

ISSN 1678-3921

Journal homepage: www.embrapa.br/pab

For manuscript submission and journal contents,
access: www.scielo.br/pab

Interação da planta com fungo micorrízico e sua resposta à inoculação com diferentes fungos promotores de crescimento

Resumo – A interação simbiótica entre fungos micorrízicos arbusculares (FMA) e 70–90% das espécies de plantas é amplamente estudada, mas fungos ectomicorrízicos, *Piriformospora indica*, *Trichoderma* sp. e “dark septate” endofíticos (DSE), também estabelecem interações benéficas com as plantas. Apesar disso, a discussão conjunta dos aspectos bioquímicos, fisiológicos e moleculares da transferência de nutrientes, principalmente do micélio extrarradicular (ERM) para a planta, ainda é limitada. O objetivo deste artigo de revisão é apresentar abordagens bioquímicas, fisiológicas e moleculares da interação planta-FMA, bem como analisar a resposta da planta à inoculação com diferentes fungos promotores de crescimento. Aqui se destacam as características de H⁺-ATPases e de transportadores de NH₄⁺ e H₂PO₄⁻ envolvidos com a absorção de fósforo e nitrogênio pelo solo através do ERM de FMA, assim como os aspectos bioquímicos do metabolismo de ambos os nutrientes no ERM e as suas translocações do ERM para o micélio intrarradicular e para a planta hospedeira. Finalmente, apresenta-se a eficiência de aproveitamento de fertilizantes nitrogenados em plantas com inoculação de FMA, *Trichoderma* sp., *P. indica* e fungos DSE. Ao se examinar, conjuntamente, os aspectos bioquímicos, fisiológicos e moleculares da interação planta-FMA e a eficiência de aproveitamento de fertilizantes nitrogenados em plantas inoculadas, é possível concluir que a agricultura de baixo uso de insumos poderia ser alcançada com o emprego desses fungos nos agrossistemas.

Termos para indexação: *Piriformospora indica*, *Trichoderma harzianum*, arginina, fungos endofíticos dark septate, H⁺-ATPases, transportadores de nutrientes.

Carlos Vergara⁽¹⁾,
Karla Emanuelle Campos Araujo⁽¹⁾,
Sônia Regina de Souza⁽¹⁾,
Nivaldo Schultz⁽¹⁾,
Orivaldo José Saggin Júnior⁽²⁾,
Marcus Vinícius Loss Sperandio⁽³⁾ e
Jerri Édson Zilli⁽²⁾

⁽¹⁾ Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Instituto de Agronomia, BR-465, Km 07, CEP 23890-000 Seropédica, RJ, Brazil. E-mail: vergaramaputo93@gmail.com, karlaeca@gmail.com, soniabq@ufrj.br, nsufrj@yahoo.com.br

⁽²⁾ Embrapa Agrobiologia, BR-465, Km 07, CEP 23890-000 Seropédica, RJ, Brazil. E-mail: orivaldo.saggin@embrapa.br, jerri.zilli@embrapa.br

⁽³⁾ Universidade Federal Rural de Pernambuco, Departamento de Biologia, Rua Dom Manuel de Medeiros, Dois irmãos, CEP 52171-900 Recife, PE, Brazil. E-mail: marcusloss@gmail.com

✉ Autor correspondente

Recebido
4 de janeiro de 2017

Aceite
16 de fevereiro de 2018

How to cite

VERGARA, C.; ARAUJO, K.E.C.;
SOUZA, S.R. de; SCHULTZ, N.;
SAGGIN JÚNIOR, O.J.; SPERANDIO,
M.V.L.; ZILLI, J.É. Plant-mycorrhizal fungi
interaction and response to inoculation with
different growth-promoting fungi. **Pesquisa
Agropecuária Brasileira**, v.54, e25140, 2019.
DOI: <https://doi.org/10.1590/S1678-3921.pab2019.v54.25140>.

Introdução

Muitas espécies de plantas estabelecem associações com uma série de microrganismos, as quais podem resultar em interações benéficas para ambos os simbioses (Oldroyd, 2013). Estas interações entre fungos e plantas são diversas, desde mutualistas até patogênicas, que podem causar doenças devastadoras para as culturas. Embora as doenças de plantas sejam bem conhecidas e tenham importância econômica, o fato de plantas sem infecção fúngica – tanto endofítica quanto micorrízica – serem raras ou inexistentes é pouco reconhecido.

Uma das mais estudadas interações simbióticas que envolvem fungos ocorre entre plantas e fungos micorrízicos arbusculares

(FMA) (Oldroyd, 2013). A micorriza arbuscular é uma simbiose muito antiga entre fungos biotróficos obrigatórios do filo Glomeromycota, como os FMA, e 70–90% das espécies de plantas, mediada por transferência bidirecional de nutrientes entre a planta hospedeira e os FMA (Smith & Read, 2008; Smith & Smith, 2012). Acredita-se que essa simbiose tenha facilitado a colonização dos solos por plantas evoluídas do meio aquático há aproximadamente 450 milhões de anos (Redecker et al., 2000). Deve-se destacar que outros grupos de fungos também formam simbiose com plantas, como, por exemplo: fungos ectomicorrízicos (ECM), *Piriformospora indica*, *Trichoderma* sp. e fungos endofíticos “dark septate”; contudo, diferentemente dos FMA, esses fungos não são biotróficos obrigatórios.

A troca de sinais químicos entre a planta e os FMA possibilita a formação da micorriza arbuscular (Bonfante & Requena, 2011; Oldroyd, 2013). Essa comunicação tem como etapa inicial a liberação de estrigolactona na rizosfera pelas raízes da planta (Oldroyd, 2013) (Figura 1 A). A estrigolactona promove a germinação de esporos e estimula a ramificação da hifa em FMA (Bonfante & Genre, 2010; Harrison, 2012; Oldroyd, 2013), os quais produzem fatores micorrízicos, como lipo-quito-oligossacarídeos e quito-oligossacarídeos, que são reconhecidos pela planta hospedeira e ativam a via de sinalização da simbiose na raiz, o que leva a oscilações de cálcio (Maillet et al., 2011; Genre et al., 2013).

O contato físico entre os FMA e a superfície da raiz da planta permite a formação de estrutura fúngica globosa de infecção, o hifopódio (Figura 1 B), também chamado de apressório (Bonfante & Genre, 2010), cuja penetração é facilitada pelos sinais liberados pela cutina da planta (Wang et al., 2012). Uma vez que as paredes celulares das células da epiderme são violadas, o fungo cresce inter ou intracelularmente, o que cria invaginações nos citoplasmas, e vai se espalhando através do córtex radicular (Bonfante & Genre, 2010). Em seguida, dentro das células do córtex, formam ou estruturas de hifas altamente enoveladas, denominadas pelotões, ou, então, estruturas de hifas altamente ramificadas, denominadas arbúsculos (Harrison, 2005; Parniske, 2008) (Figura 1 C), os quais exercem a função de haustórios. O desenvolvimento dos arbúsculos é acompanhado pela invaginação da membrana celular da planta, o que forma a membrana

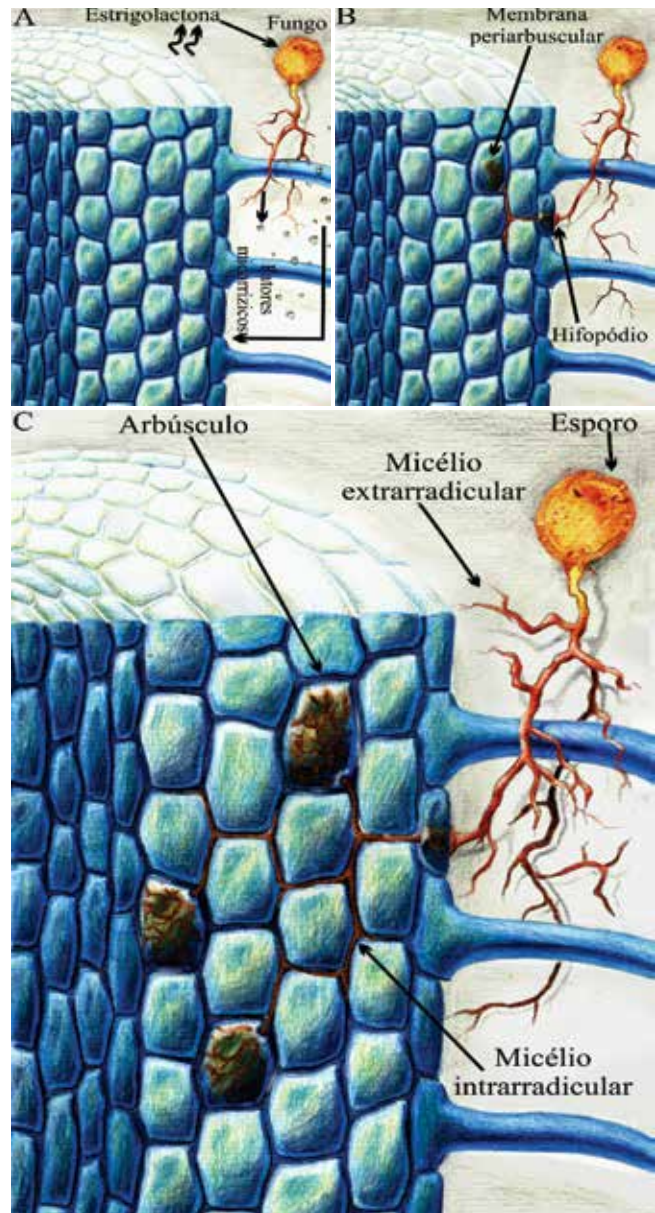


Figura 1. Raiz hipotética colonizada por fungo micorrízico arbuscular (FMA): A, a raiz da planta hospedeira sinaliza que está apta a estabelecer a simbiose micorrízica arbuscular, ao liberar a estrigolactona que promove a germinação de esporos fúngicos e estimula a ramificação do micélio extrarradicilar do FMA, e o fungo responde com a produção dos fatores micorrízicos (lipo-quito-oligossacarídeos e quito-oligossacarídeos) que são reconhecidos pela planta hospedeira; e B e C, o contato físico entre a superfície da raiz e o FMA permite a formação do hifopódio, que leva à proliferação intercelular do micélio intrarradicilar nas células do córtex e ao desenvolvimento intracelular de arbúsculos circundados pela membrana periarbuscular derivada da membrana plasmática da célula vegetal.

periarbuscular (Figura 1 B), distinta da plasmalema (Pumplin & Harrison, 2009). O arbúsculo formará, com a membrana periarbuscular, uma grande interface de troca de nutrientes (Parniske, 2008; Bonfante & Genre, 2010).

Com o estabelecimento da simbiose micorrízica arbuscular, ocorrem modificações na expressão de genes da planta e do fungo, acompanhadas pelas mudanças morfológicas e fisiológicas necessárias para a transferência bidirecional de nutrientes entre os simbiontes (Requena et al., 2003). A absorção de H_2PO_4^- é considerada um processo fisiológico chave, pelo qual os FMA promovem o crescimento das plantas (Bucher, 2007). Com efeito, os FMA apresentam transportadores de H_2PO_4^- capazes de absorver esse íon do solo e permitir sua liberação para a interface com a planta (Harrison & Van Buuren, 1995). Além disso, a planta possui transportadores que são específicos para a interface micorriza arbuscular, cujo papel é absorver íons H_2PO_4^- a partir do espaço periarbuscular e liberá-los no citoplasma da planta (Guether et al., 2009). Da mesma forma, os FMA podem promover o crescimento das plantas através da transferência de nitrogênio (Govindarajulu et al., 2005; Jin et al., 2005; Guether et al., 2009; Smith & Smith, 2011), que também é absorvido pelo micélio extrarradicular (López-Pedrosa et al., 2006) e liberado no espaço periarbuscular pelos transportadores localizados no micélio intrarradicular (Govindarajulu et al., 2005). Posteriormente, o nitrogênio é transferido para o citosol pelos transportadores da planta específicos para a interface micorriza arbuscular (Guether et al., 2009).

O objetivo deste artigo de revisão é apresentar abordagens bioquímicas, fisiológicas e moleculares da interação planta-FMA, desde a absorção do fósforo e do nitrogênio pelo micélio extrarradicular até a transferência bidirecional destes nutrientes entre os simbiontes, além de analisar a resposta da planta à inoculação com diferentes fungos promotores de crescimento de plantas.

Raízes micorrízicas apresentam duas vias para a absorção de nutrientes

Os FMA vivem em dois ambientes: nas raízes das plantas, onde recebem C orgânico; e no solo, onde absorvem nutrientes minerais (Smith & Smith, 2011). O micélio intrarradicular cresce em um

ambiente controlado pela homeostase da planta, enquanto o extrarradicular vive sob consideráveis variações ambientais, como pH e umidade do solo e disponibilidade de nutrientes no solo (Smith & Smith, 2011).

A grande vantagem das raízes micorrízicas em relação as não micorrízicas é que as primeiras apresentam duas vias para a absorção de nutrientes (Figura 2): pela planta e pelos FMA (Smith & Smith, 2011; Bücking & Kafle, 2015). Pelo fungo, essa via envolve a absorção de nutrientes através do micélio extrarradicular; sua rápida translocação, às vezes de muitos centímetros para o micélio intrarradicular; sua liberação no espaço periarbuscular; e sua transferência para as plantas (Smith & Smith, 2011; Bücking & Kafle, 2015). A membrana periarbuscular, que cerca tanto os arbúsculos quanto as hifas intracelulares (Pumplin & Harrison, 2009), contém transportadores de H_2PO_4^- (Javot et al., 2007; Volpe et al., 2016), NH_4^+ (Guether et al., 2009; Pérez-Tienda et al., 2014) e NO_3^- (Drechsler et al., 2018), preferencial ou especificamente expressos

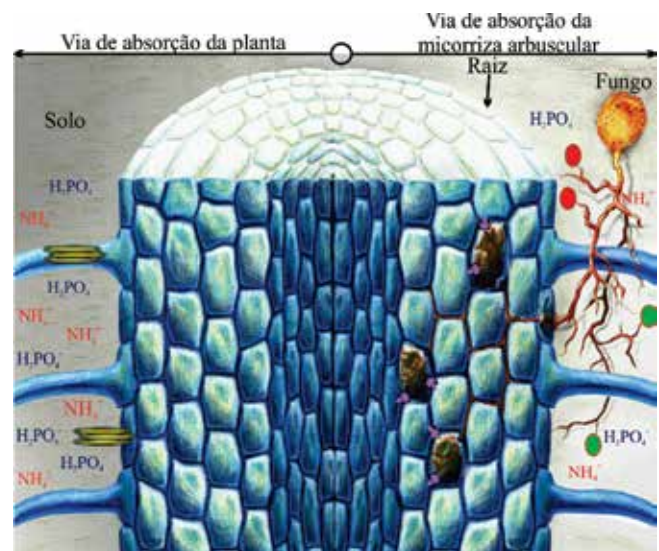


Figura 2. Via de absorção pela planta e pela micorriza arbuscular. Símbolos amarelos representam os transportadores localizados na epiderme e nos pelos radiculares; símbolos vermelhos ou verdes, transportadores do fungo localizados no micélio extrarradicular; e símbolos roxos, transportadores da planta induzidos pela micorriza arbuscular e localizados na membrana periarbuscular.

nas raízes micorrízicas, além de bombas de prótons (H^+ -ATPases) que energizam o transporte de nutrientes (Gianinazzi-Pearson et al., 1991, 2000; Krajinski et al., 2014; Wang et al., 2014). A planta absorve nutrientes da rizosfera por meio de transportadores localizados na epiderme e nos pelos radiculares (Smith & Smith, 2011; Bücking & Kafle, 2015).

Absorção e translocação de $H_2PO_4^-$ através do micélio extrarradicular, do arbúsculo dos FMA e do espaço periarbuscular

Em estudo com radioisótopos, concluiu-se que o micélio extrarradicular é responsável pela absorção de íons $H_2PO_4^-$, posteriormente translocados para o micélio intrarradicular e, em seguida, liberados para a planta (Jakobsen et al., 1992; Yang et al., 2012). Mostrou-se que o micélio extrarradicular da micorriza de cenoura (*Daucus carota* L.) e *Medicago truncatula* Gaertn., ambas inoculadas com o fungo *Glomus intraradices* (Syn. *Rhizophagus intraradices*), praticamente esgota $35 \mu\text{mol L}^{-1}$ de $H_2PO_4^-$ adicionados no meio líquido após quatro semanas (Maldonado-Mendoza et al., 2001). Depois, estes autores adicionaram o ^{33}P -ortofosfato no meio e confirmaram que, de fato, o micélio extrarradicular absorve o íon $H_2PO_4^-$ e o transfere para as raízes colonizadas.

Após sua absorção, o $H_2PO_4^-$ é acumulado na hifa em vacúolos tubulares (armazenamento temporário e tamponamento da concentração de $H_2PO_4^-$) na forma de polifosfato (PolyP, uma cadeia linear de monômeros de $H_2PO_4^-$ que pode comprimir milhares de íons ortofosfato), o qual é posteriormente translocado ao longo da hifa (Olsson et al., 2010; Tisserant et al., 2012). A baixa concentração de $H_2PO_4^-$ no citoplasma favorece maior absorção deste ânion do solo (Bapaume & Reinhardt, 2012). $H_2PO_4^-$ e PolyP possuem cargas negativas, as quais devem ser balanceadas por cátions no citoplasma fúngico (Smith & Smith, 2011); no solo, K^+ e Mg^{2+} desempenham este papel (Ryan et al., 2007), mas, em culturas monoxênicas, com alto suprimento de sacarose e N, sugere-se que a arginina (Arg^+) seja translocada com PolyP (Jin et al., 2005). O comprimento da cadeia de PolyP no micélio extrarradicular é maior do que no intrarradicular, o que sugere que há hidrólises no último, que levam à alta concentração de $H_2PO_4^-$, o que facilita o seu efluxo, pouco aumentado devido à oferta de C (Solaiman et al., 1999; Solaiman & Saito, 2001; Viereck et al., 2004).

A H^+ -ATPase HA5 em FMA é induzida pela micorriza arbuscular

As bombas de prótons da membrana plasmática (H^+ -ATPases da MP) desempenham papel-chave no estabelecimento do gradiente do potencial eletroquímico de H^+ necessário para a transferência de nutrientes através da membrana plasmática de fungos e plantas (Duby & Boutry, 2009). Uma análise de dados moleculares mostrou que a maioria dos fungos possui um a dois genes que codificam para H^+ -ATPases e que apenas um destes normalmente codifica para H^+ -ATPases da MP (Requena et al., 2003; Balestrini et al., 2007). Por exemplo, a levedura de Brewer possui dois genes de ATPases (Kerchova D'exealde et al., 1996), enquanto *Uromyces viciae-fabae* possui apenas um (Struck et al., 1996). No FMA *Glomus mosseae*, a primeira isoforma de H^+ -ATPases a ser descrita foi a GmHA5 (Ferrol et al., 2000); posteriormente, foi identificado o gene que codifica para a isoforma GmPMA1 (Requena et al., 2003). Essas isoformas de H^+ -ATPases têm massa molecular de 105 e 100 kDa, respectivamente, e dez hélices transmembrana, com domínio catalítico que inclui os sítios de fosforilação E1-E2 (Requena et al., 2003). O gene *GmPMA1* é expresso em altos níveis no micélio extrarradicular, preferencialmente durante a fase do crescimento não simbiótico, e em baixos níveis durante a fase simbiótica, com redução de cerca de 5 vezes (Requena et al., 2003; Balestrini et al., 2007). Já o gene *GmHA5* é pouco expresso durante o crescimento não simbiótico e fortemente induzido na fase simbiótica, com indução de 50 e 8 vezes, nos micélios intra e extrarradicular, respectivamente. O acompanhamento das etapas de desenvolvimento do micélio intrarradicular aos 15, 20, 23 e 28 dias após a inoculação, com a respectiva expressão de *GmPMA1* e *GmHA5*, revelou que, embora poucas estruturas fúngicas tenham sido observadas aos 15 dias – basicamente apenas múltiplos apressórios na epiderme –, a expressão de *GmHA5* já é claramente detectável (Requena et al., 2003). De acordo com este autores, com o avanço da infecção, os níveis de expressão deste gene são aumentados e passam a ser similares aos de *GmPMA1*.

O sequenciamento de nova geração tem permitido a análise do transcriptoma do genoma de FMA e a quantificação dos níveis de transcritos, o que possibilita a confirmação ou a revisão dos resultados obtidos anteriormente, ou até mesmo o direcionamento

de novas pesquisas. Com essa tecnologia, por exemplo, foi possível identificar a presença da H⁺-ATPase da MP HA5 no genoma de *Gigaspora margarita* (Xie et al., 2016) e de outras H⁺-ATPases no genoma de *G. intraradices*, as quais ainda não foram completamente caracterizadas (Tisserant et al., 2012, 2013)

A H⁺-ATPase da MP da planta, HA1, é induzida pela micorriza arbuscular

A H⁺-ATPase da MP da superfamília das ATPases do tipo P é a principal bomba de prótons da membrana plasmática de plantas (Janicka-Russak, 2011). Em muitas espécies vegetais, a H⁺-ATPase da MP é codificada por uma família de aproximadamente 12 genes, subdivida em cinco subfamílias (Arango et al., 2003; Taiz et al., 2017). *MtHAI* de *M. truncatula*, *OsA8* (também conhecido como *OsHAI*) de arroz (*Oryza sativa* L.) (Arango et al., 2003; Sperandio et al., 2011) e *SIHA8* de tomate (*Solanum lycopersicum* L.), aninhados na subfamília V, são os únicos genes ortólogos de H⁺-ATPases da MP exclusivamente expressos em células radiculares que contêm arbúsculos (Krajinski et al., 2014; Wang et al., 2014; Liu et al., 2016). A primeira H⁺-ATPase da MP diferencialmente expressa em resposta à colonização micorrízica foi descrita em cevada (*Hordeum vulgare* L.) (Murphy et al., 1997); logo em seguida, outras duas H⁺-ATPases da MP foram identificadas na micorriza arbuscular de tabaco (*Nicotiana tabacum* L.) (Gianinazzi-Pearson et al., 2000). Estas H⁺-ATPases da MP contribuem para absorção de ânions e outros nutrientes no espaço periarbuscular, por meio de um processo ativo que ocorre em simporte com H⁺ (Karandashov & Bucher, 2005).

A expressão do gene *HAI* durante o desenvolvimento da micorriza arbuscular propicia uma colonização adequada dos fungos, melhora a absorção de H₂PO₄⁻ pela planta e energiza a membrana periarbuscular (Wang et al., 2014). A HA1 energiza a membrana periarbuscular de arroz e de *M. truncatula* para facilitar o transporte de nutrientes, como H₂PO₄⁻, provavelmente pela ação de OsPT11 e MtPT4, transportadores de H₂PO₄⁻ de arroz e *M. truncatula*, respectivamente (Wang et al., 2014; Volpe et al., 2016).

O período, entre 28 e 35 dias após a inoculação, em que os genes *MtHAI* (exclusivamente expresso em células contendo arbúsculos) e *OsHAI* são fortemente induzidos, é consistente com o tempo de desenvolvimento dos arbúsculos (Wang et al., 2014),

quando as trocas nutricionais entre os simbioses são mais intensas. Portanto, espera-se que o gene *SIHA8* – ortólogo de *MtHAI* e *OsHAI* – também seja fortemente induzido em células que contenham arbúsculos e inativado em plantas não colonizadas com fungos micorrízicos e cultivadas sob condições normais ou de estresse nutricional ou salino (Liu et al., 2016).

Como os genes *MtPT4* e *MtHAI* são coexpressos, podem desempenhar funções associadas. De fato, ao reduzir os níveis de expressão de *MtHAI*, observa-se redução da aquisição do fosfato simbiótico pelas plantas mutantes (Wang et al., 2014). Além disso, os mutantes *mtpt4* e *mthal-1* exibem o mesmo fenótipo, especialmente a redução do nível de colonização e um vertiginoso decréscimo no número de arbúsculos totalmente desenvolvidos (Javot et al., 2007; Wang et al., 2014).

Na micorriza arbuscular, a atividade da bomba de H⁺ é extremamente dependente da H⁺-ATPase HA1, uma vez que nem a H⁺-ATPase da MP fúngica e nem qualquer outra H⁺-ATPase da MP da planta pode compensar um mutante defeituoso no gene *HAI* (Krajinski et al., 2014). Se os níveis de transcritos de *HAI* são aumentados devido à colonização por FMA, então este gene também é responsável pelo gradiente de H⁺ (Krajinski et al., 2014), que torna o espaço periarbuscular mais ácido. Deve-se destacar que o gradiente de H⁺ é formado pelos H⁺ da H⁺-ATPases da MP da planta, do fungo e dos processos de desprotonação de NH₄⁺ (Guether et al., 2009).

Transportadores de H₂PO₄⁻ do FMA induzidos pela micorriza arbuscular

O H₂PO₄⁻ é essencial para o crescimento e o desenvolvimento de plantas, mas é um fator frequentemente limitante (Holford, 1997), pois sua concentração no solo é baixa, até 10 μmol L⁻¹ (Vance et al., 2003). Portanto, o acesso ao H₂PO₄⁻ adicional transportado pela micorriza arbuscular tem efeito significativo no crescimento e na produção da planta (Maldonado-Mendoza et al., 2001). Estudos com radioisótopos mostraram que o micélio extrarradicular é responsável pela absorção de H₂PO₄⁻, o qual é posteriormente translocado para o micélio intrarradicular e, em seguida, liberado para a planta (Jakobsen et al., 1992).

Transportadores de H₂PO₄⁻ acoplados ao H⁺ foram identificados na membrana plasmática dos FMA e na membrana periarbuscular da planta (Benedetto et

al., 2005; Tisserant et al., 2012; Volpe et al., 2016). O gradiente de H^+ é conhecido por energizar a membrana para o transporte de nutrientes (Gaxiola et al., 2007). Os FMA possuem tanto um sistema de alta afinidade para o transporte de $H_2PO_4^-$, com K_m entre 1,8–3,1 $\mu\text{mol L}^{-1}$, quanto um com baixa afinidade, com K_m entre 10,2–11,3 mmol L^{-1} (Thomson et al., 1990). GigmPT, por exemplo, que funciona como transportador de alta afinidade para o fósforo no micélio extrarradicular de *G. margarita* e em células que contêm arbúsculos, apresentou K_m de $1,8 \pm 0,7 \mu\text{mol L}^{-1}$ (Xie et al., 2016).

A partir do FMA *Glomus versiforme*, foi clonado um transportador de $H_2PO_4^-$ de alta afinidade, GvPT0, com K_m de 18 $\mu\text{mol L}^{-1}$ (Harrison & Van Buuren, 1995), cujas estruturas e sequências são similares às de outro transportador, também de alta afinidade, que atua em simporte com um H^+ de *Saccharomyces cerevisiae*, mediado pela proteína PHO84 (Bun-Ya et al., 1991; Tisserant et al., 2012), e de *Neurospora crassa*, pela proteína PHO-5 (Versaw, 1995). Em nível de aminoácidos, GvPT compartilha 47,9% de identidade com PHO84 de *S. cerevisiae*, 45% com PHO5 de *N. crassa* e 95% com o transportador de $H_2PO_4^-$ de alta afinidade GiPT, dos micélios extra e intrarradicular de *G. intraradices* (Harrison & Van Buuren, 1995; Maldonado-Mendoza et al., 2001; Tisserant et al., 2012; Fiorilli et al., 2013). GiPT compartilha 73% de identidade com o transportador de $H_2PO_4^-$ de alta afinidade GmosPT, presente nos micélios intra e extrarradicular de *G. mosseae* e que também atua em simporte com um H^+ (Benedetto et al., 2005; Balestrini et al., 2007). GvPT, GiPT e GmosPT absorvem o $H_2PO_4^-$ no solo, apresentam alta similaridade entre si e filogeneticamente se agrupam aos transportadores de fungos, os quais são separados do grupo de transportadores de plantas (Harrison & Van Buuren, 1995; Maldonado-Mendoza et al., 2001; Benedetto et al., 2005). GmosPT e GvPT são induzidos no micélio extrarradicular por concentrações micromolares de $H_2PO_4^-$ (Maldonado-Mendoza et al., 2001; Benedetto et al., 2005). GmosPT apresentou níveis de expressão similares nos micélios extra e intrarradicular; portanto, tem sido sugerido que poderia controlar o efluxo de $H_2PO_4^-$ no espaço periarbuscular por meio da reabsorção parcial deste nutriente (Benedetto et al., 2005; Balestrini & Lanfranco, 2006). A reabsorção de $H_2PO_4^-$ no espaço periarbuscular também tem sido atribuída ao GimPT, pois sua inativação

retarda o crescimento de *G. margarita* e prejudica o desenvolvimento dos seus arbúsculos (Xie et al., 2016), o que sugere que o metabolismo de P nos arbúsculos pode depender exclusivamente do $H_2PO_4^-$ absorvido por esse transportador.

Glomus intraradices é capaz de perceber os e responder aos níveis de $H_2PO_4^-$ que cercam o seu micélio extrarradicular (Maldonado-Mendoza et al., 2001). O gene *GiPT* é expresso no micélio extrarradicular em resposta às condições de baixo $H_2PO_4^-$ no ambiente que envolve este micélio e ao status de $H_2PO_4^-$ na micorriza arbuscular (Maldonado-Mendoza et al., 2001). Estes autores detectaram aumentos de transcritos de *GiPT*, acompanhados da redução da concentração de $H_2PO_4^-$ quando o micélio extrarradicular da micorriza arbuscular do fungo *G. intraradices*, em cenoura, foi exposto a 1,0, 5,0, 10, 20 e 35 $\mu\text{mol L}^{-1}$ de $H_2PO_4^-$, mas não a 0,0 ou 3,5 mmol L^{-1} , o que indica que esse transportador opera quando a concentração de $H_2PO_4^-$ é baixa no meio externo. Além disso, observaram que, ao fornecer 3,5 mmol L^{-1} de $H_2PO_4^-$ a essa mesma micorriza e suplementar o micélio extrarradicular com 35 $\mu\text{mol L}^{-1}$ de $H_2PO_4^-$ 48 horas após a incubação, a concentração final neste micélio, após outras 48 horas, foi de 40 $\mu\text{mol L}^{-1}$, o que mostra que o $H_2PO_4^-$ não foi absorvido. Deve-se ressaltar que os mecanismos moleculares que promovem o efluxo de $H_2PO_4^-$ no micélio intrarradicular, ou seja, nas estruturas fúngicas que estão na superfície da raiz, ainda não são amplamente conhecidos (Smith & Smith, 2011; Tisserant et al., 2012; Bücking & Kafle, 2015).

Absorção de N por meio do micélio extrarradicular e do arbúsculo de FMA

Cinética de absorção de NH_4^+

A absorção de NH_4^+ pelo micélio extrarradicular de *G. intraradices* é mediada pelos sistemas de transporte de baixa e alta afinidade (Pérez-Tienda et al., 2012). Esses dois sistemas são dependentes da energia metabólica e do gradiente do potencial eletroquímico de H^+ , gerado pelas H^+ -ATPases da MP (Ferrol et al., 2000; Requena et al., 2003; Pérez-Tienda et al., 2012). De fato, o sistema de alta afinidade e, até certo ponto, o de baixa afinidade foram inibidos por carbonil cianeto m-clorofenilhidrazona (CCCP) e inibidor da síntese de adenosina trifosfato (ATP), 2,4-dinitrofenol (2,4-DNP) (Pérez-Tienda et al., 2012). Efeitos inibitórios similares

de CCCP e 2,4-DNP foram observados na absorção de NH_4^+ em outros fungos, como *Paxillus involutus* (Javelle et al., 1999).

Nas concentrações menores que $1,0 \text{ mmol L}^{-1}$ de NH_4^+ , a absorção de amônio é mediada pelo sistema de alta afinidade saturável, com K_m de $2,53 \pm 0,25 \text{ } \mu\text{mol L}^{-1}$, o que indica que o micélio extrarradiclar pode absorver quantidades suficientes de N do solo quando as concentrações do nutriente forem muito baixas (Pérez-Tienda et al., 2012). O sistema de alta afinidade para NH_4^+ tem sido relatado em outros fungos, como: *Laccaria bicolor*, com K_m de $6,0 \text{ } \mu\text{mol L}^{-1}$ (Jongbloed et al., 1991); *S. cerevisiae*, com K_m de $1,0\text{--}10 \text{ } \mu\text{mol L}^{-1}$ (Marini et al., 1994, 1997); e *Agaricus bisporus*, com K_m de $3,7 \text{ } \mu\text{mol L}^{-1}$ (Kersten et al., 1999). Deve-se destacar que o sistema de alta afinidade de *G. intraradices* tem cinco vezes mais afinidade por NH_4^+ do que o das plantas, o que permitiria que os FMA absorvessem NH_4^+ do solo mesmo em baixas concentrações (Pérez-Tienda et al., 2012). Os valores de K_m do sistema de alta afinidade para NH_4^+ são tipicamente mais altos nas plantas do que nos fungos (Howitt & Udvardi, 2000; D'apuzzo et al., 2004; Pérez-Tienda et al., 2012). No sistema de alta afinidade, certamente há uma contribuição do GintAMT1, transportador de NH_4^+ de alta afinidade do micélio extrarradiclar de *G. intraradices*, uma vez que o seu K_m aparente é de $26 \text{ } \mu\text{mol L}^{-1}$ e dependente da atividade de ATPase, típica de transportador de NH_4^+ de alta afinidade. Nas concentrações maiores que $1,0 \text{ mmol L}^{-1}$, a taxa de absorção do micélio extrarradiclar de *G. intraradices* é diretamente proporcional às concentrações de $^{15}\text{NH}_4^+$ no meio externo, o que indica a ação do sistema de baixa afinidade não saturável, cujo primeiro representante descoberto é o GintAMT3, também de *G. intraradices* (Calabrese et al., 2016).

Transportadores de NH_4^+ do FMA induzíveis pela micorriza arbuscular

Os FMA podem absorver e transportar grandes quantidades de N para as plantas (Jin et al., 2005). Em *G. intraradices*, três genes de transportadores de NH_4^+ (AMTs), *GintAMT1* (López-Pedrosa et al., 2006), *GintAMT2* (Pérez-Tienda et al., 2011) e *GintAMT3* (Calabrese et al., 2016), já foram clonados e caracterizados. Todos esses genes codificam uma cadeia polipeptídica de 479, 471 e 454 resíduos de aminoácidos, respectivamente, com 11 domínios transmembrana (López-Pedrosa et al., 2006; Pérez-

Tienda et al., 2011; Calabrese et al., 2016). *GintAMT1* e *GintAMT2* compartilham alta similaridade com AMTs de outros fungos anteriormente caracterizados e apresentam 50 kDa de massa molecular (López-Pedrosa et al., 2006; Pérez-Tienda et al., 2011). *GintAMT2* é parálogo de *GintAMT3* (Calabrese et al., 2016) e mostra alta similaridade com os AMTs funcionalmente caracterizados, tais como *GintAMT1* de *G. intraradices* (López-Pedrosa et al., 2006) e *HcAMT1* e *TbAMT1* dos ECM *Hebeloma cylindrosporum* (Javelle et al., 2001) e *Tuber borchii* (Montanini et al., 2002), respectivamente. A expressão heteróloga de *GintAMT1*, *GintAMT2* e *GintAMT3* em levedura mutante – defectiva nas permeases de amônia MEP1, MEP2 e MEP3 – complementa o defeito da estirpe para crescer na presença de menos do que $1,0 \text{ mmol L}^{-1}$ de NH_4^+ , o que indica que esses três são genes de transportadores funcionais de NH_4^+ (López-Pedrosa et al., 2006; Pérez-Tienda et al., 2011; Calabrese et al., 2016). *GintAMT1* é induzido por NH_4^+ e preferencialmente expresso no micélio extrarradiclar (López-Pedrosa et al., 2006; Pérez-Tienda et al., 2011). *GintAMT1* e *GintAMT2* são transportadores de alta afinidade envolvidos com a absorção de NH_4^+ em baixas concentrações (López-Pedrosa et al., 2006; Pérez-Tienda et al., 2011). Porém, diferentemente de *GintAMT1*, *GintAMT2* é preferencialmente expresso no micélio intrarradiclar e não é induzido pelo seu substrato. Estes dois transportadores são expressos nas células contendo arbúsculos (Pérez-Tienda et al., 2011), o que indica que podem controlar o efluxo de N no espaço periarbuscular por meio da absorção deste elemento (Bapaume & Reinhardt, 2012). *GintAMT3*, localizado na membrana plasmática e vacuolar, é um transportador de baixa afinidade que é mais expresso no micélio intrarradiclar do que no extrarradiclar (Calabrese et al., 2016), o que confirma que a absorção de NH_4^+ pelo micélio extrarradiclar de *G. intraradices* também é mediada pelo sistema de baixa afinidade (Pérez-Tienda et al., 2012). A presença deste transportador no micélio intrarradiclar sugere que os FMA podem apresentar um mecanismo para retirada de um eventual excesso de NH_4^+ acumulado no espaço periarbuscular e o compartimentalizar em estruturas como os vacúolos, o que neutralizaria um eventual efeito fitotóxico deste nutriente na planta hospedeira.

Transportadores de NO_3^- do FMA responsivos à micorriza arbuscular

Embora os FMA absorvam NO_3^- e NH_4^+ , há uma clara preferência pelo último, o que pode ser parcialmente explicado pelo fato de parte da energia do fungo ser dissipada durante a redução de NO_3^- para NH_4^+ antes deste nutriente ser incorporado em compostos orgânicos (Marzluf, 1996; Gachomo et al., 2009); o excesso de NH_4^+ é tóxico a menos que seja rapidamente assimilado nestes compostos (Temple et al., 1998).

Os transportadores de NO_3^- (NRTs) de FMA ainda não foram completamente caracterizados, mas estudos de transcriptoma têm revelado a existência de vários destes transportadores no esporo e nos micélios extra e intrarradiculares do FMA *G. intraradices* (Tisserant et al., 2012, 2013). Um provável transportador de alta afinidade deste fungo, GiNT, é induzido pelo suprimento de NO_3^- no micélio extrarradicular (Tian et al., 2010; Koegel et al., 2015).

Com base em mudanças de pH provocadas pelo micélio extrarradicular quando a hifa é suplementada com NO_3^- ou NH_4^+ , tem sido proposto que a absorção de NO_3^- pela hifa seja um processo ativo que ocorre em simporte com H^+ , enquanto a absorção de NH_4^+ opera em antiporte com efluxo de H^+ (Bago et al., 1996).

Assimilação de N e transporte por FMA

Redução de NO_3^- em FMA

Após sua absorção pela planta ou pelo fungo, o NO_3^- é reduzido pela nitrato redutase a NO_2^- . Estudos de transcriptoma têm revelado a existência de vários NRTs no esporo e nos micélios extra e intrarradiculares de *G. intraradices* (Tisserant et al., 2012, 2013). Os genes *GiNRI* e *GiNR2*, que codificam para a nitrato redutase, são induzidos no micélio extrarradicular na micorriza arbuscular de *G. intraradices*, em sorgo [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] sob privação de N ou suplementação de ureia (Koegel et al., 2015). Esses mesmos genes, mais *GiNR3*, também são induzidos no micélio intrarradicular quando o extrarradicular é suprido com glicina como fonte única de N (Tian et al., 2010; Koegel et al., 2015), o que sugere que a nitrato redutase dos FMA também pode atuar de forma complementar na nutrição nitrogenada da planta hospedeira, ao reduzir o NO_3^- remobilizado dos vacúolos para fornecer mais NH_4^+ para a planta.

Os fungos utilizam preferencialmente a nicotinamida-adenina-dinucleotídeo fosfato reduzida (NADPH) como poder redutor para a formação de NO_2^- (Kaldorf et al., 1998; Tisserant et al., 2013). Por exemplo, a formação de NO_2^- catalisada pela nitrato redutase foi principalmente NADPH dependente nas raízes de plantas colonizadas por FMA, mas não nas do controle (Kaldorf et al., 1998). A atividade da nitrato redutase nas raízes (Subramanian & Charest, 1998; Hawkins & George, 1999; Rani et al., 2017) e na parte aérea (Faure et al., 1998; Hajong et al., 2013; Rani et al., 2017) de plantas colonizadas por FMA geralmente é mais alta do que a nas do controle não colonizado. Nas plantas não colonizadas por FMA, a redução de NO_3^- ocorre predominantemente nas folhas, e, nas colonizadas, nas raízes (Kaldorf et al., 1998; Vázquez et al., 2001).

Redução de NO_2^- em FMA

A segunda etapa da assimilação de N é a conversão de NO_2^- em NH_4^+ pela nitrito redutase. Um gene que codifica para a nitrito redutase do FMA *G. intraradices*, predita por programa computacional, mostra a expressão desta enzima no esporo e nos micélios extra e intrarradiculares (Tisserant et al., 2012, 2013). A expressão de *TbNiRI*, um gene que codifica para a nitrito redutase do ECM *T. borchii*, é induzida por NO_3^- , mas reprimida quando as fontes de N mais preferidas, como NH_4^+ ou glutamina, tornam-se disponíveis (Guescini et al., 2007).

A atividade da nitrito redutase em ECM controla a expressão do gene que codifica a enzima na planta. A expressão da nitrito redutase da planta é reprimida quando as raízes são colonizadas pelo fungo “wild type”, mas aumenta quando são colonizadas pelo fungo com esta enzima defectiva (Bailly et al., 2007). De fato, nas raízes de plantas colonizadas por fungos micorrízicos, os níveis de transcritos da nitrito redutase são mais baixos do que nas do controle não colonizado (Kaldorf et al., 1998; Hildebrandt et al., 2002), o que sugere que a expressão desta enzima na planta é reprimida pela transferência de compostos reduzidos de N do fungo para a planta hospedeira (Bailly et al., 2007).

Assimilação de N em esqueletos de carbono de FMA

Normalmente, o NH_4^+ absorvido pelo micélio extrarradicular é assimilado pela via glutamina sintetase-glutamato sintase (GS-GOGAT) (Koegel et

al., 2015). Nesta via, a glutamina é produzida a partir do glutamato e o NH_4^+ pela glutamina sintetase; em seguida, a glutamina e o 2-oxoglutarato são convertidos pela glutamato sintase (também conhecida como glutamina 2-oxoglutarato aminotransferase) em duas moléculas de glutamato (Tian et al., 2010; Fellbaum et al., 2012).

Foram identificadas duas diferentes isoformas funcionais de GS, GiGS1 e GiGS2, e uma de GOGAT, GiGluS, de *G. intraradices* (Tian et al., 2010; Koegel et al., 2015). GiGS1 tem K_m menor do que o de GiGS2 e é expressa constitutivamente em altos níveis no micélio extrarradicular, enquanto GiGS2 é fortemente induzida pela adição de NO_3^- ao mesmo micélio, o que indica que GiGS1 é a principal enzima funcional para assimilação de N em baixas concentrações e que GiGS2 pode desempenhar função mais expressiva em condições de alto suprimento do nutriente (Gomez et al., 2009; Tian et al., 2010; Koegel et al., 2015). Independentemente da fonte de N, GiGluS é mais expressa no micélio extrarradicular do que no intrarradicular (Tian et al., 2010; Koegel et al., 2015). Como observado na via GS-GOGAT, a glutamina torna-se fortemente marcada quando os FMA recebem $^{15}\text{N-NH}_4^+$ e representa um dos maiores drenos de N (Cliquet & Stewart, 1993; Jin et al., 2005; Gachomo et al., 2009). A glutamina desempenha função central no metabolismo de N, ao doar este nutriente, precursor para muitos metabólitos essenciais, como ácidos nucleicos e aminoácidos (histidina, tirosina e asparagina, por exemplo), e ao atuar como regulador dos genes envolvidos (Marzluf, 1996; Javelle et al., 2003; Navarro et al., 2006). Devido a estas funções importantes, os níveis de glutamina livre em FMA são rigidamente controlados (Gachomo et al., 2009).

Transporte de N do micélio extrarradicular para o intrarradicular

O N absorvido pelo micélio extrarradicular é rapidamente transformado em aminoácidos, principalmente em arginina, que é acumulada em altas concentrações neste micélio (Govindarajulu et al., 2005; Cruz et al., 2007; Tian et al., 2010). A assimilação de NO_3^- (Govindarajulu et al., 2005; Tian et al., 2010) ou NH_4^+ marcado com ^{15}N (Govindarajulu et al., 2005; Cruz et al., 2007) indica que a arginina é a principal forma de N transportada do micélio extrarradicular para o intrarradicular. Foram observadas maiores concentrações de arginina no micélio extrarradicular

do que nos tecidos de raízes colonizadas e não colonizadas com FMA (Jin et al., 2005). A arginina é o mais abundante aminoácido livre e pode representar mais que 90% deles no micélio extrarradicular (Calabrese et al., 2016). Além disso, foram relatados níveis de arginina acima de $200 \text{ nmol L}^{-1} \text{ mg}^{-1}$ de peso seco neste micélio (Jin et al., 2005). Devido à baixa razão C/N (6:4), a arginina desempenha importante papel no armazenamento e na transferência de N do micélio extrarradicular para o intrarradicular (Govindarajulu et al., 2005; Jin et al., 2005; Cruz et al., 2007).

No micélio intrarradicular, ocorre a quebra da arginina através da rota catabólica do ciclo da ureia, que libera NH_4^+ e o esqueleto de C (Cruz et al., 2007; Tian et al., 2010; Tisserant et al., 2012; Koegel et al., 2015). Enquanto o esqueleto de C fica retido no fungo, NH_4^+ é transferido para as células da planta hospedeira. Portanto, os aminoácidos das proteínas de raízes colonizadas não foram detectavelmente marcados com ^{13}C mesmo com grandes quantidades de N sendo transferidas do fungo para a planta, o que mostra que os aminoácidos foram translocados para o micélio intrarradicular e quebrados, e que o N inorgânico foi transferido para o espaço periarbuscular (Govindarajulu et al., 2005). Além disso, a forte marcação por ^{15}N observada em aminoácidos livres e nos obtidos por hidrólises de proteínas de raízes colonizadas mostra a translocação e a transferência de N do micélio extrarradicular para as células da planta hospedeira (Govindarajulu et al., 2005).

Estudos de expressão gênica são consistentes em relação à biossíntese de arginina no micélio extrarradicular. Logo após o suprimento com NO_3^- ou outras fontes de N, os níveis de transcritos da carbamoil fosfato sintetase (CPS), da argininosuccinato sintase (ASS) e da argininosuccinato liase (AL) são induzidos nesse micélio (Tian et al., 2010; Fellbaum et al., 2012; Tisserant et al., 2012; Koegel et al., 2015); todas estas enzimas estão envolvidas na biossíntese da arginina. CPS catalisa a formação de carbamoil-fosfato a partir de CO_2 , adenosina trifosfato (ATP) e NH_3 , que, juntamente com a ornitina (sintetizada a partir do glutamato), são convertidos em citrulina e H_2PO_4^- pela ornitina transcarbamilase (Cruz et al., 2007; Tian et al., 2010; Tisserant et al., 2012; Koegel et al., 2015). ASS converte citrulina e aspartato em argininosuccinato, e AL em fumarato e arginina (Jennings, 1995; Tian

et al., 2010; Tisserant et al., 2012). Ao contrário, no micélio intrarradicular, a arginase, a urease (que hidrolisa a ureia em NH_4^+ e CO_2) e a ornitina aminotransferase, codificadas pelos genes *CARI*, *URE* e *OAT*, são fortemente induzidas para participarem do catabolismo da arginina (Cruz et al., 2007; Tian et al., 2010; Tisserant et al., 2012; Koegel et al., 2015). A biossíntese de arginina no micélio extrarradicular e a subsequente quebra deste aminoácido no micélio intrarradicular são processos espacialmente separados, mas com sincronismo, que ocorrem em FMA por meio da rota anabólica e catabólica do ciclo da ureia, respectivamente (Cruz et al., 2007; Tian et al., 2010). A sincronização desses processos sugere que a arginina desempenha papel importante na translocação de N do micélio extrarradicular para o intrarradicular (Govindarajulu et al., 2005; Jin et al., 2005; Cruz et al., 2007; Tian et al., 2010).

Tanto a planta hospedeira como os FMA conseguem monitorar e discriminar qual dos seus diversos parceiros é mais ativo nas trocas nutricionais, e passam a recompensá-lo com mais C ou nutrientes minerais (Bücking & Shachar-Hill, 2005; Hammer et al., 2011; Kiers et al., 2011; Fellbaum et al., 2012, 2014). Um aumento na oferta de C pela planta leva à maior indução dos genes envolvidos com a assimilação de N (como *Glus*, *GSI* e *GS2*) e com a biossíntese da arginina (como *CPS*, *ASS* e *AL*), mas à uma baixa indução de *URE*, *CARI* e NRTs no micélio extrarradicular (Fellbaum et al., 2012, 2014), o que reduz o catabolismo e estimula a biossíntese e a transferência de arginina do micélio extrarradicular para o intrarradicular. Já no micélio intrarradicular, há uma maior indução de *URE*, *CARI*, *OAT1* e *OAT2* e uma baixa indução dos genes envolvidos com a biossíntese de arginina, o que favorece o catabolismo de arginina e previne a reassimilação do NH_4^+ liberado neste micélio (Cruz et al., 2007; Tian et al., 2010; Fellbaum et al., 2012; Koegel et al., 2015). Isto mostra que a planta hospedeira é capaz de regular a expressão gênica do fungo com a oferta de C e de estimular o transporte de N em direção ao espaço periarbuscular (Fellbaum et al., 2012).

Os FMA regulam o transporte de nutrientes para a planta hospedeira por meio da acumulação ou da remobilização de PolyP e arginina no micélio intrarradicular e da quantidade de C oferecida pela planta hospedeira, o que pode reduzir ou estimular,

em condição de baixo e alto suprimento de C, respectivamente, a quebra de PolyP e arginina para liberação de H_2PO_4^- e NH_4^+ no espaço periarbuscular (Bücking & Heyser, 2003; Bücking & Shachar-Hill, 2005; Kiers et al., 2011; Fellbaum et al., 2012).

A Figura 3 apresenta um modelo de absorção de N e P pela via de absorção por FMA, que inclui seu transporte e sua liberação no espaço periarbuscular e sua associação com o C. O micélio extrarradicular absorve o P e o N inorgânicos pelos transportadores de H_2PO_4^- , NH_4^+ e NO_3^- energizados pelas H^+ -ATPases da MP. O N é assimilado e concentrado principalmente sob a forma de arginina pela via GS-GOGAT, pela asparagina sintetase e pela rota anabólica do ciclo da ureia, enquanto o H_2PO_4^- é convertido em PolyP no micélio extrarradicular. Ainda neste micélio, a arginina é transportada para o vacúolo fúngico, onde se liga ao PolyP, que, junto como o aminoácido, é transportado para o micélio intrarradicular. Neste micélio, a arginina, através da rota catabólica do ciclo da ureia, e o PolyP são hidrolisados para liberação de NH_4^+ e H_2PO_4^- . O efluxo de H_2PO_4^- e NH_4^+ é dirigido ao espaço periarbuscular, a partir do qual a planta hospedeira absorve P e N por meio dos transportadores de H_2PO_4^- e NH_4^+ e da H^+ -ATPase localizados na membrana periarbuscular e induzíveis pela micorriza arbuscular. O P e o N absorvidos estimulam a fotossíntese e a liberação de sacarose em direção ao espaço periarbuscular, onde ocorre a hidrólise da sacarose pelas invertases ácidas da planta hospedeira e a absorção de hexoses por meio dos transportadores de monossacarídeos localizados na membrana plasmática do micélio intrarradicular.

Transporte de N e P do espaço periarbuscular para a planta

Transportadores de NH_4^+ na planta induzidos pela micorriza arbuscular

A micorriza arbuscular induz a expressão de alguns AMTs de plantas, como: LjAMT2;2, em *Lotus japonicus* (Regel) K.Larsen (Guether et al., 2009); GmAMT1.4, GmAMT3.1, GmAMT4.1 (mais fortemente induzido), GmAMT4.3 e GmAMT4.4, em soja [*Glycine max* (L.) Merr.] (Kobae et al., 2010); e OsAMT3.1, em arroz (Pérez-Tienda et al., 2014), e seus homólogos, SbAMT3;1 e SbAMT4, em sorgo (Koegel et al., 2013). Quatro membros (NPF2.2/PTR2, NPF1.3, NPF6.4 e NPF4.12) da família de transportadores de

NO_3^- /transportadores de peptídeos que transportam NO_3^- , NO_2^- , peptídeos, aminoácidos e fitormônios (auxina e ácidos abscísico e jasmônico) também são induzidos pela micorriza arbuscular (Drechsler et al., 2018).

O gene *LjAMT2;2*, ortólogo de *GmAMT4.1*, e o *SbAMT3;1*, ortólogo de *OsAMT3.1*, pertencentes à subfamília AMT2 e AMT3, respectivamente, codificam para AMTs de alta afinidade e estão localizados em células que contêm arbúsculos (Guether et al., 2009; Kobae et al., 2010; Koegel et al., 2013). Como o *GmAMT4.1* está localizado em ramificações

da membrana periarbuscular e não na região do tronco do arbúsculo, a transferência de NH_4^+ ocorre, de fato, nas ramificações do arbúsculo (Kobae et al., 2010). A expressão heteróloga de *LjAMT2;2*, *GmAMT4.1*, *SbAMT3;1* e *SbAMT4*, em levedura mutante (defectiva em MEP1, MEP2 e MEP3), complementa o defeito da estirpe para crescer na presença de 3,0, 1,5, e 1,0 mmol L^{-1} de NH_4^+ , respectivamente, o que indica que esses são genes de transportadores funcionais de NH_4^+ (Guether et al., 2009; Kobae et al., 2010; Koegel et al., 2013). O AMT *LjAMT2;2* é pH dependente – com altas taxas de absorção em pH ácido –, recruta o

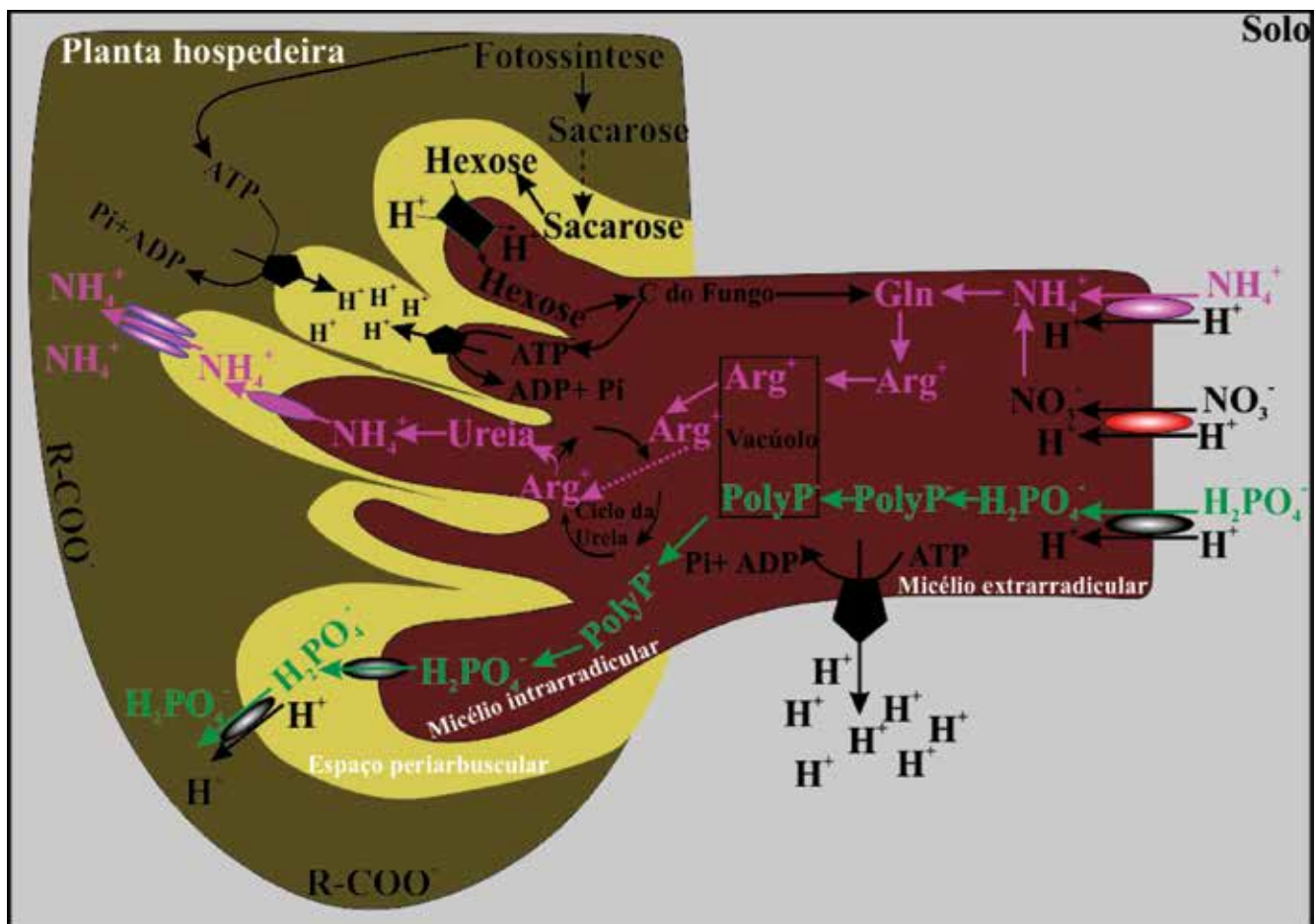


Figura 3. Modelo do transporte de N e P através da via de absorção por fungo micorrízico arbuscular. Destaca-se a absorção de P e N pelo micélio extrarradicular por meio dos transportadores de H_2PO_4^- (preto), NO_3^- (vermelho) ou NH_4^+ (rosa); a assimilação e a concentração de N dentro da arginina (Arg^+) e a conversão de H_2PO_4^- em polifosfato (PolyP); o transporte de Arg^+ e PolyP do micélio extrarradicular para o intrarradicular; a quebra da Arg^+ através da rota catabólica do ciclo da ureia e de PolyP em NH_4^+ e H_2PO_4^- , respectivamente, no micélio intrarradicular; o efluxo de H_2PO_4^- (verde) e NH_4^+ (rosa) para o espaço periarbuscular; e a subsequente absorção de H_2PO_4^- e NH_4^+ pela planta hospedeira por meio dos transportadores de H_2PO_4^- e NH_4^+ localizados na membrana periarbuscular da planta.

NH_4^+ no espaço periarbuscular e o desprotona (retira um próton) antes do seu transporte pela membrana, e libera NH_3 no citoplasma da planta (Guether et al., 2009; Lamoureux et al., 2010).

Recentemente, dois AMTs de *M. truncatula*, AMT2;3 e AMT2;4, foram identificados como tendo papel no ciclo dos arbúsculos (Breuillin-Sessoms et al., 2015). De acordo com estes autores, arbúsculos são prematuramente degradados em mutantes *mtpt4*, em que PT4 – transportador de H_2PO_4^- da planta induzível pela micorriza – não é expresso, o que é crítico para a absorção de H_2PO_4^- na interface apoplástica. Quando a planta cresce sob estresse de N, essa degradação prematura dos arbúsculos é reprimida pela expressão de AMT2;3, mas não pela de AMT2;4. Entretanto, apenas AMT2;4 foi considerado transportador funcional, uma vez que foi capaz de auxiliar no crescimento da levedura mutante, no ensaio de complementação de levedura (Breuillin-Sessoms et al., 2015). Isto sugere que AMT2;3 e AMT2;4 diferem quanto à sua função, e que AMT2;3 poderia desempenhar uma função mais sensível ou de sinalização que não está presente nos outros AMTs (Breuillin-Sessoms et al., 2015). Tem sido proposto que alguns transportadores de nutrientes induzíveis pela micorriza, localizados na membrana periarbuscular, também poderiam atuar como transceptores (Xie et al., 2013).

O transportador de H_2PO_4^- da planta, PT4, é induzido pela micorriza arbuscular

A micorriza arbuscular induz a expressão de alguns transportadores de plantas como MtPT4 (Javot et al., 2007) em *M. truncatula*, OsPT11 em arroz (Paszkowski et al., 2002) e AsPT1 em *Astragalus sinicus* L. (Xie et al., 2013). Esses transportadores estão localizados em um domínio específico da membrana periarbuscular e permitem que a planta tenha acesso ao H_2PO_4^- absorvido pelo micélio extrarradicular, por meio da energia do gradiente de potencial eletroquímico gerado pelas H^+ -ATPases (Krajinski et al., 2014; Wang et al., 2014). O MtPT4 mostra alta atividade para transportar H_2PO_4^- em condições ácidas (Harrison et al., 2002), sendo considerado um transportador de H_2PO_4^- da família PHT1, induzível pela micorriza arbuscular (Harrison et al., 2002; Volpe et al., 2016), como o LjPT4, um transportador encontrado em *L. japonicus* (Volpe et al., 2013). A partir da fusão do promotor do gene *LjPT4* com *Uida* – um gene repórter

que codifica a enzima fluorescente β -glucuronidase (GUS) –, observou-se que a atividade da GUS esteve concentrada em células que contêm arbúsculos, o que confirma que o transportador LjPT4 é induzível pela micorriza arbuscular (Volpe et al., 2016). O LjPT4 é fundamental para o desenvolvimento de simbiose funcional e facilita a transferência de fosfato do fungo para a planta (Volpe et al., 2016). As células que contêm os arbúsculos precisam do LjPT4 para sinalizar uma formação adequada do arbúsculo no fungo e para melhorar a absorção do fosfato na planta (Volpe et al., 2016). Quando este transportador é expresso em baixos níveis, as estruturas do fungo apresentam fenótipo anormal, com arbúsculos pequenos e tronco principal inchado e pouco ramificado (Javot et al., 2007; Krajinski et al., 2014; Wang et al., 2014). Ao se silenciar o gene *LjPT4* por meio de RNA interferente, 70% dos arbúsculos apresentaram fenótipo anormal na linhagem PT4i, mas observou-se morfologia normal na maioria dos arbúsculos na GUSi (controle) (Volpe et al., 2016). Conforme estes autores, com relação à concentração do fosfato na raiz, a linhagem PT4i apresentou menos P que a GUSi.

Os transportadores LjPT4 e MtPT4 são capazes de perceber as condições externas de H_2PO_4^- e também de regular a formação de raízes laterais e a interação com FMA (Volpe et al., 2016). O LjPT4 pode ter um modo de ação similar ao do AtNRT1.1 (Remans et al., 2006), um transceptor. Portanto, ao detectar a concentração de H_2PO_4^- no solo, o LjPT4 poderia ativar os fatores de transcrição envolvidos na formação de raízes laterais e que ainda precisam ser caracterizados (Volpe et al., 2016). A alta ramificação do sistema radicular sob baixas concentrações de H_2PO_4^- eventualmente aumentaria as chances de se encontrar FMA (Volpe et al., 2016).

A partir de experimentos de localização, com a fusão do promotor do gene à região codificante da proteína repórter GUS e a reação em cadeia da polimerase em tempo real, foi possível concluir que os transportadores LjPT4 e MtPT4 também são expressos no ápice das raízes, além de na membrana periarbuscular; os níveis de transcritos destes transportadores foram, ainda, dependentes dos níveis de fosfato (Volpe et al., 2016). Já os mutantes *mtpt4* mostraram aumento na expressão de um receptor-chave de auxina, METIR1, em baixas concentrações de P, o que aumenta a sensibilidade deste hormônio da planta, bem como a formação e

a emergência de raízes laterais (Pérez-Torres et al., 2008).

Efeito conjunto da nutrição com N e P na micorriza arbuscular

A colonização da planta hospedeira é controlada por mecanismos de “feedback” de N e P; portanto, estes dois nutrientes são determinantes para a simbiose micorriza arbuscular (Kiers et al., 2011; Fellbaum et al., 2012, 2014). A falta de P e N na planta, por exemplo, induz o transcriptoma de estresse por estes nutrientes, o que é favorável à colonização por FMA (Bücking & Kafle, 2015). Sob este tipo de estresse, a planta diminui os níveis de expressão dos genes de defesa e aumenta os dos genes envolvidos com a biossíntese de estrigolactona (Bonneau et al., 2013), que serve como um importante sinal para os FMA no solo, ao estimular a ramificação da sua hifa durante a fase pré-simbiótica (Besserer et al., 2006). Frequentemente, a alta disponibilidade de P reduz a colonização da planta por FMA, mas este efeito inibitório é invertido pela falta de N, que desencadeia sinais que promovem essa colonização (Nouri et al., 2014; Breuillin-Sessoms et al., 2015). Além disso, sob a falta ou baixas condições de N, respectivamente, os FMA podem escapar da degeneração dos seus arbúsculos em mutantes *mpt4* e a expressão dos transportadores de P induzidos pela micorriza arbuscular não é crítica para esta micorriza (Javot et al., 2011).

Fungos promotores de crescimento de plantas: eficiência de aproveitamento de fontes nitrogenadas

Fungos micorrízicos arbusculares

Há relatos dos efeitos negativos, neutros ou positivos da micorriza arbuscular na nutrição nitrogenada (George et al., 1995; Hawkins & George, 1999; Mensah et al., 2015). Quando o micélio extrarradicular do FMA *Glomus mosseae* foi suplementado com 0,2 e 2,0 mmol L⁻¹ de NH₄NO₃ marcado com ¹⁵N, observou-se o transporte de 1 a 7% deste composto, respectivamente, para o trigo (*Triticum aestivum* L.) 'Hano' (Hawkins & George, 1999). Contudo, estes autores concluíram que o suprimento de N pela hifa não foi suficiente para assegurar uma adequada nutrição da planta hospedeira sob condições limitantes de N. Além disso, estudos têm mostrado que os FMA podem aumentar a aquisição de N nas plantas colonizadas, quando comparadas ao controle não colonizado (Azcón-Aguilar et al., 1993;

Jin et al., 2005; Bücking & Kafle, 2015). Cabe destacar que a habilidade dos FMA de melhorar a nutrição nitrogenada da planta hospedeira foi relativamente dispersa dentro do filo Glomeromycota e que, devido à alta diversidade intraespecífica, o alto desempenho simbiótico de cada isolado independe da espécie de fungo a qual pertence (Mensah et al., 2015). Ainda de acordo com estes autores, entre os 31 isolados fúngicos testados, apenas 6 foram capazes de aumentar a biomassa de alfafa (*Medicago sativa* L.) em mais do que 170%, em relação à média, e promoveram um aumento de 2,4 vezes na concentração de N relativamente ao controle.

Estudos com raiz de cenoura transformada e suplementada com NO₃⁻ ou NH₄⁺ marcado com ¹⁵N mostraram que o micélio extrarradicular do FMA *G. intraradices* tem a capacidade de transferir de 30 (Govindarajulu et al., 2005) a 50% (Jin et al., 2005) de N para a raiz transformada, e que grande proporção da biomassa da raiz é formada após a marcação. No milho, 75% do N nas folhas foi absorvido pelo micélio extrarradicular de FMA (Tanaka & Yano, 2005). Além disso, o ¹⁵N de aminoácidos livres foi muito alto em raízes colonizadas após a adição de NO₃⁻ ou NH₄⁺ marcado com ¹⁵N ao compartimento fúngico, mesmo quando os níveis de N suplementados nas raízes colonizadas foram três vezes mais altos, ou seja, passaram de 4 para 12 mmol L⁻¹ de NO₃⁻ ou NH₄⁺. Isso mostra que a absorção de N pelo micélio extrarradicular e a sua translocação para as raízes colonizadas ocorre independentemente de as raízes da planta hospedeira estarem em condições limitantes de N ou não (Govindarajulu et al., 2005).

Saia et al. (2014) observaram aumento da biomassa do trigo duro (*Triticum durum* Desf.) durante a fase de perfilhamento quando inoculado com FMA, em comparação ao controle não inoculado, independentemente da fertilização com N. A micorriza arbuscular tem tido efeito positivo sobre o crescimento do trigo: a planta colonizada produziu mais do que 7 e 20% de biomassa que o controle não colonizado, sete e nove semanas após o transplântio (Saia et al., 2014).

Piriformospora indica

O fungo endofítico *P. indica* foi isolado do deserto de Thar, na Índia. Pertence à família Sebacinaceae (ordem Sebaciales) e coloniza raízes de diversas espécies de plantas, promovendo seu crescimento (Varma et al., 1999; Kumari et al., 2003). Assim

como acontece na simbiose micorrízica arbuscular (Bücking & Kafle, 2015), a simbiose de *P. indica* com raízes de plantas é acompanhada por uma alta aquisição de N (Sherameti et al., 2005). De fato, Cruz et al. (2013) observaram que a taxa de absorção de NH_4^+ marcado com ^{15}N pelo micélio extrarradicular foi maior na interação tomate-*P. indica* do que na tomate-*G. intraradices*, mas similar à quantidade de N transferida para as raízes de tomate. Da mesma forma, Sherameti et al. (2005) verificaram que as plântulas de tabaco (*Nicotiana tabacum* L.) inoculadas com *P. indica* foram maiores e mais pesadas, com incremento de $41,0 \pm 4,0\%$ na massa seca, $42,2 \pm 3,1\%$ no conteúdo de proteína, $21,4 \pm 4,4\%$ no conteúdo de N da parte aérea, e $50,2 \pm 4,2$ e $12,2 \pm 1,2\%$ na atividade da nitrato redutase NADH dependente da raiz e da parte aérea, respectivamente. Estes efeitos foram atribuídos à maior absorção de NO_3^- e expressão dos genes *Nia2* e *SEXI* que codificam NO_3^- redutase e glucano-água-diquinases, respectivamente, envolvidas no processo de degradação do amido. A expressão desses genes foi observada na raiz e na parte aérea de plântulas inoculadas com *P. indica*.

Trichoderma spp.

Trichoderma spp. são fungos endofíticos simbioses de plantas, capazes de colonizar suas raízes (células da epiderme e de córtex exterior) sem causar patologias, ao atuar como agentes de biocontrole de doenças e como promotores de crescimento de plantas (Harman et al., 2004; Shores et al., 2010; Harman, 2011). Esses fungos melhoram o crescimento e o desenvolvimento de plantas por meio da exsudação de auxina ou outros metabólitos (Contreras-Cornejo et al., 2009, 2014) que aumentam a hidrólise de ATP em H^+ -ATPases da MP, o que resulta em maior atividade da enzima ou em maior acidificação extracelular (Lopez-Coria et al., 2016). As auxinas e H^+ -ATPases da MP estimulam a alongação de pelos radiculares (Lopez-Coria et al., 2016) e a ramificação de raízes laterais, o que amplia a superfície radicular a ser colonizada pelo fungo e de absorção de água e nutrientes (Contreras-Cornejo et al., 2009); as H^+ -ATPases da MP ainda energizam os sistemas de transporte de nutrientes. Portanto, as plantas inoculadas apresentam melhor desempenho em diversos processos fisiológicos e indicadores de crescimento, o que se traduz em maior produtividade. De fato, em lavoura comercial de milho nos EUA, as plantas inoculadas com o agente de biocontrole

Trichoderma harzianum T-22 (Ascomiceto), a diferentes doses de N (20, 40, 80, 150 e 240 kg ha^{-1}), responderam mais rapidamente a doses menores ou iguais a 150 kg ha^{-1} , estando mais verdes e altas na fase do pendoamento e com maior rendimento de silagem e grãos na maturação, em comparação ao controle não inoculado (Harman, 2000). Este mesmos autores também relataram que as plantas inoculadas com T-22 apresentaram máxima produtividade com menos de 38% de N, quando comparadas ao controle não inoculado. Da mesma forma, indicadores de crescimento (altura da planta, número de folhas, área foliar e massa seca da parte aérea e da raiz), conteúdo de clorofila, ácidos nucleicos, proteína, amido e fitormônios foram incrementados em plantas de milho inoculadas com micélio seco ao ar ou com solução metabólica de T-22 (Akladios & Abbas, 2014). Além disso, as plantas de arroz inoculadas com *Trichoderma* spp. e cultivadas em condições de solo, em casa de vegetação, apresentaram incrementos na altura da planta, no número de folhas, no número de perfilhos, no comprimento de raiz, na massa fresca de raiz e em diversos processos fisiológicos, como taxa fotossintética, condutância estomacal, transpiração, concentração interna de CO_2 e eficiência do uso da água (Doni et al., 2014).

Dados obtidos em condições de campo com várias monocotiledôneas indicam que a quantidade aplicada de fertilizantes pode ser reduzida em 40–50% na presença de *Trichoderma*, sem redução de produtividade (Harman, 2011). Al-Ezerjawi & Kadhim (2014) encontraram aumentos em altura da planta, N total, conteúdo de clorofila a e b, peso de 1.000 grãos e rendimento de grãos em plantas de trigo cultivadas em condições de campo, com palhada de arroz tratada com *T. harzianum*.

Fungos endofíticos “dark septate”

Os fungos endofíticos “dark septate” (DSE) são ascomicetos, caracterizados por pigmentação escura, hifas septadas, microesclerodios que colonizam a epiderme e o córtex radicular inter e intracelularmente (Figura 4), e ubiquidade em raízes saudáveis de diversas plantas (Jumpponen & Trappe, 1998). Esses fungos foram inicialmente descritos por Melin (1922) como *Mycelium radicus astrovirens*, e o termo “dark septate endophytes” foi eventualmente introduzido por Stoyke & Currah (1991).

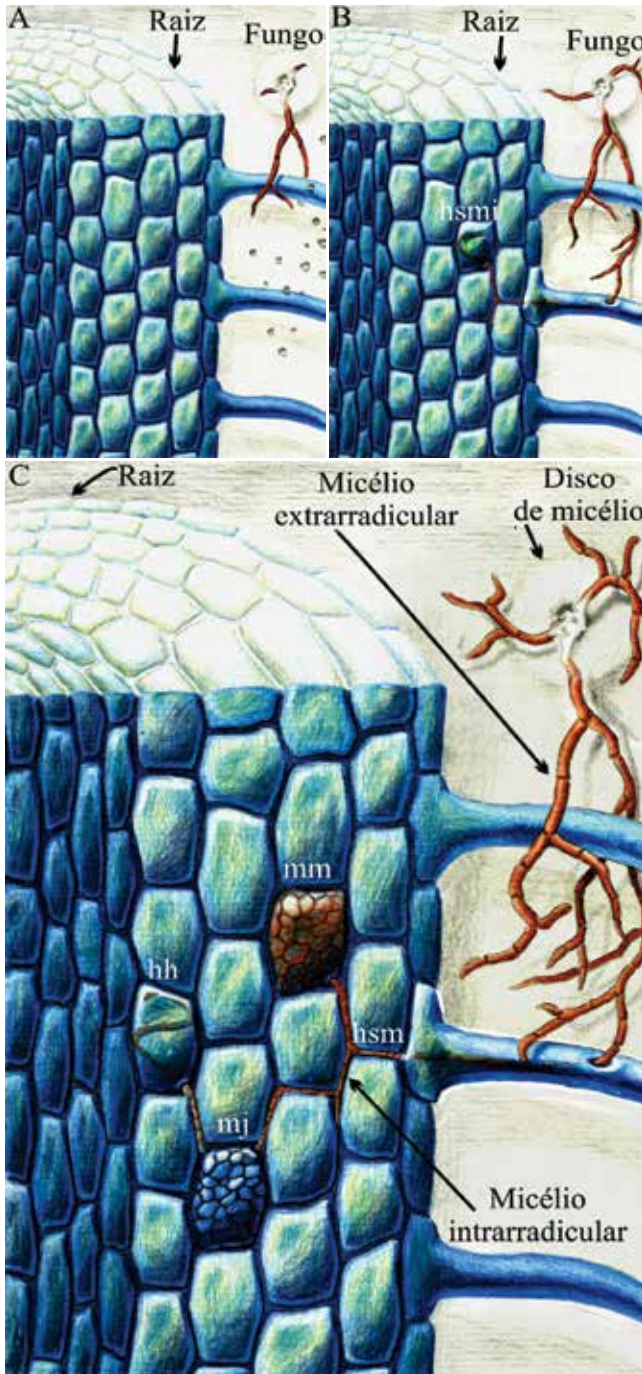


Figura 4. Raiz hipotética colonizada por fungo endofítico “dark septate” (DSE): A, ramificação, em direção ao sistema radicular, do micélio presente no disco do meio de cultura; B, penetração da hifa por meio do pelo radicular, para acessar as células do córtex; e C, formação de diversas estruturas do fungo DSE em células do córtex, com hifa septada melanizada e intracelular (hsmi), microescleródios melanizados (mm), microescleródios corados no estágio jovem (mj), hifa hialina septada e intracelular (hh) e hifa septada melanizada e intercelular (hsm).

Os fungos DSE constituem um grupo parafilético (Yuan et al., 2011), com espécies saprofíticas e simbióticas (Mandyam & Jumpponen, 2005) que frequentemente habitam solos oligotróficos em todas as regiões climáticas, como ambientes áridos, semiáridos (Barrow & Aaltonen, 2001; Barrow, 2003), polares (Gardes & Dahlberg, 1996) e tropicais (Pereira et al., 2011; Bonfim et al., 2016; Vergara et al., 2018a).

A forma como os fungos DSE estabelecem associações com a planta hospedeira ainda não é totalmente compreendida. No entanto, estudos indicam que a promoção do crescimento pode se dar tanto de forma indireta ou direta. A primeira ocorreria por meio da proteção da planta a estresses abióticos, como seca (Santos et al., 2017; Zhang et al., 2017), salinidade (Qin et al., 2017) e altas concentrações de metais pesados (Wei et al., 2016), bem como por meio da produção de fitormônios ou substâncias análogas (Berthelot et al., 2016). Já a segunda ocorreria pela facilitação de absorção de nutrientes, principalmente a partir de fontes orgânicas (Usuki & Narisawa, 2007; Vergara et al., 2018b). Em *Brassica campestris* L., foi constatada associação mutualista com o fungo DSE *Heteroconium chaetospora*, na qual o fungo fornece N para a planta e a planta C para o fungo, o que acarreta incrementos significativos na biomassa da planta (Usuki & Narisawa, 2007).

As melhores respostas de promoção de crescimento pelos fungos DSE são observadas quando se utilizam fontes orgânicas de N (Newsham, 2011; Qin et al., 2017). Contudo, devido à ocorrência generalizada desses fungos nos mais diversos ambientes (Gardes & Dahlberg, 1996; Sharma & Jha, 2012), é provável que também sejam capazes de auxiliar a planta na absorção de nutrientes de fontes inorgânicas (Usuki & Narisawa, 2007).

Usuki & Narisawa (2007) avaliaram a capacidade de *H. chaetospora* utilizar diferentes aminoácidos e fontes inorgânicas de N, e observaram aumento significativo na massa seca do fungo nos meios modificados com fontes orgânicas do nutriente, comparativamente ao suplementado com NH_4NO_3 ou sem N. Os mesmos autores, ao inocularem esse fungo em plantas de *B. campestris* suplementadas com as mesmas fontes de N, verificaram que a inoculação promoveu o uso de todos os aminoácidos e NaNO_3 , com efeitos no crescimento da planta. Resultados semelhantes têm sido relatados

na literatura (Diene et al., 2013; Mahmoud & Narisawa, 2013).

Em contraste, em pepino (*Cucumis sativus* L.) inoculado com o DSE *Pseudosigmoidea ibarakiensis* e suplementado apenas com leucina, houve redução de 44% na massa seca da planta (Diene et al., 2013). Entretanto, em plantas de arroz inoculadas com fungos DSE, crescidas em condições controladas e suplementadas com NH_4NO_3 , foram observados incrementos significativos em matéria seca da planta, N-amino livre, açúcares solúveis e número de perfilhos, bem como alteração dos parâmetros cinéticos (K_m e $V_{\text{máx}}$) da absorção de NO_3^- (Vergara et al., 2018a). Estes autores, com base em Zhang et al. (2012), deduziram que os acúmulos de açúcares solúveis relatados podem estar relacionados ao aumento do conteúdo de clorofila e à eficiência quântica do fotossistema II em plantas inoculadas com fungos DSE, o que indica que estes fungos também podem melhorar a eficiência da atividade fotossintética da planta hospedeira.

Agricultura de baixo uso de insumos

A revolução verde foi necessária para a resolução dos problemas de fome que permearam a humanidade logo após a Segunda Guerra Mundial (Chardon et al., 2012). Entretanto, como não foram bem avaliados ou simplesmente negligenciados na época, os impactos negativos das técnicas usadas para aumentar a produtividade dos agrossistemas começam a emergir somente agora, com destaque para mortandade de peixes pela eutrofização de cursos de água (córregos, lagos e rios), descobrimento de nitrosaminas (substâncias cancerígenas) nos seres humanos (Alaburda & Nishihara, 1998) e emissão de gases de efeito estufa (Cerri et al., 2007). Esses efeitos, aos poucos, despertam a humanidade para o uso de menos insumos na agricultura, o que também ajuda a diminuir as altas despesas dos agricultores devido ao uso excessivo de fertilizantes (Chardon et al., 2012). Além disso, os recursos não renováveis rochas fosfatadas e depósitos de fosfato utilizados para a produção de fertilizantes fosfatados estão se esgotando; inclusive, algumas análises indicam que, se a taxa atual de consumo continuar, as reservas mundiais devem durar por apenas aproximadamente 125 anos (Gilbert, 2009). Embora a produção de um inóculo de qualidade, isto é, livre de impurezas, de FMA seja limitada por eles

serem biotróficos obrigatórios, estes fungos são uma excelente estratégia para contornar os problemas supracitados.

Os FMA apresentam, portanto, enorme potencial para exploração de solos oligotróficos, sem precisar aumentar o nutriente na solução do solo, pelas seguintes razões: alta afinidade dos transportadores do micélio extrarradicular do fungo para absorver N (Pérez-Tienda et al., 2012) e H_2PO_4^- (Thomson et al., 1990; Maldonado-Mendoza et al., 2001); transporte de N para o micélio intrarradicular através da arginina (Govindarajulu et al., 2005; Tian et al., 2010); e indução de H^+ -ATPases da planta (Ferrol et al., 2002; Krajinski et al., 2014; Wang et al., 2014). Como esses fungos são capazes de contribuir com 20–75% do N total da planta (Govindarajulu et al., 2005; Jin et al., 2005; Tanaka & Yano, 2005), são uma abordagem potencial para reduzir a emissão de gases de efeitos estufa e a contaminação de mananciais de água. Estes atributos dos FMA podem ser ainda mais importantes para assegurar um fornecimento adequado de alimentos aos países em desenvolvimento, onde os custos com fertilizantes são muito altos, especialmente para os pequenos agricultores.

Considerações finais

Apesar de os FMA serem biotróficos obrigatórios, apresentam um genoma, já sequenciado e caracterizado, com repertório enzimático envolvido com a absorção e o metabolismo de N e P, o que mostra a especialização desse grupo de fungos para extrair nutrientes minerais do solo. Isto tem levado ao aumento de pesquisas sobre outros fungos biotróficos facultativos como *P. indica*, *Trichoderma* sp. e fungos DSE, ainda pouco estudados. Em FMA, a aquisição de nutrientes pelo micélio extrarradicular depende da H^+ -ATPase da membrana plasmática HA5 e dos transportadores de NH_4^+ , AMT1, e de H_2PO_4^- , PT. Enquanto o N absorvido pelo micélio extrarradicular de FMA é assimilado e concentrado na forma de arginina por meio da via glutamina sintetase-glutamato sintase, da asparagina sintetase e da rota anabólica do ciclo da ureia, o H_2PO_4^- é convertido em polifosfato. A arginina e o polifosfato são transportados para o micélio intrarradicular, onde são hidrolisados e convertidos em NH_4^+ e H_2PO_4^- . Estes nutrientes são liberados no espaço periarbuscular e induzem a H^+ -ATPase HA1 e os transportadores

de NH_4^+ , AMT4.1 e AMT3;1, e de H_2PO_4^- , PT4, localizados na membrana periarbuscular, para que se inicie a transferência bidirecional de nutrientes, em que a planta hospedeira recebe os nutrientes minerais e o fungo, o C. Embora ainda sejam necessários mais estudos, como, por exemplo, para caracterização de transportadores de NO_3^- no micélio extrarradicular de FMA e na planta hospedeira, está claro que este grupo de fungos pode afetar o crescimento da planta pela absorção de N e P, bem como alterar as características agrônomicas de uma determinada cultura. Entretanto, deve-se investigar com qual manejo o agrossistema poderia maximizar os efeitos benéficos desses fungos.

Os parâmetros cinéticos mais favoráveis, como os baixos valores de K_m do micélio extrarradicular dos FMA para a absorção de N e P e a indução de H^+ -ATPases da planta, mostram o enorme potencial dos fungos endofíticos para exploração de solos oligotróficos, sem precisar aumentar a concentração de nutrientes na solução do solo. Além disso, esses parâmetros podem ajudar melhoristas de plantas a selecionar genótipos com parâmetros cinéticos mais sensíveis na detecção de nutrientes presentes no solo, o que melhoraria a eficiência de recuperação dos fertilizantes aplicados, reduziria gastos com fertilizantes e aumentaria a dependência da planta nos fungos simbiotes.

O conhecimento construído a partir de estudos com a simbiose micorrizica arbuscular pode auxiliar no entendimento de outras interações entre plantas e outros fungos, como *P. indica*, *Trichoderma* sp. e fungos DSE, que têm sido identificados como promotores de crescimento. Também pode, eventualmente, possibilitar comparações entre essas diferentes simbioses, para avaliar qual delas é mais viável em termos agrônomicos, e até mesmo complementar os benefícios de cada uma por meio da coinoculação de diferentes fungos em uma única planta. Cruz et al. (2013), por exemplo, empregaram raízes transformadas de tomate e a técnica isotópica com ^{15}N para comparar as taxas de absorção e a quantidade de ^{15}N transferido do micélio extrarradicular do FMA *G. intraradices* e *P. indica* para a planta hospedeira, e observaram que *P. indica* apresenta maior taxa de absorção de ^{15}N ; no entanto, ambos os fungos transferiram a mesma quantidade de ^{15}N para a planta hospedeira. Além disso, a coinoculação de fungos micorrizicos e DSE já ocorre de forma espontânea na natureza, e há vários

relatos na literatura da coexistência desses fungos no mesmo sistema radicular (Das & Kayang, 2010); contudo, o sinergismo entre a planta hospedeira e esses fungos ainda não está claro.

Referências

- AKLADIOUS, S.A.; ABBAS, S.M. Application of *Trichoderma harzianum* T22 as a biofertilizer potential in maize growth. **Journal of Plant Nutrition**, v.37, p.30-49, 2014. DOI: <http://dx.doi.org/10.1080/01904167.2013.829100>.
- AL-EZERJAWI, N.H.; KADHIM, J.H. Effect of two isolates of *Trichoderma harzianum* on total nitrogen, chlorophyll a & b contents and yield of wheat (*Triticum aestivum* L.) class Eba'a-95. **International Journal of Science and Research**, v.3, p.1078-1083, 2014. Disponível em: <<https://www.ijsr.net/archive/v3i8/MDIwMTUzMjg=.pdf>>. Acesso em: 16 ago. 2016.
- ALABURDA, J.; NISHIHARA, L. Presença de compostos de nitrogênio em águas de poços. **Revista de Saúde Pública**, v.32, p.160-165, 1998.
- ARANGO, M.; GÉVAUDANT, F.; OUFATTOLE, M.; BOUTRY, M. The plasma membrane proton pump ATPase: the significance of gene subfamilies. **Planta**, v.216, p.355-365, 2003. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00425-002-0856-8>.
- AZCÓN-AGUILAR, C.; ALBA, C.; MONTILLA, M.; BAREA, J.M. Isotopic (^{15}N) evidence of the use of less available N forms by VA mycorrhizas. **Symbiosis**, v.15, p.39-48, 1993.
- BAGO, B.; VIERHEILIG, H.; PICHÉ, Y.; AZCÓN-AGUILAR, C. Nitrate depletion and pH changes induced by the extraradical mycelium of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* grown in monoxenic culture. **New Phytologist**, v.133, p.273-280, 1996. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.1996.tb01894.x>.
- BAILLY, J.; DEBAUD, J.-C.; VERNER, M.-C.; PLASSARD, C.; CHALOT, M.; MARMEISSE, R.; FRAISSINET-TACHET, L. How does a symbiotic fungus modulate expression of its host-plant nitrite reductase? **New Phytologist**, v.175, p.155-165, 2007. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02066.x>.
- BALESTRINI, R.; GÓMEZ-ARIZA, J.; LANFRANCO, L.; BONFANTE, P. Laser microdissection reveals that transcripts for five plant and one fungal phosphate transporter genes are contemporaneously present in arbusculated cells. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, v.20, p.1055-1062, 2007. DOI: <http://dx.doi.org/10.1094/MPMI-20-9-1055>.
- BALESTRINI, R.; LANFRANCO, L. Fungal and plant gene expression in arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Mycorrhiza**, v.16, p.509-524, 2006. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00572-006-0069-2>.
- BAPAUME, L.; REINHARDT, D. How membranes shape plant symbioses: signaling and transport in nodulation and arbuscular mycorrhiza. **Frontiers in Plant Science**, v.3, art.223, 2012. DOI: <http://dx.doi.org/10.3389/fpls.2012.00223>.

- BARROW, J.R. Atypical morphology of dark septate fungal root endophytes of *Bouteloua* in arid southwestern USA rangelands. **Mycorrhiza**, v.13, p.239-247, 2003. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00572-003-0222-0>.
- BARROW, J.R.; AALTONEN, R.E. Evaluation of the internal colonization of *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt. roots by dark septate fungi and the influence of host physiological activity. **Mycorrhiza**, v.11, p.199-205, 2001. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s005720100111>.
- BENEDETTO, A.; MAGURNO, F.; BONFANTE, P.; LANFRANCO, L. Expression profiles of a phosphate transporter gene (*GmosPT*) from the endomycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. **Mycorrhiza**, v.15, p.620-627, 2005. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00572-005-0006-9>.
- BERTHELOT, C.; LEYVAL, C.; FOULON, J.; CHALOT, M.; BLAUDEZ, D. Plant growth promotion, metabolite production and metal tolerance of dark septate endophytes isolated from metal-polluted poplar phytomanagement sites. **FEMS Microbiology Ecology**, v.92, fiw144, 2016. DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/femsec/fiw144>.
- BESSERER, A.; PUECH-PAGÈS, V.; KIEFER, P.; GOMEZ-ROLDAN, V.; JAUNEAU, A.; ROY, S.; PORTAIS, J.-C.; ROUX, C.; BÉCARD, G.; SÉJALON-DELMAS, N. Strigolactones stimulate arbuscular mycorrhizal fungi by activating mitochondria. **PLoS Biology**, v.4, e226, 2006. DOI: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pbio.0040226>.
- BONFANTE, P.; GENRE, A. Mechanisms underlying beneficial plant-fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. **Nature Communications**, v.1, art.48, 2010. DOI: <http://dx.doi.org/10.1038/ncomms1046>.
- BONFANTE, P.; REQUENA, N. Dating in the dark: how roots respond to fungal signals to establish arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Current Opinion in Plant Biology**, v.14, p.451-457, 2011. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.pbi.2011.03.014>.
- BONFIM, J.A.; VASCONCELLOS, R.L.F.; BALDESIN, L.F.; SIEBER, T.N.; CARDOSO, E.J.B.N. Dark septate endophytic fungi of native plants along an altitudinal gradient in the Brazilian Atlantic forest. **Fungal Ecology**, v.20, p.202-210, 2016. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.funeco.2016.01.008>.
- BONNEAU, L.; HUGUET, S.; WIPF, D.; PAULY, N.; TRUONG, H.-N. Combined phosphate and nitrogen limitation generates a nutrient stress transcriptome favorable for arbuscular mycorrhizal symbiosis in *Medicago truncatula*. **New Phytologist**, v.199, p.188-202, 2013. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/nph.12234>.
- BREUILLIN-SESSOMS, F.; FLOSS, D.S.; GOMEZ, S.K.; PUMPLIN, N.; DING, Y.; LEVESQUE-TREMBLAY, V.; NOAR, R.D.; DANIELS, D.A.; BRAVO, A.; EAGLESHAM, J.B.; BENEDITO, V.A.; UDVARDI, M.K.; HARRISON, M.J. Suppression of arbuscule degeneration in *Medicago truncatula* phosphate transporter 4 mutants is dependent on the ammonium transporter 2 family protein AMT2;3. **The Plant Cell**, v.27, p.1352-1366, 2015. DOI: <http://dx.doi.org/10.1105/tpc.114.131144>.
- BUCHER, M. Functional biology of plant phosphate uptake at root and mycorrhiza interfaces. **New Phytologist**, v.173, p.11-26, 2007. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01935.x>.
- BÜCKING, H.; HEYSER, W. Uptake and transfer of nutrients in ectomycorrhizal associations: interactions between photosynthesis and phosphate nutrition. **Mycorrhiza**, v.13, p.59-68, 2003. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00572-002-0196-3>.
- BÜCKING, H.; KAFLE, A. Role of arbuscular mycorrhizal fungi in the nitrogen uptake of plants: current knowledge and research gaps. **Agronomy**, v.5, p.587-612, 2015. DOI: <http://dx.doi.org/10.3390/agronomy5040587>.
- BÜCKING, H.; SHACHAR-HILL, Y. Phosphate uptake, transport and transfer by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* is stimulated by increased carbohydrate availability. **New Phytologist**, v.165, p.899-912, 2005. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01274.x>.
- BUN-YA, M.; NISHIMURA, M.; HARASHIMA, S.; OSHIMA, Y. The *PHO84* gene of *Saccharomyces cerevisiae* encodes an inorganic phosphate transporter. **Molecular and Cellular Biology**, v.11, p.3229-3238, 1991. DOI: <http://dx.doi.org/10.1128/MCB.11.6.3229>.
- CALABRESE, S.; PÉREZ-TIENDA, J.; ELLERBECK, M.; ARNOULD, C.; CHATAGNIER, O.; BOLLER, T.; SCHÜßLER, A.; BRACHMANN, A.; WIPF, D.; FERROL, N.; COURTY, P.-E. GintAMT3 – a low-affinity ammonium transporter of the arbuscular mycorrhizal *Rhizophagus irregularis*. **Frontiers in Plant Science**, v.7, art.679, 2016. DOI: <http://dx.doi.org/10.3389/fpls.2016.00679>.
- CERRI, C.E.P.; SPAROVEK, G.; BERNOUX, M.; EASTERLING, W.E.; MELILLO, J.M.; CERRI, C.C. Tropical agriculture and global warming: impacts and mitigation options. **Scientia Agricola**, v.64, p.83-99, 2007.
- CHARDON, F.; NOËL, V.; MASCLAUX-DAUBRESSE, C. Exploring NUE in crops and in *Arabidopsis* ideotypes to improve yield and seed quality. **Journal of Experimental Botany**, v.63, p.3401-3412, 2012. DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/err353>.
- CLIQUET, J.-B.; STEWART, G.R. Ammonia assimilation in *Zea mays* L. infected with a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus fasciculatum*. **Plant Physiology**, v.101, p.865-871, 1993. DOI: <http://dx.doi.org/10.1104/pp.101.3.865>.
- CONTRERAS-CORNEJO, H.A.; MACÍAS-RODRÍGUEZ, L.; ALFARO-CUEVAS, R.; LÓPEZ-BUCIO, J. *Trichoderma* spp. improve growth of *Arabidopsis* seedlings under salt stress through enhanced root development, osmolite production, and Na⁺ elimination through root exudates. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, v.27, p.503-514, 2014. DOI: <http://dx.doi.org/10.1094/MPMI-09-13-0265-R>.
- CONTRERAS-CORNEJO, H.A.; MACÍAS-RODRÍGUEZ, L.; CORTÉS-PENAGOS, C.; LÓPEZ-BUCIO, J. *Trichoderma virens*, a plant beneficial fungus, enhances biomass production and promotes lateral root growth through an auxin-dependent mechanism in *Arabidopsis*. **Plant Physiology**, v.149, p.1579-1592, 2009. DOI: <http://dx.doi.org/10.1104/pp.108.130369>.
- CRUZ, C.; EGSGAARD, H.; TRUJILLO, C.; AMBUS, P.; REQUENA, N.; MARTINS-LOUÇÃO, M.A.; JAKOBSEN, I. Enzymatic evidence for the key role of arginine in nitrogen translocation by arbuscular mycorrhizal fungi. **Plant Physiology**,

- v.144, p.782-792, 2007. DOI: <http://dx.doi.org/10.1104/pp.106.090522>.
- CRUZ, C.; FEGGHI, Z.; MARTINS-LOUÇÃO, M.A.; VARMA, A. Plant nitrogen use efficiency may be improved through symbiosis with *Piriformospora indica*. In: VARMA, A.; KOST, G.; OELMÜLLER, R. (Ed.). *Piriformospora indica*: sebacinales and their biotechnological applications. Heidelberg: Springer, 2013. p.285-293. (Soil Biology, 33). DOI: http://dx.doi.org/10.1007/978-3-642-33802-1_17.
- D'APUZZO, E.; ROGATO, A.; SIMON-ROSIN, U.; EL ALAOUI, H.; BARBULOVA, A.; BETTI, M.; DIMOU, M.; KATINAKIS, P.; MARQUEZ, A.; MARINI, A.-M.; UDVARDI, M.K.; CHIURAZZI, M. Characterization of three functional high-affinity ammonium transporters in *Lotus japonicus* with differential transcriptional regulation and spatial expression. **Plant Physiology**, v.134, p.1763-1774, 2004. DOI: <http://dx.doi.org/10.1104/pp.103.034322>.
- DAS, P.; KAYANG, H. Association of dark septate endophytes and arbuscular mycorrhizal fungi in potato under field conditions in the northeast region of India. **Mycology**, v.1, p.171-178, 2010. DOI: <http://dx.doi.org/10.1080/21501203.2010.517787>.
- DIENE, O.; WANG, W.; NARISAWA, K. *Pseudosigmoidea ibarakiensis* sp. nov., a dark septate endophytic fungus from a cedar forest in Ibaraki, Japan. **Microbes and Environments**, v.28, p.381-387, 2013. DOI: <http://dx.doi.org/10.1264/jsme2.ME13002>.
- DONI, F.; ISAHAK, A.; CHE MOHD ZAIN, C.R.; WAN YUSOFF, W.M. Physiological and growth response of rice plants (*Oryza sativa* L.) to *Trichoderma* spp. inoculants. **AMB Express**, v.4, art.45, 2014. DOI: <http://dx.doi.org/10.1186/s13568-014-0045-8>.
- DRECHSLER, N.; COURTY, P.-E.; BRULÉ, D.; KUNZE, R. Identification of arbuscular mycorrhiza-inducible *Nitrate Transporter 1/Peptide Transporter Family (NPF)* genes in rice. **Mycorrhiza**, v.28, p.93-100, 2018. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00572-017-0802-z>.
- DUBY, G.; BOUTRY, M. The plant plasma membrane proton pump ATPase: a highly regulated P-type ATPase with multiple physiological roles. **Pflügers Archiv – European Journal of Physiology**, v.457, p.645-655, 2009. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00424-008-0457-x>.
- FAURE, S.; CLIQUET, J.-B.; THEPHANY, G.; BOUCAUD, J. Nitrogen assimilation in *Lolium perenne* colonized by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus fasciculatum*. **New Phytologist**, v.138, p.411-417, 1998. DOI: <http://dx.doi.org/10.1046/j.1469-8137.1998.00127.x>.
- FELLBAUM, C.R.; GACHOMO, E.W.; BEESETTY, Y.; CHOUDHARI, S.; STRAHAN, G.D.; PFEFFER, P.E.; KIERS, E.T.; BÜCKING, H. Carbon availability triggers fungal nitrogen uptake and transport in arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.109, p.2666-2671, 2012. DOI: <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1118650109>.
- FELLBAUM, C.R.; MENSAH, J.A.; CLOOS, A.J.; STRAHAN, G.E.; PFEFFER, P.E.; KIERS, E.T.; BÜCKING, H. Fungal nutrient allocation in common mycorrhizal networks is regulated by the carbon source strength of individual host plants. **New Phytologist**, v.203, p.646-656, 2014. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/nph.12827>.
- FERROL, N.; BAREA, J.M.; AZCÓN-AGUILAR, C. The plasma membrane H⁺-ATPase gene family in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. **Current Genetics**, v.37, p.112-118, 2000. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s002940050017>.
- FERROL, N.; POZO, M.J.; ANTELO, M.; AZCÓN-AGUILAR, C. Arbuscular mycorrhizal symbiosis regulates plasma membrane H⁺-ATPase gene expression in tomato plants. **Journal of Experimental Botany**, v.53, p.1683-1687, 2002. DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/erf014>.
- FIORILLI, V.; LANFRANCO, L.; BONFANTE, P. The expression of *GintPT*, the phosphate transporter of *Rhizophagus irregularis*, depends on the symbiotic status and phosphate availability. **Planta**, v.237, p.1267-1277, 2013. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00425-013-1842-z>.
- GACHOMO, E.; ALLEN, J.W.; PFEFFER, P.E.; GOVINDARAJULU, M.; DOUDS, D.D.; JIN, H.; NAGAHASHI, G.; LAMMERS, P.J.; SHACHAR-HILL, Y.; BÜCKING, H. Germinating spores of *Glomus intraradices* can use internal and exogenous nitrogen sources for *de novo* biosynthesis of amino acids. **New Phytologist**, v.184, p.399-411, 2009. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02968.x>.
- GARDES, M.; DAHLBERG, A. Mycorrhizal diversity in arctic and alpine tundra: an open question. **New Phytologist**, v.133, p.147-157, 1996. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.1996.tb04350.x>.
- GAXIOLA, R.A.; PALMGREN, M.G.; SCHUMACHER, K. Plant proton pumps. **FEBS Letters**, v.581, p.2204-2214, 2007. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.febslet.2007.03.050>.
- GENRE, A.; CHABAUD, M.; BALZERGUE, C.; PUECH-PAGÈS, V.; NOVERO, M.; REY, T.; FOURNIER, J.; ROCHANGE, S.; BÉCARD, G.; BONFANTE, P.; BARKER, D.G. Short-chain chitin oligomers from arbuscular mycorrhizal fungi trigger nuclear Ca²⁺ spiking in *Medicago truncatula* roots and their production is enhanced by strigolactone. **New Phytologist**, v.198, p.179-189, 2013. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/nph.12146>.
- GEORGE, E.; MARSCHNER, H.; JAKOBSEN, I. Role of arbuscular mycorrhizal fungi in uptake of phosphorus and nitrogen from soil. **Critical Reviews in Biotechnology**, v.15, p.257-270, 1995. DOI: <http://dx.doi.org/10.3109/07388559509147412>.
- GIANINAZZI-PEARSON, V.; ARNOULD, C.; OUFATTOLE, M.; ARANGO, M.; GIANINAZZI, S. Differential activation of H⁺-ATPase genes by an arbuscular mycorrhizal fungus in root cells of transgenic tobacco. **Planta**, v.211, p.609-613, 2000. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s004250000323>.
- GIANINAZZI-PEARSON, V.; SMITH, S.E.; GIANINAZZI, S.; SMITH, F.A. Enzymatic studies on the metabolism of vesicular-arbuscular mycorrhizas. **New Phytologist**, v.117, p.61-74, 1991. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.1991.tb00945.x>.
- GILBERT, N. Environment: the disappearing nutrient. **Nature**, v.461, p.716-718, 2009. DOI: <http://dx.doi.org/10.1038/461716a>.
- GOMEZ, S.K.; JAVOT, H.; DEEWATTHANAWONG, P.; TORRES-JEREZ, I.; TANG, Y.; BLANCAFLOR, E.B.;

- UDVARDI, M.K.; HARRISON, M.J. *Medicago truncatula* and *Glomus intraradices* gene expression in cortical cells harboring arbuscules in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. **BMC Plant Biology**, v.9, p.1-19, 2009. DOI: <http://dx.doi.org/10.1186/1471-2229-9-10>.
- GOVINDARAJULU, M.; PFEFFER, P.E.; JIN, H.; ABUBAKER, J.; DOUDS, D.D.; ALLEN, J.W.; BÜCKING, H.; LAMMERS, P.J.; SHACHAR-HILL, Y. Nitrogen transfer in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Nature**, v.435, p.819-823, 2005. DOI: <http://dx.doi.org/10.1038/nature03610>.
- GUESCINI, M.; ZEPPA, S.; PIERLEONI, R.; SISTI, D.; STOCCHI, L.; STOCCHI, V. The expression profile of the *Tuber borchii* nitrite reductase suggests its positive contribution to host plant nitrogen nutrition. **Current Genetics**, v.51, p.31-41, 2007. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00294-006-0105-y>.
- GUETHER, M.; NEUHÄUSER, B.; BALESTRINI, R.; DYNOWSKI, M.; LUDEWIG, U.; BONFANTE, P. A mycorrhizal-specific ammonium transporter from *Lotus japonicus* acquires nitrogen released by arbuscular mycorrhizal fungi. **Plant Physiology**, v.150, p.73-83, 2009. DOI: <http://dx.doi.org/10.1104/pp.109.136390>.
- HAJONG, S.; KUMARIA, S.; TANDON, P. Comparative study of key phosphorus and nitrogen metabolizing enzymes in mycorrhizal and non-mycorrhizal plants of *Dendrobium chrysanthum* Wall. ex Lindl. **Acta Physiologiae Plantarum**, v.35, p.2311-2322, 2013. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s11738-013-1268-z>.
- HAMMER, E.C.; PALLON, J.; WALLANDER, H.; OLSSON, P.A. Tit for tat? A mycorrhizal fungus accumulates phosphorus under low plant carbon availability. **FEMS Microbiology Ecology**, v.76, p.236-244, 2011. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1574-6941.2011.01043.x>.
- HARMAN, G.E. Multifunctional fungal plant symbionts: new tools to enhance plant growth and productivity. **New Phytologist**, v.189, p.647-649, 2011. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03614.x>.
- HARMAN, G.E. Myths and dogmas of biocontrol changes in perceptions derived from research on *Trichoderma harzianum* T-22. **Plant Disease**, v.84, p.377-393, 2000. DOI: <http://dx.doi.org/10.1094/PDIS.2000.84.4.377>.
- HARMAN, G.E.; HOWELL, C.R.; VITERBO, A.; CHET, I.; LORITO, M. *Trichoderma* species – opportunistic, avirulent plant symbionts. **Nature Reviews Microbiology**, v.2, p.43-56, 2004. DOI: <http://dx.doi.org/10.1038/nrmicro797>.
- HARRISON, M.J. Cellular programs for arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Current Opinion in Plant Biology**, v.15, p.691-698, 2012. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.pbi.2012.08.010>.
- HARRISON, M.J. Signaling in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Annual Review of Microbiology**, v.59, p.19-42, 2005. DOI: <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.micro.58.030603.123749>.
- HARRISON, M.J.; DEWBRE, G.R.; LIU, J. A phosphate transporter from *Medicago truncatula* involved in the acquisition of phosphate released by arbuscular mycorrhizal fungi. **The Plant Cell**, v.14, p.2413-2429, 2002. DOI: <http://dx.doi.org/10.1105/tpc.004861>.
- HARRISON, M.J.; VAN BUUREN, M.L. A phosphate transporter from the mycorrhizal fungus *Glomus versiforme*. **Nature**, v.378, p.626-629, 1995. DOI: <http://dx.doi.org/10.1038/378626a0>.
- HAWKINS, H.-J.; GEORGE, E. Effect of plant nitrogen status on the contribution of arbuscular mycorrhizal hyphae to plant nitrogen uptake. **Physiologia Plantarum**, v.105, p.694-700, 1999. DOI: <http://dx.doi.org/10.1034/j.1399-3054.1999.105414.x>.
- HILDEBRANDT, U.; SCHMELZER, E.; BOTHE, H. Expression of nitrate transporter genes in tomato colonized by an arbuscular mycorrhizal fungus. **Physiologia Plantarum**, v.115, p.125-136, 2002. DOI: <http://dx.doi.org/10.1034/j.1399-3054.2002.1150115.x>.
- HOLFORD, I.C.R. Soil phosphorus: its measurement, and its uptake by plants. **Australian Journal of Soil Research**, v.35, p.227-240, 1997. DOI: <http://dx.doi.org/10.1071/S96047>.
- HOWITT, S.M.; UDVARDI, M.K. Structure, function and regulation of ammonium transporters in plants. **Biochimica et Biophysica Acta. Biomembranes**, v.1465, p.152-170, 2000. DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/S0005-2736\(00\)00136-X](http://dx.doi.org/10.1016/S0005-2736(00)00136-X).
- JAKOBSEN, I.; ABBOTT, L.K.; ROBSON, A.D. External hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Trifolium subterraneum* L. **New Phytologist**, v.120, p.371-380, 1992. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.1992.tb01077.x>.
- JANICKA-RUSSAK, M. Plant plasma membrane H⁺-ATPase in adaptation of plants to abiotic stresses. In: SHANKER, A.K.; VENKATESWARLU, B. (Ed.). **Abiotic stress response in plants-physiological, biochemical and genetic perspectives**. Rijeka: InTech, 2011. p.197-218. DOI: <http://dx.doi.org/10.5772/24121>.
- JAVELLE, A.; CHALOT, M.; SÖDERSTRÖM, B.; BOTTON, B. Ammonium and methylamine transport by the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus* and ectomycorrhizas. **FEMS Microbiology Ecology**, v.30, p.355-366, 1999. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1574-6941.1999.tb00663.x>.
- JAVELLE, A.; MOREL, M.; RODRÍGUEZ-PASTRANA, B.-R.; BOTTON, B.; ANDRÉ, B.; MARINI, A.-M.; BRUN, A.; CHALOT, M. Molecular characterization, function and regulation of ammonium transporters (Amt) and ammonium-metabolizing enzymes (GS, NADP-GDH) in the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma cylindrosporium*. **Molecular Microbiology**, v.47, p.411-430, 2003. DOI: <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2958.2003.03303.x>.
- JAVELLE, A.; RODRÍGUEZ-PASTRANA, B.-R.; JACOB, C.; BOTTON, B.; BRUN, A.; ANDRÉ, B.; MARINI, A.-M.; CHALOT, M. Molecular characterization of two ammonium transporters from the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma cylindrosporium*. **FEBS Letters**, v.505, p.393-398, 2001. DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/S0014-5793\(01\)02802-2](http://dx.doi.org/10.1016/S0014-5793(01)02802-2).
- JAVOT, H.; PENMETS, R.V.; BREUILLIN, F.; BHATTARAI, K.K.; NOAR, R.D.; GOMEZ, S.K.; ZHANG, Q.; COOK, D.R.; HARRISON, M.J. *Medicago truncatula* mtpt4 mutants reveal a role for nitrogen in the regulation of arbuscule degeneration in arbuscular mycorrhizal symbiosis. **The Plant Journal**, v.68, p.954-965, 2011. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-313X.2011.04746.x>.
- JAVOT, H.; PENMETS, R.V.; TERZAGHI, N.; COOK, D.R.; HARRISON, M.J. A *Medicago truncatula* phosphate transporter

- indispensable for the arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.104, p.1720-1725, 2007. DOI: <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0608136104>.
- JENNINGS, D.H. **The physiology of fungal nutrition**. Cambridge: Cambridge University Press, 1995. DOI: <http://dx.doi.org/10.1017/CBO9780511525421>.
- JIN, H.; PFEFFER, P.E.; DOUDS, D.D.; PIOTROWSKI, E.; LAMMERS, P.J.; SHACHAR-HILL, Y. The uptake, metabolism, transport and transfer of nitrogen in an arbuscular mycorrhizal symbiosis. **New Phytologist**, v.168, p.687-696, 2005. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01536.x>.
- JONGBLOED, R.H.; CLEMENT, J.M.A.M.; BORST-PAUWELS, G.W.F.H. Kinetics of NH_4^+ and K^+ uptake by ectomycorrhizal fungi. Effect of NH_4^+ on K^+ uptake. **Physiologia Plantarum**, v.83, p.427-432, 1991. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1399-3054.1991.tb00116.x>.
- JUMPPONEN, A.; TRAPPE, J.M. Dark septate endophytes: a review of facultative biotrophic root-colonizing fungi. **New Phytologist**, v.140, p.295-310, 1998. DOI: <http://dx.doi.org/10.1046/j.1469-8137.1998.00265.x>.
- KALDORF, M.; SCHMELZER, E.; BOTHE, H. Expression of maize and fungal nitrate reductase genes in arbuscular mycorrhiza. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, v.11, p.439-448, 1998. DOI: <http://dx.doi.org/10.1094/MPMI.1998.11.6.439>.
- KARANDASHOV, V.; BUCHER, M. Symbiotic phosphate transport in arbuscular mycorrhizas. **Trends in Plant Science**, v.10, p.22-29, 2005. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.tplants.2004.12.003>.
- KERCHOVE D'EXAERDE, A. de; SUPPLY, P.; GOFFEAU, A. Subcellular traffic of the plasma membrane H^+ -ATPase in *Saccharomyces cerevisiae*. **Yeast**, v.12, p.907-916, 1996. DOI: [http://dx.doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-0061\(199608\)12:10<907::AID-YEA10>3.0.CO;2-2](http://dx.doi.org/10.1002/(SICI)1097-0061(199608)12:10<907::AID-YEA10>3.0.CO;2-2).
- KERSTEN, M.A.S.H.; ARNINKHOF, M.J.C.; OP DEN CAMP, H.J.M.; VAN GRIENSVEN, L.J.L.D.; VAN DER DRIFT, C. Transport of amino acids and ammonium in mycelium of *Agaricus bisporus*. **Biochimica et Biophysica Acta. General Subjects**, v.1428, p.260-272, 1999. DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/S0304-4165\(99\)00093-8](http://dx.doi.org/10.1016/S0304-4165(99)00093-8).
- KIERS, E.T.; DUHAMEL, M.; BEESETTY, Y.; MENSAH, J.A.; FRANKEN, O.; VERBRUGGEN, E.; FELLBAUM, C.R.; KOWALCHUK, G.A.; HART, M.M.; BAGO, A.; PALMER, T.M.; WEST, S.A.; VANDENKOORNHUYSE, P.; JANSMA, J.; BÜCKING, H. Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. **Science**, v.333, p.880-882, 2011. DOI: <http://dx.doi.org/10.1126/science.1208473>.
- KOBAE, Y.; TAMURA, Y.; TAKAI, S.; BANBA, M.; HATA, S. Localized expression of arbuscular mycorrhiza-inducible ammonium transporters in soybean. **Plant & Cell Physiology**, v.51, p.1411-1415, 2010. DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/pcp/pcq099>.
- KOEGEL, S.; AIT LAHMIDI, N.; ARNOULD, C.; CHATAGNIER, O.; WALDER, F.; INEICHEN, K.; BOLLER, T.; WIPF, D.; WIEMKEN, A.; COURTY, P.E. The family of ammonium transporters (AMT) in *Sorghum bicolor*: two AMT members are induced locally, but not systemically in roots colonized by arbuscular mycorrhizal fungi. **New Phytologist**, v.198, p.853-865, 2013. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/nph.12199>.
- KOEGEL, S.; BRULÉ, D.; WIEMKEN, A.; BOLLER, T.; COURTY, P.-E. The effect of different nitrogen sources on the symbiotic interaction between *Sorghum bicolor* and *Glomus intraradices*: expression of plant and fungal genes involved in nitrogen assimilation. **Soil Biology & Biochemistry**, v.86, p.159-163, 2015. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.03.003>.
- KRAJINSKI, F.; COURTY, P.-E.; SIEH, D.; FRANKEN, P.; ZHANG, H.; BUCHER, M.; GERLACH, N.; KRYVORUCHKO, I.; ZOELLER, D.; UDVARDI, M.; HAUSE, B. The H^+ -ATPase HA1 of *Medicago truncatula* is essential for phosphate transport and plant growth during arbuscular mycorrhizal symbiosis. **The Plant Cell**, v.26, p.1808-1817, 2014. DOI: <http://dx.doi.org/10.1105/tpc.113.120436>.
- KUMARI, R.; KISHAN, H.; BHOON, Y.K.; VARMA, A. Colonization of cruciferous plants by *Piriformospora indica*. **Current Science**, v.85, p.1672-1674, 2003.
- LAMOUREUX, G.; JAVELLE, A.; BADAY, S.; WANG, S.; BERNÈCHE, S. Transport mechanisms in the ammonium transporter family. **Transfusion Clinique et Biologique**, v.17, p.168-175, 2010. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.traci.2010.06.004>.
- LIU, J.; LIU, J.; CHEN, A.; JI, M.; CHEN, J.; YANG, X.; GU, M.; QU, H.; XU, G. Analysis of tomato plasma membrane H^+ -ATPase gene family suggests a mycorrhiza-mediated regulatory mechanism conserved in diverse plant species. **Mycorrhiza**, v.26, p.645-656, 2016. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00572-016-0700-9>.
- LÓPEZ-CORIA, M.; HERNÁNDEZ-MENDOZA, J.L.; SÁNCHEZ-NIETO, S. *Trichoderma asperellum* induces maize seedling growth by activating the plasma membrane H^+ -ATPase. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, v.29, p.797-806, 2016. DOI: <http://dx.doi.org/10.1094/mpmi-07-16-0138-r>.
- LÓPEZ-PEDROSA, A.; GONZÁLEZ-GUERRERO, M.; VALDERAS, A.; AZCÓN-AGUILAR, C.; FERROL, N. *GintAMT1* encodes a functional high-affinity ammonium transporter that is expressed in the extraradical mycelium of *Glomus intraradices*. **Fungal Genetics and Biology**, v.43, p.102-110, 2006. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.fgb.2005.10.005>.
- MAHMOUD, R.S.; NARISAWA, K. A new fungal endophyte, *Scolecobasidium humicola*, promotes tomato growth under organic nitrogen conditions. **PLoS One**, v.8, e78746, 2013. DOI: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0078746>.
- MAILLET, F.; POINSOT, V.; ANDRÉ, O.; PUECH-PAGÈS, V.; HAOUY, A.; GUEUNIER, M.; CROMER, L.; GIRAUDET, D.; FORMEY, D.; NIEBEL, A.; MARTINEZ, E.A.; DRIGUEZ, H.; BÉCARD, G.; DÉNARIÉ, J. Fungal lipochitoooligosaccharide symbiotic signals in arbuscular mycorrhiza. **Nature**, v.469, p.58-64, 2011. DOI: <http://dx.doi.org/10.1038/nature09622>.
- MALDONADO-MENDOZA, I.E.; DEWBRE, G.R.; HARRISON, M.J. A Phosphate transporter gene from the extra-radical mycelium of an arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* is regulated in response to phosphate in

- the environment. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, v.14, p.1140-1148, 2001. DOI: <http://dx.doi.org/10.1094/MPMI.2001.14.10.1140>.
- MANDYAM, K.; JUMPPONEN, A. Seeking the elusive function of the root-colonising dark septate endophytic fungi. **Studies in Mycology**, v.53, p.173-189, 2005. DOI: <http://dx.doi.org/10.3114/sim.53.1.173>.
- MARINI, A.M.; SOUSSI-BOUDEKOU, S.; VISSERS, S.; ANDRE, B. A family of ammonium transporters in *Saccharomyces cerevisiae*. **Molecular and Cellular Biology**, v.17, p.4282-4293, 1997. DOI: <http://dx.doi.org/10.1128/mcb.17.8.4282>.
- MARINI, A.-M.; VISSERS, S.; URRESTARAZU, A.; ANDRÉ, B. Cloning and expression of the *MEPI* gene encoding an ammonium transporter in *Saccharomyces cerevisiae*. **The Embo Journal**, v.13, p.3456-3463, 1994.
- MARZLUF, G.A. Regulation of nitrogen metabolism in mycelial fungi. In: BRAMBL, R.; MARZLUF, G.A. (Ed.). **Biochemistry and molecular biology**. Heidelberg: Springer, 1996. p.357-368. (The mycota: a comprehensive treatise on fungi as experimental systems for basic and applied research, 3).
- MELIN, E. On the mycorrhizas of *Pinus sylvestris* L. and *Picea abies* Karst. A preliminary note. **Journal of Ecology**, v.9, p.254-257, 1922. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/2255406>.
- MENSAH, J.A.; KOCH, A.M.; ANTUNES, P.M.; KIERS, E.T.; HART, M.; BÜCKING, H. High functional diversity within species of arbuscular mycorrhizal fungi is associated with differences in phosphate and nitrogen uptake and fungal phosphate metabolism. **Mycorrhiza**, v.25, p.533-546, 2015. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00572-015-0631-x>.
- MONTANINI, B.; MORETTO, N.; SORAGNI, E.; PERCUDANI, R.; OTTONELLO, S. A high-affinity ammonium transporter from the mycorrhizal ascomycete *Tuber borchii*. **Fungal Genetics and Biology**, v.36, p.22-34, 2002. DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/S1087-1845\(02\)00001-4](http://dx.doi.org/10.1016/S1087-1845(02)00001-4).
- MURPHY, P.J.; LANGRIDGE, P.; SMITH, S.E. Cloning plant genes differentially expressed during colonization of roots of *Hordeum vulgare* by the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. **New Phytologist**, v.135, p.291-301, 1997. DOI: <http://dx.doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00652.x>.
- NAVARRO, F.J.; MACHÍN, F.; MARTÍN, Y.; SIVERIO, J.M. Down-regulation of eukaryotic nitrate transporter by nitrogen-dependent ubiquitinylation. **Journal of Biological Chemistry**, v.281, p.13268-13274, 2006. DOI: <http://dx.doi.org/10.1074/jbc.M601253200>.
- NEWSHAM, K.K. A meta-analysis of plant responses to dark septate root endophytes. **New Phytologist**, v.190, p.783-793, 2011. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03611.x>.
- NOURI, E.; BREUILLIN-SESSOMS, F.; FELLER, U.; REINHARDT, D. Phosphorus and nitrogen regulate arbuscular mycorrhizal symbiosis in *Petunia hybrida*. **PLoS One**, v.9, e90841, 2014. DOI: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0090841>.
- OLDROYD, G.E.D. Speak, friend, and enter: signalling systems that promote beneficial symbiotic associations in plants. **Nature Reviews Microbiology**, v.11, p.252-263, 2013. DOI: <http://dx.doi.org/10.1038/nrmicro2990>.
- OLSSON, P.A.; RAHM, J.; ALIASGHARZAD, N. Carbon dynamics in mycorrhizal symbioses is linked to carbon costs and phosphorus benefits. **FEMS Microbiology Ecology**, v.72, p.125-131, 2010. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1574-6941.2009.00833.x>.
- PARNISKE, M. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. **Nature Reviews Microbiology**, v.6, p.763-775, 2008. DOI: <http://dx.doi.org/10.1038/nrmicro1987>.
- PASZKOWSKI, U.; KROKEN, S.; ROUX, C.; BRIGGS, S.P. Rice phosphate transporters include an evolutionarily divergent gene specifically activated in arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.99, p.13324-13329, 2002. DOI: <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.202474599>.
- PEREIRA, G.M.D.; RIBEIRO, K.G.; FERNANDES JÚNIOR, P.I.; VITAL, M.J.S.; KASUYA, M.C.M.; ZILLI, J.É. Ocorrência de fungos endofíticos “dark septate” em raízes de *Oryza glumaepatula* na Amazônia. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.46, p.331-334, 2011. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-204X2011000300015>.
- PÉREZ-TIENDA, J.; CORRÊA, A.; AZCÓN-AGUILAR, C.; FERROL, N. Transcriptional regulation of host NH₄⁺ transporters and GS/GOGAT pathway in arbuscular mycorrhizal rice roots. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.75, p.1-8, 2014. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.11.029>.
- PÉREZ-TIENDA, J.; TESTILLANO, P.S.; BALESTRINI, R.; FIORILLI, V.; AZCÓN-AGUILAR, C.; FERROL, N. GintAMT2, a new member of the ammonium transporter family in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. **Fungal Genetics and Biology**, v.48, p.1044-1055, 2011. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.fgb.2011.08.003>.
- PÉREZ-TIENDA, J.; VALDERAS, A.; CAMAÑES, G.; GARCÍA-AGUSTÍN, P.; FERROL, N. Kinetics of NH₄⁺ uptake by the arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis*. **Mycorrhiza**, v.22, p.485-491, 2012. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00572-012-0452-0>.
- PÉREZ-TORRES, C.-A.; LÓPEZ-BUCIO, J.; CRUZ-RAMÍREZ, A.; IBARRA-LACLETTE, E.; DHARMASIRI, S.; ESTELLE, M.; HERRERA-ESTRELLA, L. Phosphate availability alters lateral root development in *Arabidopsis* by modulating auxin sensitivity via a mechanism involving the TIR1 auxin receptor. **The Plant Cell**, v.20, p.3258-3272, 2008. DOI: <http://dx.doi.org/10.1105/tpc.108.058719>.
- PUMPLIN, N.; HARRISON, M.J. Live-Cell imaging reveals periarbuscular membrane domains and organelle location in *Medicago truncatula* roots during arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Plant Physiology**, v.151, p.809-819, 2009. DOI: <http://dx.doi.org/10.1104/pp.109.141879>.
- QIN, Y.; PAN, X.; KUBICEK, C.; DRUZHININA, I.; CHENTHAMARA, K.; LABBÉ, J.; YUAN, Z. Diverse plant-associated pleosporalean fungi from saline areas: ecological tolerance and nitrogen-status dependent effects on plant growth. **Frontier Microbiology**, v.8, art.158, 2017. DOI: <http://dx.doi.org/10.3389/fmicb.2017.00158>.

- RANI, B.; MADAN, S.; SHARMA, K.D.; POOJA, M.K.B.; KUMAR, A. Effect of mycorrhizal colonization on nitrogen and phosphorous metabolism in wheat (*Triticum aestivum* L.) under water deficit stress. **International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences**, v.6, p.916-929, 2017. DOI: <http://dx.doi.org/10.20546/ijcmas.2017.610.110>.
- REDECKER, D.; KODNER, R.; GRAHAM, L.E. Glomalean fungi from the Ordovician. **Science**, v.289, p.1920-1921, 2000. DOI: <http://dx.doi.org/10.1126/science.289.5486.1920>.
- REMANS, T.; NACRY, P.; PERVENT, M.; FILLEUR, S.; DIATLOFF, E.; MOUNIER, E.; TILLARD, P.; FORDE, B.G.; GOJON, A. The *Arabidopsis* NRT1.1 transporter participates in the signaling pathway triggering root colonization of nitrate-rich patches. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.103, p.19206-19211, 2006. DOI: <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0605275103>.
- REQUENA, N.; BREUNINGER, M.; FRANKEN, P.; OCÓN, A. Symbiotic status, phosphate, and sucrose regulate the expression of two plasma membrane H⁺-ATPase genes from the mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. **Plant Physiology**, v.132, p.1540-1549, 2003. DOI: <http://dx.doi.org/10.1104/pp.102.019042>.
- RYAN, M.H.; MCCULLY, M.E.; HUANG, C.X. Relative amounts of soluble and insoluble forms of phosphorus and other elements in intraradical hyphae and arbuscules of arbuscular mycorrhizas. **Functional Plant Biology**, v.34, p.457-464, 2007. DOI: <http://dx.doi.org/10.1071/FP06242>.
- SAIA, S.; BENÍTEZ, E.; GARCÍA-GARRIDO, J.M.; SETTANNI, L.; AMATO, G.; GIAMBALVO, D. The effect of arbuscular mycorrhizal fungi on total plant nitrogen uptake and nitrogen recovery from soil organic material. **Journal of Agricultural Science**, v.152, p.370-378, 2014. DOI: <http://dx.doi.org/10.1017/S002185961300004X>.
- SANTOS, S.G. dos; SILVA, P.R.A. da; GARCIA, A.C.; ZILLI, J.E.; BERBARA, R.L.L. Dark septate endophyte decreases stress on rice plants. **Brazilian Journal of Microbiology**, v.48, p.333-341, 2017. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.bjm.2016.09.018>.
- SHARMA, B.B.; JHA, D.K. Arbuscular mycorrhiza and dark septate fungal associations in medicinal and aromatic plants of Guwahati. **Journal of Microbiology and Biotechnology Research**, v.2, p.212-222, 2012. Disponível em: <<https://jmbonline.com/index.php/JMBR/article/view/101>>. Acesso em: 6 jun. 2016.
- SHERAMETI, I.; SHAHOLLARI, B.; VENUS, Y.; ALTSCHMIED, L.; VARMA, A.; OELMÜLLER, R. The endophytic fungus *Piriformospora indica* stimulates the expression of nitrate reductase and the starch-degrading enzyme glucan-water dikinase in tobacco and *Arabidopsis* roots through a homeodomain transcription factor that binds to a conserved motif in their promoters. **Journal of Biological Chemistry**, v.280, p.26241-26247, 2005. DOI: <http://dx.doi.org/10.1074/jbc.M500447200>.
- SHORESH, M.; HARMAN, G.E.; MASTOURI, F. Induced systemic resistance and plant responses to fungal biocontrol agents. **Annual Review of Phytopathology**, v.48, p.21-43, 2010. DOI: <http://dx.doi.org/10.1146/annurev-phyto-073009-114450>.
- SMITH, S.E.; READ, D.J. **Mycorrhizal Symbiosis**. 3rd ed. London: Academic Press, 2008. 145-187p.
- SMITH, S.E.; SMITH, F.A. Fresh perspectives on the roles of arbuscular mycorrhizal fungi in plant nutrition and growth. **Mycologia**, v.104, p.1-13, 2012. DOI: <http://dx.doi.org/10.3852/11-229>.
- SMITH, S.E.; SMITH, F.A. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. **Annual Review of Plant Biology**, v.62, p.227-250, 2011. DOI: <http://dx.doi.org/10.1146/annurev-arplant-042110-103846>.
- SOLAIMAN, M.Z.; EZAWA, T.; KOJIMA, T.; SAITO, M. Polyphosphates in intraradical and extraradical hyphae of an arbuscular mycorrhizal fungus, *Gigaspora margarita*. **Applied and Environmental Microbiology**, v.65, p.5604-5606, 1999. Disponível em: <<http://aem.asm.org/content/65/12/5604.abstract>>. Acesso em: 16 ago. 2016.
- SOLAIMAN, M.Z.; SAITO, M. Phosphate efflux from intraradical hyphae of *Gigaspora margarita* in vitro and its implication for phosphorus translocation. **New Phytologist**, v.151, p.525-533, 2001. DOI: <http://dx.doi.org/10.1046/j.0028-646x.2001.00182.x>.
- SPERANDIO, M.V.L.; SANTOS, L.A.; BUCHER, C.A.; FERNANDES, M.S.; SOUZA, S.R. de. Isoforms of plasma membrane H⁺-ATPase in rice root and shoot are differentially induced by starvation and resupply of NO₃⁻ or NH₄⁺. **Plant Science**, v.180, p.251-258, 2011. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.plantsci.2010.08.018>.
- STOYKE, G.; CURRAH, R.S. Endophytic fungi from the mycorrhizae of alpine ericoid plants. **Canadian Journal of Botany**, v.69, p.347-352, 1991. DOI: <http://dx.doi.org/10.1139/b91-047>.
- STRUCK, C.; HAHN, M.; MENDGEN, K. Plasma membrane H⁺-ATPase activity in spores, germ tubes, and haustoria of the rust fungus *Uromyces viciae-fabae*. **Fungal Genetics and Biology**, v.20, p.30-35, 1996. DOI: <http://dx.doi.org/10.1006/fgbi.1996.0006>.
- SUBRAMANIAN, K.S.; CHAREST, C. Arbuscular mycorrhizae and nitrogen assimilation in maize after drought and recovery. **Physiologia Plantarum**, v.102, p.285-296, 1998. DOI: <http://dx.doi.org/10.1034/j.1399-3054.1998.1020217.x>.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MØLLER, I.M.; MURPHY, A. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. 6.ed. Porto Alegre: Artmed, 2017. 888p.
- TANAKA, Y.; YANO, K. Nitrogen delivery to maize via mycorrhizal hyphae depends on the form of N supplied. **Plant, Cell & Environment**, v.28, p.1247-1254, 2005. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01360.x>.
- TEMPLE, S.J.; VANCE, C.P.; GANTT, J.S. Glutamate synthase and nitrogen assimilation. **Trends in Plant Science**, v.3, p.51-56, 1998. DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/S1360-1385\(97\)01159-X](http://dx.doi.org/10.1016/S1360-1385(97)01159-X).
- THOMSON, B.D.; CLARKSON, D.T.; BRAIN, P. Kinetics of phosphorus uptake by the germ-tubes of the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, *Gigaspora margarita*. **New Phytologist**, v.116, p.647-653, 1990. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.1990.tb00550.x>.

- TIAN, C.; KASIBORSKI, B.; KOUL, R.; LAMMERS, P.J.; BÜCKING, H.; SHACHAR-HILL, Y. Regulation of the nitrogen transfer pathway in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: gene characterization and the coordination of expression with nitrogen flux. **Plant Physiology**, v.153, p.1175-1187, 2010. DOI: <http://dx.doi.org/10.1104/pp.110.156430>.
- TISSERANT, E.; KOHLER, A.; DOZOLME-SEDDAS, P.; BALESTRINI, R.; BENABDELLAH, K.; COLARD, A.; CROLL, D.; SILVA, C. da; GOMEZ, S.K.; KOUL, R.; FERROL, N.; FIORILLI, V.; FORMEY, D.; FRANKEN, Ph.; HELBER, N.; HIJRI, M.; LANFRANCO, L.; LINDQUIST, E.; LIU, Y.; MALBREIL, M.; MORIN, E.; POULAIN, J.; SHAPIRO, H.; VAN TUINEN, D.; WASCHKE, A.; AZCÓN-AGUILAR, C.; BÉCARD, G.; BONFANTE, P.; HARRISON, M.J.; KÜSTER, H.; LAMMERS, P.; PASZKOWSKI, U.; REQUENA, N.; RENSING, S.A.; ROUX, C.; SANDERS, I.R.; SHACHAR-HILL, Y.; TUSKAN, G.; YOUNG, J.P.W.; GIANINAZZI-PEARSON, V.; MARTIN, F. The transcriptome of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* (DAOM 197198) reveals functional tradeoffs in an obligate symbiont. **New Phytologist**, v.193, p.755-769, 2012. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03948.x>.
- TISSERANT, E.; MALBREIL, M.; KUO, A.; KOHLER, A.; SYMEONIDI, A.; BALESTRINI, R.; CHARRON, P.; DUENSING, N.; FREI DIT FREY, N.; GIANINAZZI-PEARSON, V.; GILBERT, L.B.; HANDA, Y.; HERR, J.R.; HIJRI, M.; KOUL, R.; KAWAGUCHI, M.; KRAJINSKI, F.; LAMMERS, P.J.; MASCLAUX, F.G.; MURAT, C.; MORIN, E.; NDIKUMANA, S.; PAGNI, M.; PETITPIERRE, D.; REQUENA, N.; ROSIKIEWICZ, P.; RILEY, R.; SAITO, K.; SAN CLEMENTE, H.; SHAPIRO, H.; VAN TUINEN, D.; BÉCARD, G.; BONFANTE, P.; PASZKOWSKI, U.; SHACHAR-HILL, Y.Y.; TUSKAN, G.A.; YOUNG, J.P.W.; SANDERS, I.R.; HENRISSAT, B.; RENSING, S.A.; GRIGORIEV, I.V.; CORRADI, N.; ROUX, C.; MARTIN, F. Genome of an arbuscular mycorrhizal fungus provides insight into the oldest plant symbiosis. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.110, p.20117-20122, 2013. DOI: <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1313452110>.
- USUKI, F.; NARISAWA, K. A mutualistic symbiosis between a dark septate endophytic fungus, *Heteroconium chaetospora*, and a nonmycorrhizal plant, *Chinese cabbage*. **Mycologia**, v.99, p.175-184, 2007. DOI: <http://dx.doi.org/10.1080/15572536.2007.11832577>.
- VANCE, C.P.; UHDE-STONE, C.; ALLAN, D.L. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. **New Phytologist**, v.157, p.423-447, 2003. DOI: <http://dx.doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00695.x>.
- VARMA, A.; VERMA, S.; SUDHA; SAHAY, N.; BÜTEHORN, B.; FRANKEN, P. *Piriformospora indica*, a cultivable plant-growth-promoting root endophyte. **Applied and Environmental Microbiology**, v.65, p.2741-2744, 1999. Disponível em: <<https://aem.asm.org/content/aem/65/6/2741.full.pdf>>. Acesso em: 30 abr. 2016.
- VÁZQUEZ, M.; BAREA, J.M.; AZCÓN, R. Impact of soil nitrogen concentration on *Glomus* spp.-*Sinorhizobium* interactions as affecting growth, nitrate reductase activity and protein content of *Medicago sativa*. **Biology and Fertility of Soils**, v.34, p.57-63, 2001. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s003740100373>.
- VERGARA, C.; ARAUJO, K.E.C.; ALVES, L.S.; SOUZA, S.R. de; SANTOS, L.A.; SANTA-CATARINA, C.; SILVA, K. da; PEREIRA, G.M.D.; XAVIER, G.R.; ZILLI, J.É. Contribution of dark septate fungi to the nutrient uptake and growth of rice plants. **Brazilian Journal of Microbiology**, v.49, p.67-78, 2018a. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.bjm.2017.04.010>.
- VERGARA, C.; ARAUJO, K.E.C.; URQUIAGA, S.; SANTA-CATARINA, C.; SCHULTZ, N.; ARAUJO, E. da S.; BALIEIRO, F. de C.; XAVIER, G.R.; ZILLI, J.É. Dark septate endophytic fungi increase green manure-¹⁵N recovery efficiency, N contents, and micronutrients in rice grains. **Frontiers in Plant Science**, v.9, art.613, 2018b. DOI: <http://dx.doi.org/10.3389/fpls.2018.00613>.
- VERSAW, W.K. A phosphate-repressible, high-affinity phosphate permease is encoded by the *pho-5+* gene of *Neurospora crassa*. **Gene**, v.153, p.135-139, 1995. DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/0378-1119\(94\)00814-9](http://dx.doi.org/10.1016/0378-1119(94)00814-9).
- VIERECK, N.; HANSEN, P.E.; JAKOBSEN, I. Phosphate pool dynamics in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* studied by in vivo ³¹P NMR spectroscopy. **New Phytologist**, v.162, p.783-794, 2004. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01048.x>.
- VOLPE, V.; DELL'AGLIO, E.; BONFANTE, P. The *Lotus japonicus* *MAMI* gene links root development, arbuscular mycorrhizal symbiosis and phosphate availability. **Plant Signaling & Behavior**, v.8, e23414, 2013. DOI: <http://dx.doi.org/10.4161/psb.23414>.
- VOLPE, V.; GIOVANNETTI, M.; SUN, X.-G.; FIORILLI, V.; BONFANTE, P. The phosphate transporters LjPT4 and MtPT4 mediate early root responses to phosphate status in non mycorrhizal roots. **Plant, Cell & Environment**, v.39, p.660-671, 2016. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/pce.12659>.
- WANG, E.; SCHORNACK, S.; MARSH, J.F.; GOBBATO, E.; SCHWESSINGER, B.; EASTMOND, P.; SCHULTZE, M.; KAMOUN, S.; OLDROYD, G.E.D. A common signaling process that promotes mycorrhizal and oomycete colonization of plants. **Current Biology**, v.22, p.2242-2246, 2012. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2012.09.043>.
- WANG, E.; YU, N.; BANO, S.A.; LIU, C.; MILLER, A.J.; COUSINS, D.; ZHANG, X.; RATET, P.; TADEGE, M.; MYSORE, K.S.; DOWNIE, J.A.; MURRAY, J.D.; OLDROYD, G.E.D.; SCHULTZE, M. A H⁺-ATPase that energizes nutrient uptake during mycorrhizal symbioses in rice and *Medicago truncatula*. **The Plant Cell**, v.26, p.1818-1830, 2014. DOI: <http://dx.doi.org/10.1105/tpc.113.120527>.
- WEI, Y.-F.; LI, T.; LI, L.-F.; WANG, J.-L.; CAO, G.-H.; ZHAO, Z.-W. Functional and transcript analysis of a novel metal transporter gene *EpNramp* from a dark septate endophyte (*Exophiala pisciphila*). **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v.124, p.363-368, 2016. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecoenv.2015.11.008>.
- XIE, X.; HUANG, W.; LIU, F.; TANG, N.; LIU, Y.; LIN, H.; ZHAO, B. Functional analysis of the novel mycorrhiza-specific phosphate transporter AsPT1 and PHT1 family from *Astragalus sinicus* during the arbuscular mycorrhizal symbiosis. **New Phytologist**, v.198, p.836-852, 2013. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/nph.12188>.

XIE, X.; LIN, H.; PENG, X.; XU, C.; SUN, Z.; JIANG, K.; HUANG, A.; WU, X.; TANG, N.; SALVIOLI, A.; BONFANTE, P.; ZHAO, B. Arbuscular mycorrhizal symbiosis requires a phosphate transceptor in the *Gigaspora margarita* fungal symbiont. **Molecular Plant**, v.9, p.1583-1608, 2016. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.molp.2016.08.011>.

YANG, S.-Y.; GRØNLUND, M.; JAKOBSEN, I.; GROTEMEYER, M.S.; RENTSCH, D.; MIYAO, A.; HIROCHIKA, H.; KUMAR, C.S.; SUNDARESAN, V.; SALAMIN, N.; CATAUSAN, S.; MATTES, N.; HEUER, S.; PASZKOWSKI, U. Nonredundant regulation of rice arbuscular mycorrhizal symbiosis by two members of the *PHOSPHATE TRANSPORTER1* gene family. **The Plant Cell**, v.24, p.4236-4251, 2012. DOI: <http://dx.doi.org/10.1105/tpc.112.104901>.

YUAN, Z.-L.; SU, Z.-Z.; MAO, L.-J.; PENG, Y.-Q.; YANG, G.-M.; LIN, F.-C.; ZHANG, C.-L. Distinctive endophytic fungal assemblage in stems of wild rice (*Oryza granulata*) in China with special reference to two species of *Muscodora* (xylariaceae). **The Journal of Microbiology**, v.49, p.15-23, 2011. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s12275-011-0213-3>.

ZHANG, H.-H.; TANG, M.; CHEN, H.; WANG, Y.-J. Effects of a dark-septate endophytic isolate LBF-2 on the medicinal plant *Lycium barbarum* L. **The Journal of Microbiology**, v.50, p.91-96, 2012. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s12275-012-1159-9>. ZHANG, Q.; GONG, M.; YUAN, J.; HOU, Y.; ZHANG, H.; WANG, Y.; HOU, X. Dark septate endophyte improves drought tolerance in *Sorghum*. **International Journal of Agriculture & Biology**, v.19, p.53-60, 2017. DOI: <http://dx.doi.org/10.17957/IJAB/15.0241>.

ERRATA: Interação da planta com fungo micorrízico e sua resposta à inoculação com diferentes fungos promotores de crescimento

No artigo “Plant-mycorrhizal fungi interaction and response to inoculation with different growth-promoting fungi”, DOI: 10.1590/S1678-3921.pab2019.v54.25140, publicado na Pesquisa Agropecuária Brasileira, v.54, e25140, 2019, na página 1, coluna esquerda, linha 5, onde se lê:

“Orivaldo José Jaggin Júnior”, leia-se: “Orivaldo José Saggin Júnior”.