolc.dm⁻³) e sódio (Na^{+} cmolc.dm⁻³) trocáveis, quantificados via espectrofotometria de chama e alumínio (Al^{3+} cmolc.dm⁻³), quantificado via titulação. Os parâmetros físicos analisados foram a granulometria (areia (%): silte (%): argila (%)), porosidade total (PT), macroporosidade (Ma) e microporosidade (Mi), e a densidade do solo (Ds) (Teixeira et al. 2017). Para calcular os valores de Ma e Mi foi usado a metodologia matemática descrita por Stolf et al. (2011).

Tabela S1. Médias das características físico-químicas dos solos amostrados em 20 pontos de Caatinga e 15 pontos de Jazida.

Origem	pH	CE	Na ⁺	K ⁺	Al ³⁺	Ca ²⁺	Mg ²⁺	P	Ds	Ma	Mi	PT	Areia	Argila	Silte
Caatinga	6,8	0,08	0,58	0,50	0,07	11,91	4,03	19,00	1,40	0,20	0,28	38	75	13	11
Jazida	6,9	0,23	1,66	0,37	0,34	15,98	4,58	14,36	1,42	0,18	0,30	36	71	10	19

Referências

Stolf, R., Thurler, Á. de M., Bacchi, O. O. S., & Reichardt, K. (2011). Method to estimate soil macroporosity and microporosity based on sand content and bulk density. *Revista Brasileira de Ciência Do Solo*, 35(2), 447–459.
<https://doi.org/10.1590/s0100-06832011000200014>

Teixeira, P. C., Donagemma, G. K., Fontana, A. & Teixeira, W. G. Manual de métodos de análise de solo. – 3. ed. rev. e ampl. – Brasília, DF: Embrapa, 2017

Apêndice S2: Descrição da contagem e identificação das comunidades de FMA

Parte do solo coletado em campo foi usado para caracterizar a comunidade de FMA. Para extração de glomerosporos, foi utilizado 50 g de solo de cada amostra de solo e submetidas ao peneiramento úmido (Gerdemann & Nicolson, 1963) e centrifugação em água e sacarose 40% (Jenkins, 1964). Os glomerosporos foram quantificados em placas de Petri com auxílio de estereomicroscópio. Em seguida, foram separados por morfotipo (cor, tamanho, forma) e fixados em lâminas com álcool polivinílico em lactoglicerol (PVLG) e PVLG adicionado ao reagente de Melzer (1:1 v/v) para determinar características fenotípicas e histoquímicas das camadas e paredes dos glomerosporos.

A identificação morfológica das espécies ocorreu baseado nos seguintes critérios. Primeiro, somente os glomerosporos que possuíam material citoplasmático intacto foram identificados. Glomerosporos sem material citoplasmático ou aparentemente parasitados por outros fungos e bactérias foram desconsiderados. Segundo, as lâminas resultantes de cada amostra de solo foram montadas com um número variável de glomerosporos, compostos por dois morfotipos no máximo, o que melhora o poder de comparação entre características morfológicas (Błaszowski et al., 2018a; Błaszowski, 2012). Por último, nós determinamos nos glomerosporos, 1) o número de paredes, 2) a organização fenotípica das camadas e paredes e se eram flexíveis, laminadas, efêmeras ou permanentes, 3) a reação ao reagente de Melzer das camadas e paredes, 4) cor e forma das paredes e camadas e dos glomerosporos ou glomerocarpos (termo

proposto por Jobim et al., 2019) e 5) se o desenvolvimento era glomoide, acaulosporoid, gigasporoid, scutellosporoid ou entrophosporoid (Oehl et al., 2011a, b; Goto et al., 2012).

Para auxiliar nas etapas descritas acima e determinar as espécies, nos baseamos em bibliografias como Schenck e Pérez (1990), Blaszkowski (2012) e materiais adicionais como o website da International Culture Collection of (Vesicular) Arbuscular Mycorrhizal Fungi (INVAM) (<http://invam.wvu.edu>) e artigos contendo descrições de espécies (Błaszowski et al., 2018a, 2018b; Błaszowski et al., 2019; Turrini et al., 2018). Nós usamos o nome genérico *Rhizoglyphus* Sieverd., G. A. Silva & Oehl ao invés de *Rhizophagus* P.A. Dang (Sieverding et al., 2014). As comunidades de FMA originadas do campo e registradas após a fase de condicionamento foram reportadas na Tabela S2.

Tabela S2. Comunidades de FMA registradas no estudo. Os números representam a contagem de glomerosporos para cada espécie das amostras coletadas em campo (50g de solo) e para as amostras da fase de condicionamento (20g de solo), foram comparadas duas origens (Caatinga, Jazida), cultivados em duas plantas hospedeiras (*Senna uniflora*, *Sorghum bicolor*), “-“ indica ausência de registro.

Espécies de FMA	Caatinga			Jazida		
	Campo	<i>S. uniflora</i>	<i>S. bicolor</i>	Campo	<i>S. uniflora</i>	<i>S. bicolor</i>
Acaulosporaceae						
<i>Acaulospora</i> sp. 2	2	3	190	2	-	-
<i>Acaulospora reducta</i> Oehl, B.T. Goto & C.M.R. Pereira	56	2	1	-	-	-
<i>Acaulospora herrerae</i> Furrázola, B.T.Goto, G.A.Silva, Sieverd. & Oehl	75	1	2	1	-	-
<i>Acaulospora</i> sp. 3	-	1	1	-	-	-
<i>Acaulospora morrowiae</i> Spain & N.C. Schenck	2	1	-	-	1	-
<i>Acaulospora alpina</i> Oehl, Sýkorová & Sieverd.	2	-	1	2	-	-
<i>Acaulospora excavata</i> Ingleby & C. Walker	3	-	1	-	-	-
<i>Acaulospora scrobiculata</i> Trappe	12	-	1	1	-	-
<i>Acaulospora</i> sp. 1	1	4	-	-	-	-
<i>Acaulospora rehmii</i> Sieverd. & S. Toro	1	-	-	1	-	-
<i>Acaulospora spinosissima</i> Oehl, Palenz., Sánchez-Castro, Tchabi, Hount. & G. A. Silva	6	-	-	-	-	-
<i>Acaulospora denticulata</i> Sieverd. & S. Toro	1	-	-	-	-	-
<i>Acaulospora sieverdingii</i> Oehl, Sýkorová & Błaszcz.	3	-	-	-	-	-
<i>Acaulospora laevis</i> Gerd. & Trappe	1	-	-	-	-	-
Ambisporaceae						
<i>Ambispora appendicula</i> (Spain, Sieverd., N.C. Schenck) C. Walker	28	4	-	-	-	-
<i>Ambispora gerdemannii</i> (S.L. Rose, B.A. Daniels & Trappe) C. Walker, Vestberg & A. Schüssler	1	-	-	-	-	-
Entrophosporaceae						
<i>Entrophospora infrequens</i> (I.R. Hall) R.N. Ames & R.W. Schneid.	31	2	1	1	-	-
<i>Claroideoglo mus claroideum</i> (N.C. Schenck & G.S. Sm.) C. Walker & A. Schüssler	1	-	-	-	-	-
Gigasporaceae						
<i>Gigaspora decipiens</i> I.R. Hall & L.K. Abbott	3	-	3	3	-	-

Espécies de FMA	Caatinga			Jazida		
	Campo	S. uniflora	S. bicolor	Campo	S. uniflora	S. bicolor
<i>Gigaspora albida</i> N.C. Schenck & G.S. Sm.	10	-	-	1	-	-
<i>Gigaspora margarita</i> W.N. Becker & I.R. Hall	6	-	-	-	-	-
Glomeraceae						
<i>Glomus trufemii</i> B.T. Goto, G. A. Silva & Oehl	208	5	10	4	5	-
<i>Glomus cubense</i> Y. Rodr. & Dalpé	-	-	-	-	2	165
<i>Glomus glomerulatum</i> Sieverd.	41	1	1	-	-	-
<i>Funneliformis mosseae</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) C. Walker & A. Schüssler	-	1	1	13	-	-
<i>Simiglomus hoi</i> (S.M. Berch & Trappe) G.A. Silva, Oehl & Sieverd.	-	2	-	-	-	-
<i>Glomus macrocarpum</i> Tul. & C. Tul.	-	3	-	-	-	-
<i>Glomus microcarpum</i> Tul. & C. Tul.	10	-	-	-	-	-
<i>Glomus brohultii</i> Sieverd. & Herrera	4	-	-	14	-	-
<i>Glomus ambisporum</i> G.S. Sm. & N.C. Schenck	14	-	-	-	-	-
<i>Glomus spinuliferum</i> Sieverd. & Oeh	2	-	-	-	-	-
<i>Glomus glomerulatum</i> Sieverd.	41	-	-	-	-	-
<i>Septoglomus furcatum</i> Błaszcz., Chwat & Kovács, Ryszka	110	4	-	1	-	-
<i>Septoglomus titan</i> B.T. Goto & G.A. Silva	1	-	-	-	-	-
<i>Septoglomus</i> sp. 1	4	-	-	-	-	-
<i>Glomus</i> sp. 1	51	2	-	1	-	-
<i>Glomus</i> sp. 2	-	-	3	-	-	-
<i>Glomus</i> sp. 3	-	-	2	-	-	-
<i>Sclerocystis sinuosa</i> Gerd. & B.K. Bakshi	22	-	1	8	-	-
<i>Sclerocystis coremioides</i> Berk. & Broome	4	-	-	-	-	-
<i>Dominikia</i> sp. 1	-	-	1	-	-	-
<i>Rhizoglomus aggregatum</i> (N.C. Schenck & G.S. Sm.) Sieverd., G.A. Silva & Oehl	174	-	4	24	-	-
<i>Rhizoglomus</i> sp.	3	-	-	-	-	-
<i>Rhizoglomus vesiculiferum</i> (Thaxt.) Błaszcz., Kozłowska, Niezgoda, B.T.Goto & Dalpé	2	-	-	-	-	-
Intraornatosporaceae						
<i>Intraornatospora intraornata</i> (B.T. Goto & Oehl) B.T. Goto, Oehl & G.A. Silva	5	-	-	-	-	-
Pacisporaceae						
<i>Pacicspora</i> sp.	3	-	-	-	-	-

Espécies de FMA	Caatinga			Jazida		
	Campo	S. uniflora	S. bicolor	Campo	S. uniflora	S. bicolor
Paraglomeraceae						
<i>Paraglomus occultum</i> (C. Walker) J.B. Morton & D. Redecker	5	1	30	6	4	2
<i>Paraglomus brasilianum</i> (Spain & J. Miranda) J.B. Morton & D. Redecker	-	1	1	-	-	-
<i>Paraglomus pernambucanum</i> Oehl, C.M. Mello, Magna & G.A. Silva	8	-	-	4	-	-
<i>Paraglomus</i> sp. 1	-	1	-	-	-	-
Racocetraceae						
<i>Racocetra fulgida</i> (Koske & C. Walker) Oehl, F.A. de Souza & Sieverd.	3	-	2	2	-	-
<i>Racocetra gregaria</i> (N.C. Schenck & T.H. Nicolson) Oehl, F.A. de Souza & Sieverd.	-	-	-	1	-	-
Dentiscutataceae						
<i>Dentiscutata</i> sp. 1	-	-	1	-	-	-
Diversisporaceae						
<i>Sieverdingia tortuosa</i> (N.C. Schenck & G.S. Sm.) Błaszcz., Niezgoda & B.T. Goto	2	-	-	-	-	-
<i>Diversispora</i> sp.	12	-	-	-	-	-
Scutellosporaceae						
<i>Scutellospora aurigloba</i> (I.R. Hall) C.Walker & F.E. Sanders	6	-	2	-	-	-
<i>Scutellospora</i> sp. 1 (hialino)	8	-	-	-	-	-
<i>Scutellospora</i> sp. 2 (verruca)	1	-	-	-	-	-
Soma nº de glomerosporos	989	39	260	90	12	167
Riqueza de espécies	46	18	22	19	4	2
Equitabilidade de Pielou	0,71	0,94	0,38	0,80	0,89	0,09

Referências

Błaszczowski, J., 2012. Glomeromycota. – W. Szafer Institute of Botany. Polish Academy of Sciences, Kraków.

Błaszczowski, J., Kozłowska, A., Niezgoda, P., Goto, B.T., Dalpé, Y. (2018a). A new genus, *Oehlia* with *Oehlia diaphana* comb. nov. and an emended description of *Rhizoglomus vesiculiferum* comb. nov. in the Glomeromycotina. *Nova Hedwigia* 107, 501–518.

https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2018/0488

- Błaszowski, J., Niezgoda, P., Goto, B.T., Kozłowska, A. (2018b). *Halonatospora* gen. nov. with *H. pansihalos* comb. nov. and *Glomus bareae* sp. nov. (Glomeromycota; Glomeraceae). *Botany* 96, 737–748. <https://doi.org/10.1139/cjb-2018-0107>
- Błaszowski, J., Niezgoda, P., Piatek, M., Magurno, F., Malicka, M., Zubek, S., Mleczko, P., Yorou, N.S., Jobim, K., Vista, X.M., Lima, J.L.R., Goto, B.T. (2019). *Rhizoglomus dalpeae*, *R. maiae*, and *R. silesianum*, new species. *Mycologia* 1, 1–16. <https://doi.org/10.1080/00275514.2019.1654637>
- Gerdemann, J. W., & Nicolson, T. H. (1963). Spores of mycorrhizal Endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Transactions of the British Mycological Society*, 46(2), 235–244. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(63\)80079-0](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(63)80079-0)
- Goto, B.T., Jardim, J., Silva, G., Gómez, E.F., Torres-Arias, Y., Oehl, F. (2012). *Glomus trufemii* (Glomeromycetes), a new sporocarpic species from Brazilian sand dunes. *Mycotaxon* 120, 01–09. <https://doi.org/10.5248/120.1>
- Jenkins, W. R. (1964). A rapid centrifugal-flotation technique for separating nematodes from soil. *Plant Disease Reporter*, 48(9), 692.
- Jobim, K., Błaszowski, J., Niezgoda, P., Kozłowska, A., Zubek, S., Mleczko, P., Chachuła, P., Ishikawa, N.K., Goto, B.T. (2019). New sporocarpic taxa in the phylum Glomeromycota: *Sclerocarpum amazonicum* gen. et sp. nov. in the family Glomeraceae (Glomerales) and *Diversispora sporocarpia* sp. nov. in the Diversisporaceae (Diversisporales). *Mycological Progress* 18, 369–384. <https://doi.org/10.1007/s11557-018-01462-2>
- Oehl, F., Silva, G., Goto, B.T., Maia, L., Sieverding, E. (2011a). Glomeromycota: two new classes and a new order. *Mycotaxon* 116, 365–379. <https://doi.org/10.5248/116.365>
- Oehl, F., Silva, G.A., Goto, B.T., Sieverding, E. (2011b). Glomeromycota: three new genera and glomoid species reorganized. *Mycotaxon* 116, 75–120. <https://doi.org/10.5248/116.75>
- Schenck, N.C., & Pérez, Y. (1990). *Manual for the Identification of VA Mycorrhizal Fungi*. Sinergistic Publications, Gainesville.
- Sieverding, E., Silva, G.A., Berndt, R., Oehl, F. (2014) *Rhizoglomus*, a new genus of the Glomeraceae. *Mycotaxon* 129 (2), 373–386. <https://doi.org/10.5248/129.373>
- Turrini, A., Saran, M., Giovannetti, M., Oehl, F. (2018). *Rhizoglomus venetianum*, a new arbuscular mycorrhizal fungal species from a heavy metal-contaminated site, downtown Venice in Italy. *Mycol. Prog.* 17, 1213–1224. <https://doi.org/10.1007/s11557-018-1437-y>

Apêndice S3: Descrição do teste de germinação das sementes

As sementes foram coletadas manualmente, secas, beneficiadas e armazenadas em câmara fria a 5° C. Os testes foram realizados em quatro repetições com 25 sementes (BRASIL, 2009) em B.O.D. (biochemical oxygen demand), incubadas com um fotoperíodo de 12/12 h (luz branca com densidade de fluxo de fótons de 30 W/ m²) claro/ escuro, a 25 ° C, por quatro dias.

Tabela S3. Características dos lotes de sementes utilizados no experimento. Percentual de germinação (G %), Teor de água (U %).

Família	Espécie	G (%)	U (%)	Data da coleta	Latitude	Longitude
Malvaceae	<i>Sida galheirensis</i>	81	8,08	06/04/2017	-8.14156429	-39.2258419
Lamiaceae	<i>Rhaphiodon echinus</i>	85	5,21	07/10/2019	-10.9666806	-38.8779749
Lamiaceae	<i>Mesosphaerum suaveolens</i>	70	7,09	23/08/2019	-6.6507234	-38.1116425
Fabaceae	<i>Senna uniflora</i>	96	9,31	01/10/2019	-10.1141873	-38.2947312

Referências

BRASIL. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. Secretaria de Defesa Agropecuária. Regras para análise de sementes. Brasília: MAPA/ACS, 2009. 399p.

Apêndice S4: Descrição dos atributos funcionais e parâmetros vegetais

Ao final da fase de *feedback* (90 dias) as plantas foram removidas da casa de vegetação por bloco experimental. As descrições funcionais de cada atributo estão disponíveis na Tabela S3. A taxa de crescimento relativo (RGR) foi calculada com a altura das plantas (até o meristema apical) aos 50 e aos 90 dias após a inoculação (Pérez-Harguindeguy et al. 2016). Também foram mensurados o diâmetro a altura do solo (DAS), número de folhas e o teor de clorofila (média de três folhas por planta), usando o ClorofiLog - Falker (CFL 1030).

A área foliar específica (SLA) se relaciona diretamente com a taxa fotossintética da folha e crescimento relativo da planta (Cornelissen et al. 2003). Foi avaliada a partir de três folhas jovens completamente expandidas de cada espécie em cada tratamento de inoculação. A área de cada folha (sem o pecíolo) foi mensurada com o medidor de área foliar - ADC BioScientific Ltd (Area Meter AM300). Em seguida, as folhas foram secas em estufa por pelo menos 72h a 65 °C para pesagem da biomassa. O SLA foi calculado pela relação entre área foliar (mm²) e a biomassa seca (mg⁻¹) de cada folha (Pérez-Harguindeguy et al. 2016).

A medida de comprimento específico radicular (SRL) está relacionada a maior capacidade de absorção de água e nutrientes do solo (Cornelissen et al. 2003). Foi mensurada em três raízes finas (< 2 mm) por planta. As raízes foram lavadas em água corrente sob uma peneira (malha 4 mm) para evitar a perda de raízes durante a remoção do solo. O SRL foi calculado pela relação entre o comprimento de cada raiz (cm) e sua massa seca (g) (Cornelissen et al. 2003).

A biomassa total seca das plantas foi mensurada sob as mesmas condições citadas para SLA (incluindo a massa registrada para SRL e SLA) e com os valores calculamos a relação raiz parte aérea (Raiz: Parte aérea), que indica o quanto de

biomassa está investida em raízes para cada unidade de parte aérea (Markesteyn & Poorter 2009).

A colonização radicular (%) por FMA foi calculada com outra porção de raízes finas (0,5 g de cada indivíduo). Seguindo a metodologia proposta por Phillips e Hayman (1970 - modificado), as raízes foram clareadas com KOH 10% por 24h em temperatura ambiente, e posteriormente em uma solução de KOH 10% + H₂O₂ 10% (1:1 v:v) por 20 min para *R. echinus*, *M. suaveolens*, *S. galherensis* e uma hora para *S. uniflora*. Em seguida, as raízes foram acidificadas em HCl 1% por 5 min, e coradas com solução de azul de Trypan (0,05%) por mais 24h em temperatura ambiente. Após o processamento, a colonização micorrízica foi avaliada utilizando o método de interseção dos quadrantes (Giovannetti & Mosse 1980).

Referências

- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P. B., ter Steege, H., Morgan, H. D., van der Heijden, M. G. A., Pausas J. G. & Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51(4), 335–380. <https://doi.org/10.1071/BT02124>
- Giovannetti, M., & Mosse, B. (1980). An evaluation of techniques for measuring vesicular arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytologist*, 84(3), 489–500. <http://www.jstor.org/stable/2432123>
- Markesteyn, L., & Poorter, L. (2009). Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. *Journal of Ecology*, 97(2), 311–325. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01466.x>
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M. S., Cornwell, W. K., Craine, J. M., Gurvich, D. E., Urcelay, C., Veneklaas, E. J., Reich, P. B., Poorter, L., Wright, I. J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J. G., de Vos, ..., & Cornelissen, J. H. C. (2016). Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 64(8), 715-716. https://doi.org/10.1071/BT12225_CO
- Phillips, J.M., & Hayman, D.S. (1970). Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society* 55, 58–161. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(70\)80110-3](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(70)80110-3)

Teixeira, L. H., Oliveira, B. F., Krah, F. S., Kollmann, J., & Ganade, G. (2020). Linking plant traits to multiple soil functions in semi-arid ecosystems. *Journal of Arid Environments*, 172, 104040.
<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2019.104040>

Tabela S4. Descrição dos atributos funcionais mensurados após o experimento, a função desempenhada, as fórmulas para cálculo e as referências são mostradas.

Atributo funcional	Abreviação	Cálculo	Função desempenhada	Descrição	Referências
Área Foliar Específica	SLA	$SLA = \frac{\text{área da folha fresca (mm}^2\text{)}}{\text{peso seco da folha (mg)}}$	Relacionada diretamente com a taxa fotossintética da folha e com a taxa de crescimento relativo da planta	Espécies de semiárido crescendo em solo com baixa concentração de P podem apresentar folhas pequenas com valores baixos de SLA	Cornelissen et al. (2003); Pérez-Harguindeguy et al. (2013); ³ Poorter, Remkes (1990)
Comprimento o Específico da Raiz	SRL	$SRL = \frac{\text{comprimento da raiz fina (cm)}}{\text{peso seco da raiz fina (g)}}$	Relacionado a maior capacidade de absorção de água e nutrientes no solo e menor associação com fungos micorrízicos arbusculares	Espécies herbáceas podem apresentar raízes finas e alongadas com alto SRL	Cornelissen et al. (2003); Pérez-Harguindeguy et al. (2013)
Relação Raiz Parte aérea	RPA	$RPA = \frac{\text{biomassa seca da raiz}}{\text{biomassa seca da parte aérea}}$	Indica o quanto de carbono é investido em raiz para aumentar uma unidade na parte aérea	Espécies de semiárido tendem a apresentar mais investimento em biomassa radicular do que biomassa aérea.	Markesteyn and Poorter (2009); Teixeira et al. (2020)
Taxa Relativa de Crescimento	RGR	$RGR = \frac{\ln M2 - \ln M1}{t2 - t1}$	Indica a velocidade de crescimento vegetal em determinado espaço de tempo de crescimento	Espécies herbáceas de início de sucessão tendem a apresentar maior RGR	Pérez-Harguindeguy et al. (2013)

Tabela S5. Tabela de ANOVA fatorial gerada a partir do modelo linear generalizado ajustado com erro de Poisson para investigar o efeito da interação entre a origem do solo e a planta hospedeira no número de glomerosporos e na riqueza de espécies de FMA.

Número de glomerosporos						Riqueza de espécies					
	Gl	Desvio	Gl. Desvio	Desvio. Resid.	Pr(>Chi)		Gl	Desvio	Gl. Desvio	Desvio. Resid.	Pr(>Chi)
Origem	1	235,294	10	862,462	<0,0001	Origem	1	65,991	10	9,521	<0,0001
Hospedeiro	1	508,704	9	353,758	<0,0001	Hospedeiro	1	4,694	9	4,827	0,0303
Origem x Hospedeiro	1	55,028	8	298,730	<0,0001	Origem x Hospedeiro	1	0,003	8	4,824	0,9575
Resíduos			11	1097,756		Resíduos			11	75,512	

Tabela S6. Tabela de ANOVA fatorial a partir do modelo linear misto que investigou o efeito da interação entre a origem do solo e a planta hospedeira no Feedback planta-solo não esterilizado sem inoculação (plantas controle) e Feedback planta-solo não esterilizado com inoculação (plantas inoculadas com mix).

Feedback Planta Solo não esterilizado sem inoculação				Feedback Planta Solo não esterilizado com inoculação			
	GI	X ²	Pr(>X ²)		GI	X ²	Pr(>X ²)
Origem	1	0.365	0.5457	Origem	1	0.708	0.4001
Hospedeiro	1	5.201	0.0226	Hospedeiro	1	4.199	0.0405
Espécie	3	18.859	0.0003	Espécie	3	10.152	0.0173
Origem x Hospedeiro	1	0.421	0.5165	Origem x Hospedeiro	1	0.376	0.5396
Origem x Espécie	3	8.101	0.0440	Origem x Espécie	3	9.655	0.0217
Hospedeiro x Espécie	3	1.356	0.7159	Hospedeiro x Espécie	3	1.113	0.7739
Origem x Hospedeiro x Espécie	3	2.371	0.4990	Origem x Hospedeiro x Espécie	3	2.476	0.4796

Tabela S7. Parâmetros vegetais (média ± d.p.) testados através de LMMs para cada espécie individualmente em resposta aos tratamentos de inoculação (controle - plantas não inoculadas, mix - mistura de isolados de FMA, inoculantes produzidos com um solo proveniente de áreas de jazida em recuperação e de remanescente de Caatinga multiplicados em vasos com *S. uniflora*, e inoculantes produzidos com um solo proveniente de jazida e de Caatinga multiplicados em vasos com *S. bicolor*. Os asteriscos (*) representam valores de $p < 0.05$.

<i>Senna uniflora</i>						
Variável resposta	Controle	Mix	Jazida/ <i>Senna</i>	Caat./ <i>Senna</i>	Caat/Sorgo	Jazida/Sorgo
Clorofila total	60,8 ± 1,8	60,5 ± 5,8	60,5 ± 4,2	60,0 ± 1,7	61,2 ± 5,1	60,3 ± 3,2
Colonização (%) *	77,0 ± 20,8	70,4 ± 25,9	78,8 ± 4,9	65,0 ± 6,6	59,6 ± 12,8	65,0 ± 24,3
RGR (cm.cm ⁻¹ .mês ⁻¹)	0,07 ± 0,01	0,09 ± 0,01	0,07 ± 0,01	0,09 ± 0,01	0,08 ± 0,01	0,08 ± 0,01
DAS (mm) *	2,7 ± 0,2	2,2 ± 0,3	2,3 ± 0,1	1,9 ± 0,1	2,0 ± 0,1	2,4 ± 0,4
Nº de folhas	8,0 ± 0,0	7,6 ± 0,5	8,2 ± 0,8	7,2 ± 0,8	7,6 ± 0,9	8,0 ± 0,7
Parte aérea (g)	1,7 ± 0,2	1,4 ± 0,2	1,6 ± 0,2	1,1 ± 0,5	1,1 ± 0,2	1,4 ± 0,7
Raiz (g)	2,2 ± 0,5	1,7 ± 0,2	2,1 ± 0,4	1,2 ± 0,6	1,4 ± 0,6	1,7 ± 1,0
Raiz: Parte aérea	1,2 ± 0,2	1,3 ± 0,3	1,3 ± 0,2	1,1 ± 0,6	1,3 ± 0,4	1,1 ± 0,4
SLA (mm.mg ⁻¹)	17,3 ± 2,2	19,4 ± 3,8	17,9 ± 3,3	20,5 ± 4,8	20,8 ± 1,2	17,8 ± 2,7
SRL (cm.g ⁻¹)	5121,1 ± 1289,8	3874 ± 1090,5	3567,6 ± 640,2	5168,9 ± 501,1	4794,1 ± 1646,3	4550,7 ± 973,2

Mesosphaerum suaveolens

Variável resposta	Controle	Mix	Jazida/Senna	Caat./Senna	Caat/Sorgo	Jazida/Sorgo
Clorofila total	46,6 ± 3,6	44,9 ± 5,2	47,4 ± 1,9	45,9 ± 3,1	42,8 ± 3,6	43,14 ± 1,4
Colonização (%) *	49,8 ± 11,5	67,7 ± 12,1	77,2 ± 3,8	63,0 ± 11,7	73,6 ± 13,7	71,8 ± 13,2
RGR (cm.cm ⁻¹ .mês ⁻¹)	0,14 + 0,01	0,10 + 0,01	0,07 + 0,01	0,10 + 0,01	0,10 + 0,01	0,08 + 0,01
DAS (mm)	2,2 ± 0,1	2,4 ± 0,1	2,6 ± 0,2	2,5 ± 0,5	2,2 ± 0,3	2,5 ± 0,3
Nº de folhas	10,0 ± 2,2	12,7 ± 3,5	13,2 ± 1,3	9,7 ± 1,7	10,4 ± 0,9	10,6 ± 2,4
Parte aérea (g) *	0,9 ± 0,3	1,1 ± 0,5	2,1 ± 0,5	1,3 ± 0,5	1,0 ± 0,1	1,5 ± 0,4
Raiz (g) *	0,6 ± 0,2	1,0 ± 0,5	2,0 ± 0,8	1,4 ± 0,7	1,0 ± 0,2	1,2 ± 0,3
Raiz: Parte aérea *	0,7 ± 0,1	0,9 ± 0,1	1,0 ± 0,3	1,0 ± 0,2	1,0 ± 0,3	0,8 ± 0,1
SLA (mm.mg ⁻¹)	23,1 ± 6,6	26,5 ± 4,2	20,8 ± 4,0	20,3 ± 2,4	22,9 ± 7,1	23,1 ± 4,4
SRL (cm.g ⁻¹)	7683,9 ± 3036,7	8974,6 ± 4661,0	6112 ± 3459,5	7481,4 ± 2316,5	5575,5 ± 1277,5	5473,4 ± 1723,4

Rhaphiodon echinus

Variável resposta	Controle	Mix	Jazida/Senna	Caat./Senna	Caat/Sorgo	Jazida/Sorgo
Clorofila total *	55,8 ± 5,1	54,1 ± 4,3	53,24 ± 3,2	50,6 ± 4,0	55,3 ± 6,3	52,0 ± 6,6
Colonização (%) *	51,6 ± 17,6	47,3 ± 9,3	75 ± 6,1	76,8 ± 11,1	63,6 ± 21,3	57,8 ± 22,9
RGR (cm.cm ⁻¹ .mês ⁻¹)	0,13 + 0,01	0,15 + 0,01	0,15 + 0,01	0,08 + 0,01	0,15 + 0,01	0,14 + 0,01
DAS (mm) *	2,4 ± 0,7	1,8 ± 0,2	2,0 ± 0,4	2,9 ± 0,3	2,3 ± 0,6	2,3 ± 0,5
Nº de folhas *	31,4 ± 19,6	25,8 ± 13,4	34,4 ± 7,4	55,4 ± 11,1	40,6 ± 18,7	38,2 ± 22,5
Parte aérea (g) *	1,4 ± 1,0	1,1 ± 0,5	1,3 ± 0,3	2,8 ± 0,5	1,8 ± 1,0	1,6 ± 0,5
Raiz (g) *	0,8 ± 0,5	0,6 ± 0,4	1,1 ± 0,5	2,7 ± 1,1	1,6 ± 1,1	0,7 ± 0,4
Raiz: Parte aérea *	0,6 ± 0,3	0,5 ± 0,2	0,8 ± 0,3	1,0 ± 0,3	0,8 ± 0,3	0,4 ± 0,2
SLA (mm.mg ⁻¹)	17,6 ± 3,1	17,4 ± 4,0	19,0 ± 3,2	17,1 ± 2,0	16 ± 4,1	21,9 ± 5,1
SRL (cm.g ⁻¹)	6503,5 ± 1345,0	7151,4 ± 4092,4	6071,5 ± 1614,8	5226,0 ± 1344,2	5986,7 ± 934,5	6926,5 ± 1939,7

Sida galherensis

Variável resposta	Controle	Mix	Jazida/Senna	Caat./Senna	Caat/Sorgo	Jazida/Sorgo
Clorofila total	45,9 ± 0,4	47,0 ± 2,4	47,24 ± 4,4	39,9 ± 0	50,4 ± 4,5	46,9 ± 6,1

Colonização (%) *	63 ± 5,7	58,4 ± 12,9	79,2 ± 7,6	68,0 ± 0	68,5 ± 21,9	61,25 ± 13,1
RGR (cm.cm ⁻¹ .mês ⁻¹)	0,37 ± 0,01	0,29 ± 0,01	0,16 ± 0,01	0,32 ± 0	0,24 ± 0,01	0,30 ± 0,02
DAS (mm)	2,4 ± 1,6	1,7 ± 0,2	2,1 ± 0,3	1,2 ± 0	17 ± 0,2	1,5 ± 0,7
Nº de folhas	7,0 ± 0,0	8,0 ± 1,6	8,6 ± 2,2	3,0 ± 0	7,0 ± 0,0	5,0 ± 0,8
Parte aérea (g)	0,5 ± 0,3	0,6 ± 0,2	1,2 ± 0,3	0,8 ± 0	0,4 ± 0,2	0,6 ± 0,5
Raiz (g)	0,4 ± 0,5	0,5 ± 0,3	1,3 ± 0,4	0,7 ± 0	0,3 ± 0,4	0,6 ± 0,7
Raiz: Parte aérea *	0,5 ± 0,7	0,8 ± 0,2	1,0 ± 0,2	0,9 ± 0	0,6 ± 0,6	0,6 ± 0,5
SLA (mm.mg ⁻¹)	27,7 ± 3,4	20,5 ± 3,4	20,1 ± 1,6	22,2 ± 0	19,8 ± 5,6	20,9 ± 4,6
SRL (cm.g ⁻¹)	11053,2 ± 7526,1	5473,3 ± 896,3	5085,4 ± 1110,0	7761,7 ± 0	6425,5 ± 1545,8	6819,9 ± 1070,5



Figura S1. Casa de vegetação do laboratório de microbiologia. a) bloco experimental da fase de feedback, em b) vista externa para ilustrar a cobertura com um telhado de fibra de vidro translúcido que evita a contaminação entre os vasos devido a precipitação e c) vista interna para ilustrar a tela de sombreamento que reduz a luminosidade cerca de 50%. Durante o período de crescimento a temperatura interna média diária foi de 35 °C, mínima de 28 °C e máxima de 44 °C. A umidade relativa do ar interna variou entre a mínima de 15 % e máxima de 48 %, com uma média de 34 %.

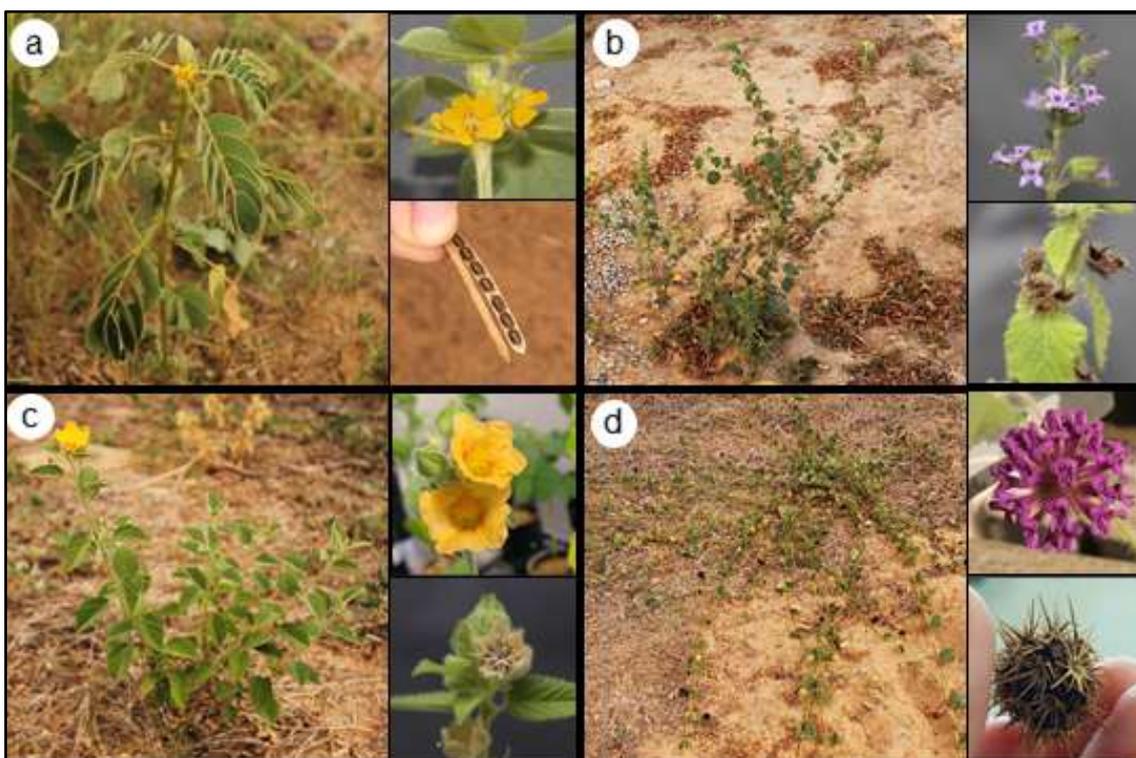


Figura S2. Fotos de indivíduos, flores e frutos das espécies herbáceas utilizadas na fase de feedback. Em a) *Senna uniflora*, b) *Mesosphaerum suaveolens*, c) *Sida galherensis* e d) *Rhipiodon echinus*.

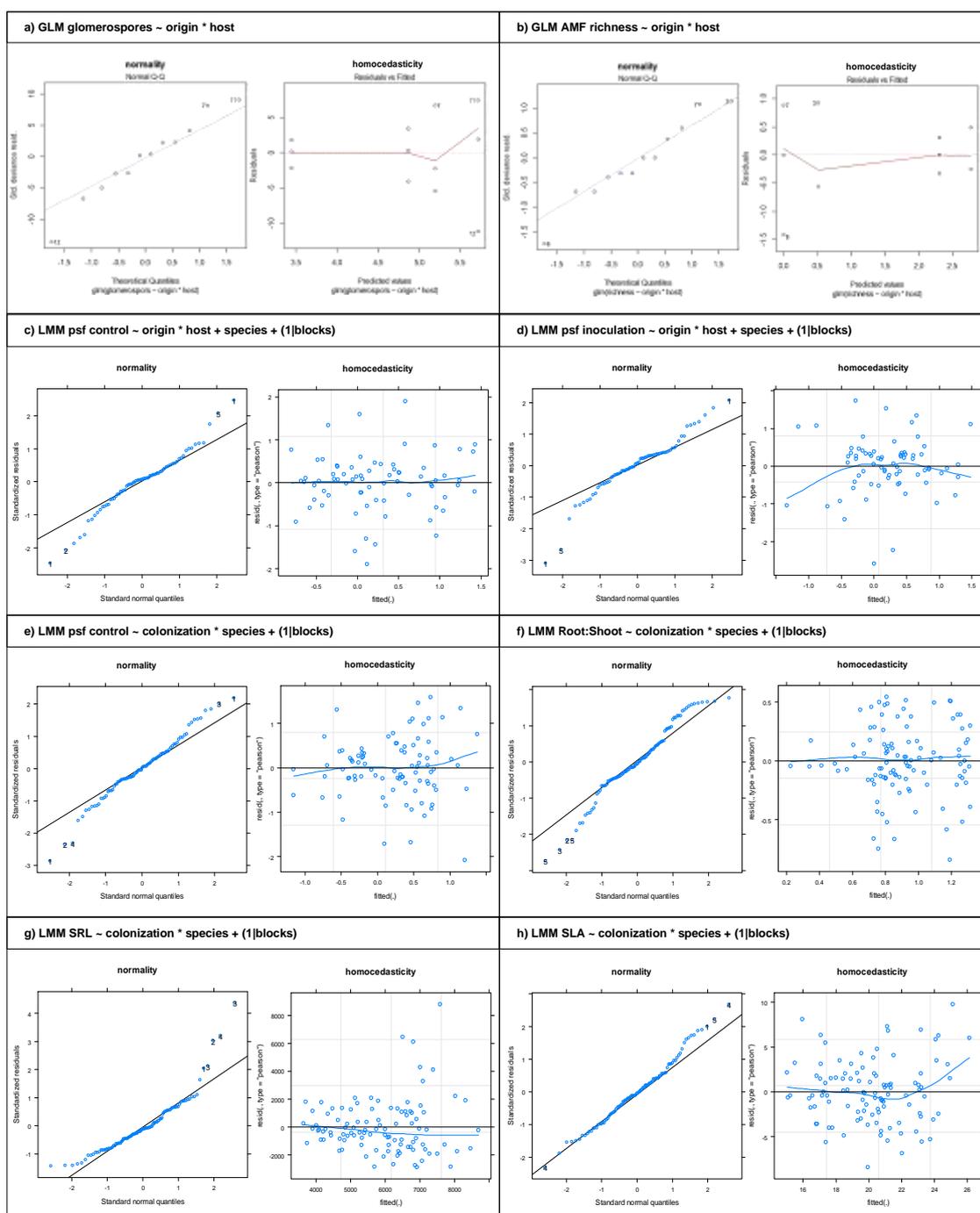


Figura S3. Diagnóstico dos resíduos para todos os modelos utilizados no estudo. Os modelos lineares generalizados (GLM) com estrutura de erro de Poisson, usados na fase de condicionamento tendo como variáveis resposta: (a) contagem de glomerospores e (b) riqueza de espécies de FMA. Os modelos lineares mistos (LMM) ajustados para fase de feedback com erro gaussiano, incluindo os blocos como efeito randômico, para avaliar ambas medidas de feedback planta-solo (FPS) contrastado com (c) controle e (d) mistura de isolados. Também constam LMMs com o efeito fixo da colonização radicular por FMA e interação com as espécies vegetais, para (e) a medida de FPS controle, (f) relação raiz e parte aérea (RPA), (g) comprimento específico da raiz (SRL) e (h) área específica foliar (SLA).

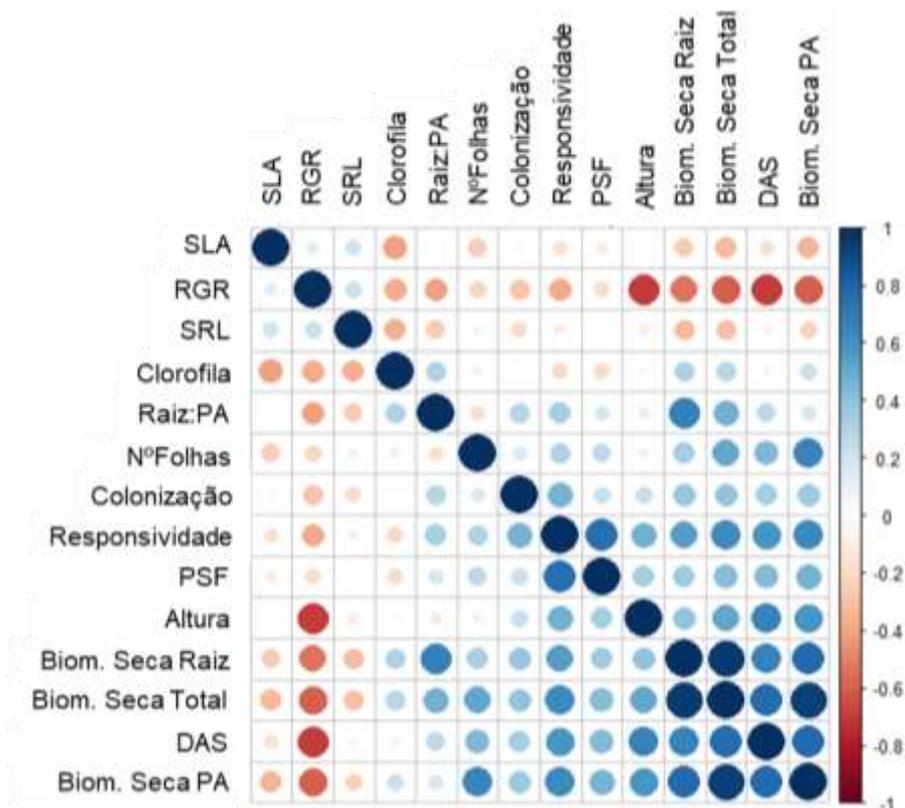


Figura S4. Gráfico de correlação das variáveis mensuradas no estudo. SLA (área específica foliar), RGR (taxa de crescimento relativo), SRL (comprimento específico da raiz), Raiz:PA (relação biomassa raiz parte aérea), PSF (Feedback planta-solo), DAS (diâmetro a altura do solo).

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Constatamos que as áreas de Jazida apresentam reduzido número de glomerosporos e de espécies de Fungos Micorrízicos Arbusculares. Portanto, propomos que estratégias de produção de inóculo sejam adotadas, por meio do cultivo de *S. uniflora* para otimizar a resposta vegetal e melhorar os resultados do programa de recuperação de áreas degradadas.

Respostas promissoras à inoculação no solo-inóculo de jazida para três plantas herbáceas foram encontradas. A equitabilidade das comunidades de FMA, propiciada pelo cultivo com *Senna uniflora*, promove a biomassa vegetal, principalmente das raízes. Conseqüentemente, estas raízes podem melhorar as condições edáficas, potencialmente favorecendo a sucessão ecológica. Ressaltamos a importância de testes em condições de campo antes de incorporar um plano de inoculação ao programas de recuperação de áreas degradadas em grandes áreas.

APÊNDICE

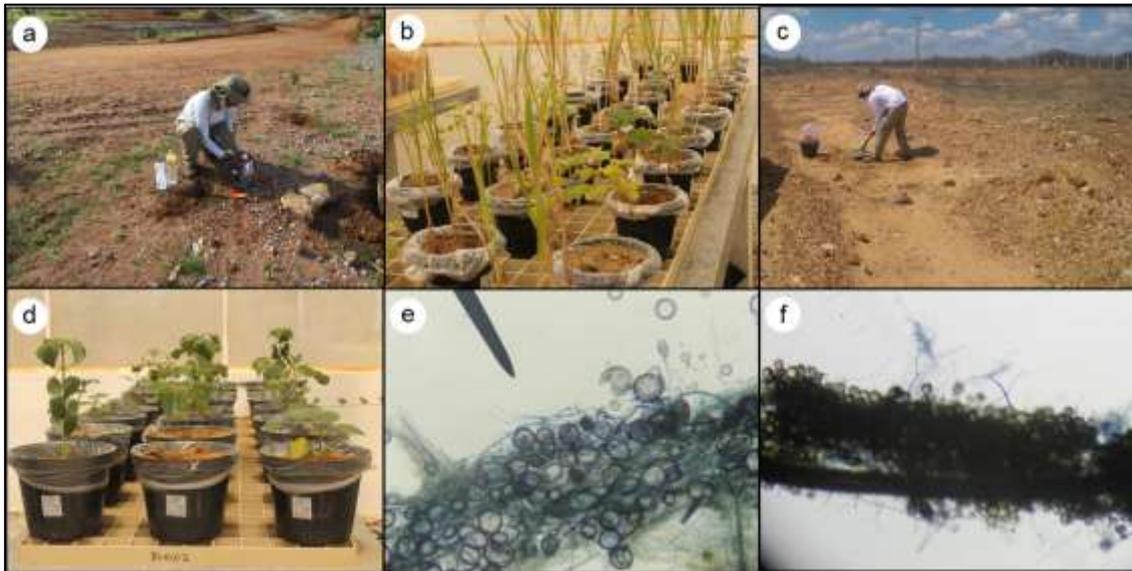


Figura ilustrativa das etapas cumpridas nesta dissertação. A primeira etapa ilustrada pela a) coleta de solo, b) experimento de condicionamento de solo em *Senna uniflora* e *Sorghum bicolor*, c) a coleta de solo em área de jazida não recuperada para preencher os vasos do d) experimento de resposta a inoculação. As imagens e) e f) representam a colonização radicular expressiva observada nas raízes de *Rhaphiodon echinus* e *S. uniflora*, respectivamente.