

PAPEL DA MICORRIZA ARBÚSCULO-VESICULAR NA TRANSFERÊNCIA DE NUTRIENTES EM PLANTAS FORRAGEIRAS¹

Valdinei Tadeu Paulino²

INTRODUÇÃO

A possibilidade prática de aproveitar o benefício da simbiose tripla leguminosa - *Rhizobium* - micorrizas (MVA) representa um recurso naturalmente potencial. Isso tem especial importância nas pastagens naturais ou artificiais, onde um sistema rico em nitrogênio repercutirá em uma alimentação de melhor qualidade protéica.

O processo de fixação biológica de nitrogênio pelas leguminosas forrageiras, em associações específicas com a bactéria *Rhizobium*, é uma maneira mais econômica de introduzir o nitrogênio no sistema solo-planta-animal, quando comparado com o uso de fertilizantes nitrogenados.

O quadro I mostra a eficiência de fixação de nitrogênio desde a biosfera pelas diferentes leguminosas forrageiras em simbioses com *Rhizobium*. Os dados da literatura estimam uma fixação média de 100 quilogramas de nitrogênio por hectare por ano. Deve-se salientar que de 0 a 50 kg do nitrogênio fixado pelas leguminosas são transferidos para a gramínea associada, resultando uma economia de fertilizante nitrogenado. Além de a própria leguminosa servir como alimento de melhor valor nutritivo.

¹Trabalho de Revisão Bibliográfica realizado durante o XXII Curso Internacional de Edafologia y Biología Vegetal, Granada, Espanha.

²Instituto de Zootecnia, Nova Odessa, SP.

Quadro I - Eficiência de fixação de nitrogênio de algumas leguminosas forrageiras.

Leguminosa*	kg de N/ano	Fonte
<i>Medicago sativa</i>	350	ÁZCON et al. (1982)
<i>Trifolium repens</i>	250	ÁZCON et al. (1982)
<i>Lupinus albus</i>	150	ÁZCON et al. (1982)
<i>Leucaena leucocephala</i>	500	HALL (1981)
<i>Centrosema pubescens</i>	280	HALL (1981)
<i>Stylosanthes guianensis</i>	150	HALL (1981)
<i>Glycine wightii</i>	200	HALL (1981)

Alguns nutrientes minerais como P, S, Ca, Mg, Zn, Cu, Fe e Mo são limitantes e podem restringir a fixação simbiótica de nitrogênio. Entretanto, eles podem ter sua absorção facilitada pelas infecções micorrízicas.

Os fungos MVA atuam ampliando a superfície de captação das raízes, melhorando sua absorção de P solúvel, auxiliando a planta nos requerimentos de suas altas demandas energéticas. Dados médios da literatura indicam que uma leguminosa fixando N consome em média 21 moles de ATP por mol de N_2 reduzido a amônia. Assim sendo, as plantas micorrizadas fisiologicamente mais equilibradas podem absorver melhor os demais nutrientes.

Considerando-se que as pastagens são cultivos perenes ou semiperenes, a utilização conjunta das MVA e de fosfato de rocha pode apresentar alguns aspectos favoráveis: a) são mais econômicos; b) não inibem a micorrização e podem melhorar sua atividade, pois a absorção mais eficiente de P solúvel por parte das hifas do fungo estimula a dissociação química do fosfato insolúvel para manter o equilíbrio químico na solução do solo; c) o fornecimento de fósforo à planta é contínuo e uniforme.

As leguminosas simultaneamente infectadas com *Rhizobium* spp. e fungo micorrízico não só melhoram as limitações de N e P, como também se beneficiam dos efeitos das interações N-P (MUNNS & MOSSE, 1980).

Além da economia de fertilizantes nitrogenados, essa simbiose dá lugar a plantas com uma relação raiz/parte aérea mais baixa que plantas inoculadas com cada um dos simbiontes separadamente (SMITH, 1980; ÁZCON-AGUILAR et al., 1982). Do ponto de vista das forrageiras, é interessante que a parte aérea seja mais elevada possível; isto corresponde a relações raiz/parte aérea menores.

As pastagens formadas pela mistura das duas famílias de plantas gramínea e leguminosa são agronomicamen

te e economicamente desejáveis. Entretanto, deve considerar-se que as gramíneas são mais competitivas aproveitando melhor a luz, água e nutrientes do solo que a leguminosa associada. A manutenção de um equilíbrio adequado é função de diversos fatores do solo (nutrição vegetal, estirpe adequada de *Rhizobium* e outros) e técnicas de manejo das pastagens (sistemas de pastejo, alturas e frequências de corte etc.).

A infecção com micorriza vesículo-arbuscular eleva marcadamente a capacidade das leguminosas em competir com a gramínea em associação (CRUSH, 1974; HALL, 1978; BUWALDA, 1980).

Considerando-se a importância das micorrizas na transferência de nutrientes em plantas forrageiras, pretende-se com esse trabalho compilar a literatura disponível sobre aspectos fisiológicos e técnicos referentes à utilização desse endófito em forrageiras.

GRAU DE DEPENDÊNCIA DAS FORRAGEIRAS

O fungo MVA é encontrado em quase todo tipo de solo; em uma escala global, são virtualmente onipresentes. Encontrados em solos tropicais, temperados e árticos, e igualmente em espécies individuais distribuídas por todo o mundo.

Assim sendo, SPARLING & TINKER (1978) relatam que as espécies forrageiras presentes nas pastagens montanhosas da Grã-Bretanha são frequentemente infectadas pelos fungos MVA, que invariavelmente estão presentes nos solos de pastagens na Nova Zelândia (CRUSH, 1976; POWEL, 1976). Em trabalhos de casa-de-vegetação, tem sido demonstrado um incremento na absorção de P e no crescimento de plantas forrageiras (POWEL, 1976).

Com relação ao grau de dependência das plantas à micorriza, temos uma escala variável desde independência to

tal, até uma dependência absoluta no caso de plantas incapazes de desenvolver-se se não estão micorrizadas, são portanto altamente micotróficas, e há uma extensa lista de tipos intermediários.

BAYLIS (1975) propôs a hipótese de que as espécies com sistema radicular muito pouco ramificado, com poucos pêlos radiculares, seriam mais micotróficas, incluso em solos férteis; entretanto as plantas com sistemas radiculares do tipo "graminóide", muito ramificados, com muitos pêlos radiculares responderiam à inoculação com micorrizas em solos deficientes em fosfato solúvel. Estas hipóteses são gerais, e aspectos do tipo fisiológico e anatômico afetam o grau de dependência planta-MVA.

PLENCHETTE *et al.* (1983) sugeriram uma fórmula para expressar a dependência relativa das plantas às micorrizas (DRM):

$$DRM = \frac{(PsM) - (PsnoM)}{(PsM)} \times 100$$

Sendo: PsM = peso seco da planta micorrizada;

PsnoM = peso seco da planta não micorrizada.

DRM se situa entre 0 (independência absoluta) e 100 (dependência absoluta). Este índice expressa, realmente, a resposta de uma planta a um nível determinado de fósforo do solo, porém seria mais exato conhecer o nível de \bar{P} solúvel no solo a partir do qual a planta não necessita ser micorrizada para produzir um crescimento ótimo.

Com base na expressão de Plenchette, e com os dados disponíveis na literatura calculou-se a dependência relativa de algumas forrageiras, conforme mostram os dados do quadro II.

Quadro II - Dependência relativa (DR) de algumas plantas forrageiras ao fungo micorriza vesículo-arbuscular (MVA).

Espécies/MVA	DR (%)	Fontes
<i>Centrosema pubescens</i> /Gl.mossae	47,0	Mosse (1983)
<i>Centrosema pubescens</i> /Gl.fasciculatus	28,0	Mosse (1983)
<i>Desmodium intortum</i> /Gl.fasciculatus	90,8	Caballa-Rosand & Wild (1982)
<i>Stylosanthes guyanensis</i> /Gl.fasciculatus	84,0	Caballa-Rosand & Wild (1982)
<i>Leucaena leucocephala</i> /Gl.fasciculatus	68,0	Huang et al. (1985)
<i>Medicago sativa</i> /Gl.mossae	59,8	Azcon & Barea (1978)
<i>Macroptilium atropurpureum</i> /Gl.mossae	52,0	Paulino & Piccini*
<i>M.atropurpureum</i> /Gl. fasciculatus	73,3	Paulino & Piccini*
<i>Galactia striata</i> /Gl. mossae	35,7	Paulino & Piccini*
<i>G. striata</i> /Gl. fasciculatus	25,0	Paulino & Piccini*
<i>Trifolium repens</i> /Gl.mossae	51,5	Hayman & Mosse (1979)
<i>T. repens</i> /Gl. fasciculatus	6,0	Hayman (1977)
<i>T. repens</i> /Gl. tenuis e Gl.monosporus	23,7	Hall et al. (1977)
<i>Headysarum coronarium</i> /Gl.mossae	48,8	Azcon et al. (1982)
<i>Cenchrus ciliaris</i> /Gl. fasciculatus	6,0	Caballa-Rosand & Wild (1982)
<i>Lolium perenne</i> /Gl. tenuis	43,0	Buwalda (1980)
<i>Lolium perenne</i> /Gigaspora margarita	57,1	Buwalda (1980)
<i>Paspalum plicatulum</i> /Gl.fasciculatus	29,0	Caballa-Rosand & Wild (1982)

* PAULINO, V.T. & D. PICCINI. Dados não publicados, 1985.

NUTRIÇÃO VEGETAL E O FUNGO MVA

Efeito geral da fertilidade

A acidez do solo parece ser um fator edáfico de grande influência na incidência das micorrizas vesículo-arbusculares. Os dados do quadro III, apresentados por LOPES et al. (1983), ilustram esse aspecto.

Esses autores verificaram que *Acaulospora* e *Sclerocystis* praticamente não foram afetados pelo pH do solo no intervalo de 4,7 até 6,9. *Gigaspora* não foi encontrada em solos com pH mais alto que 6,5 e *Glomus* foi comumente encontrado em localidades com pH inferior a 5,0.

Entre os fatores componentes da acidez que podem afetar negativamente o fungo, estão o Al trocável e H^+ que atuam como um complexo fungistático, principalmente sobre os propágulos do fungo MVA, geralmente antes de sua penetração nas raízes (SIQUEIRA et al., 1984). Resultados de outros pesquisadores, como HEPPEL (1979) e HEPPEL & SMITH (1976), indicam que metais como Al, Zn, Cu, Mn e íons H reduzem o crescimento da planta, quando em excesso, devido à redução na germinação de esporos, redução no crescimento do tubo germinativo, e diminuição na colonização interna das raízes pelo fungo MVA. A acidez do solo pode resultar em crescimento pobre do micélio externo, baixa absorção de nutrientes pelas hifas do fungo e, portanto, uma simbiose MVA não eficiente (DAVIS et al., 1983; GRAW, 1979).

Nas condições dos sistemas de produção agrícolas tropicais, a introdução e longevidade do fungo MVA como promotor de crescimento e maior produtividade das pastagens depende diretamente da correção dos fatores de acidez, pela prática da calagem, cujo benefício é duplo tanto para planta como para o fungo (NEWBOULD & RANGELEY, 1984; SIQUEIRA et al., 1984). Entretanto, a aplicação de uma calagem excessiva e fertilização pesada em solos

Quadro III - Incidência relativa (%) de quatro gêneros de *Endogonaceae* na rizofera de plantas de café na região de São Paulo (Brasil), em função do pH.

Gênero	pH do solo			
	4,6/5,0	5,4/5,5	5,6/6,0	6,1/6,5
<i>Acaulospora</i>	100	100	100	100
<i>Gigaspora</i>	80	50	62	50
<i>Glomus</i>	40	100	75	100
<i>Sclerocystis</i>	60	50	12	33

Fonte: Lopes et al. (1983).

altamente intemperizados podem reduzir a formação micorrízica e deprimir o crescimento da planta.

Fósforo

A maioria das plantas forrageiras são cultivadas em solos com baixo nível de nutrientes disponíveis e consequentemente são pouco produtivas e de baixa qualidade. Os principais fatores nutricionais limitantes são N e P, o nitrogênio pode ser fixado biologicamente e o P pode ter sua absorção aumentada pela inoculação com MVA. Entre as plantas forrageiras que responderam à inoculação micorrízica estão: *Melinis minutiflora* (MOSSE et al., 1973), *Paspalum notatum* (MOSSE, 1972), leguminosas tropicais *Centrosema pubescens* (CRUSH, 1974), *Stylosanthes guyanensis* (CABALLA-ROSAND & WILD, 1982), *Desmodium intortum* (CABALLA-ROSAND & WILD, 1982), *Leucaena leuccephala* (HUANG et al., 1985), *Macroptilium atropurpureum* (PAULINO & PICCINI**), *Hedysarium coronarium* (ÁZCON et al., 1982), leguminosas temperadas, *Medicago sativa* (ÁZCON & BAREA, 1978), *Trifolium repens* (CRUSH, 1974; HAYMAN, 1977; NEWBOULD & RANGELEY, 1984), gramíneas temperadas, *Lolium perenne* (BUWALDA, 1980), *Aminophila arenaria* (NICOLSON & JOHNSTON, 1979; *Holcus lanatus* (FITTER, 1977).

De maneira geral, a inoculação com o fungo MVA aumenta a absorção de P e crescimento, especialmente quando os níveis de P disponível no solo são baixos. CRUSH (1974), cultivando *Centrosema*, *Stylosanthes*, *Trifolium* em solos deficientes em fosfato, verificou que as MVA aumentaram expressivamente a nodulação, crescimento e conteúdo de P em comparação com as plantas não micorrizadas. *Centrosema* e *Stylosanthes* produziram relativamente poucos pêlos radiculares, mostrando forte dependência às micorrizas. As raízes de trevo foram intermediárias, quando comparadas com as espécies tropicais e *Lolus*, enquanto que este último mostrou uma resposta intermediária às micorrizas.

**VALDINEI TADEU PAULINO e DANIEL PICCINI - Informação pessoal de dados não publicados, 1985.

CRUSH (1974) verificou que quando *Lolium perenne* e trevo branco cresceram associados, a infecção micorrizica estimulou preferencialmente a crescimento da leguminosa.

Há uma interação entre a planta e o solo, afetando as respostas à micorrização. HAYMAN (1982) observou que a micorrização da alfafa crescendo em um solo com 8 ppm de P solúvel em NaHCO_3 , fez aumentar a matéria seca e o conteúdo de P da parte aérea; mas em um solo contendo 26 ppm de P, somente elevou a porcentagem de P da parte aérea e, em um solo com 40 ppm de P, não elevou a porcentagem de P nem o crescimento. Nesse mesmo solo com 40 ppm de P, *Stylosanthes* respondeu consideravelmente à micorrização. Este fato aparentemente contraditório, em vista do êxito de *Stylosanthes* em solos tropicais contendo 2-3 ppm de P, sugere que essa planta deve ser obrigatoriamente micorrizada nas condições de campo.

HALL et al. (1977), trabalhando com diversos tipos de solos, estudaram os efeitos do fungo MVA em dois cultivares de trevo branco, obtendo efeitos benéficos na produção e concentrações de P de 0,4% pela aplicação de até 30 kg de P/ha.

RANGELEY et al. (1982), inoculando dois endófitos, *Glomus mossae* e *G. etunicatus*, em *Trifolium repens* observaram aumentos na produção da parte aérea sob níveis de 0 e 20 kg de P/ha e diminuição a nível mais alto de P adicionado (200 kg de P/ha). A inoculação também aumentou ligeiramente o conteúdo de P da parte aérea e raízes, mas isso foi significativo até 40 kg de P/ha.

BAREA et al. (1983) estudaram o efeito da interação da micorriza *Glomus mossae* e doses crescentes de fertilizante fosfatado solúvel (0, 20, 35, 50, 80 e 110 kg de P/ha) sobre o desenvolvimento de alfafa (*Medicago sativa*). Doses de fosfato superiores à ótima (35 kg/ha) afetaram negativamente a nodulação, micorrização e nutrição desta forrageira.

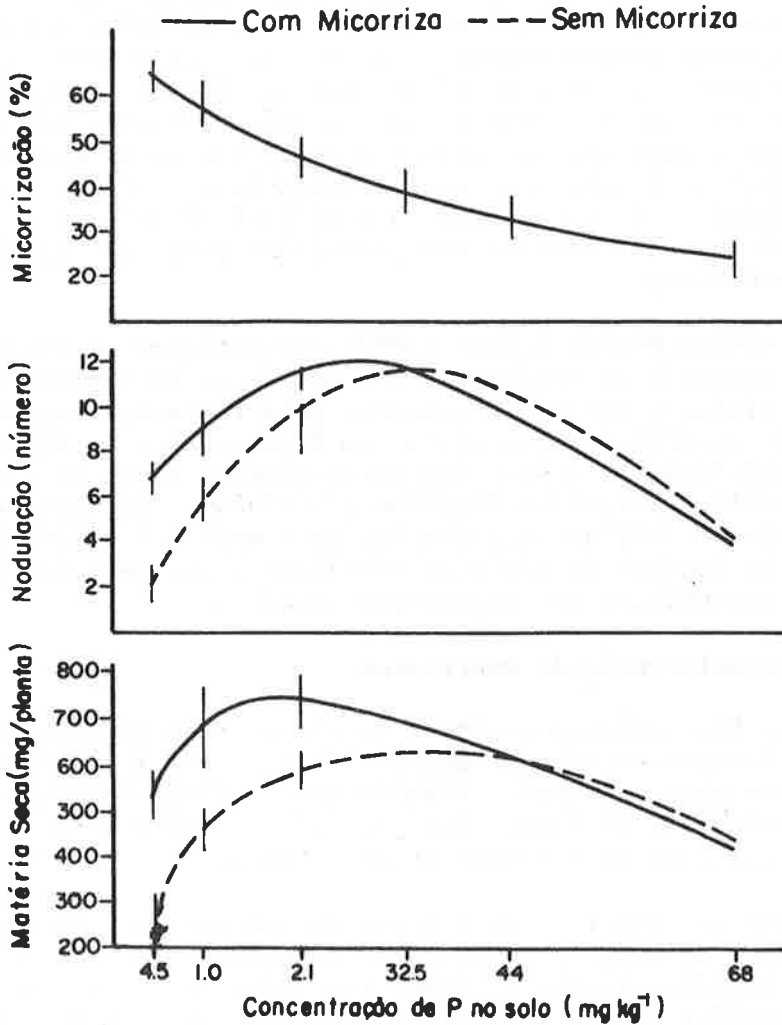


Figura 1 - Produção de matéria seca (PA), nodulação, infecção micorrizica em alfafa (*Medicago sativa* L.). Dados de BAREA et al. (1983).

Trabalhos realizados com ^{32}P revisados por HAYMAN (1983), evidenciam que, tal como fazem as raízes, as micorrizas tomam o P da fração solúvel do solo. De acordo com BAREA et al. (1983), a explicação aparente da solubilidade de P pela MVA é atribuída a que as hifas externas do fungo proporcionando à planta maiores possibilidades de contacto com superfícies das partículas insolúveis de fosfato de rocha de que as raízes simples não micorrizadas, portanto há maiores possibilidades de que nos distintos microhabitats, ocorra dissociação química ou bioquímica do P, para manter o equilíbrio P solúvel e P insolúvel, dessa maneira esse nutriente pode ser captado pela micorriza.

CABALLA-ROSAND & WILD (1982), investigando a resposta da produção de matéria seca à adição de um fosfato de rocha (Patos), obteve incrementos pela inoculação micorrizica com *Glomus fasciculatus* em *Stylosanthes* e *Desmodium intortum*, porém respostas menores foram obtidas em *Cenchrus ciliaris* e *Paspalum plicatulum*. Os resultados obtidos indicam um potencial para melhorar a utilização de fosfato de rocha em um Oxisol ácido pela inoculação micorrizica de leguminosas herbáceas.

Transferência de nutrientes

As MVA aumentam o número de sítios para absorção de P, explorando um volume superior de solo que a raiz por si mesma pode utilizar. Além do mais, o íon fosfato captado pela hifa do fungo fica protegido da fixação pelos componentes do solo (BAREA et al., 1984).

O P se transloca em direção das estruturas intraradiculares do fungo como grânulos de polifosfato que são impulsionados através do lumem das hifas por correntes citoplasmáticas até os arbúsculos, embora pareça que também o fluxo massivo pode contribuir (COOPER & TINKER, 1981).

O principal local de transferência de fósforo des-

de o fungo às células radiculares é o arbúsculo (COX *et al.*, 1980). O processo se baseia em um mecanismo ativo de transferência através de membranas vivas. A atividade de ATP-básica unida a plasmalemas se redistribui nas células que contêm um arbúsculo, situando-se, e concentrando-se ao redor destes sistemas de plasmalema dupla (fungo-raiz) que são os arbúsculos.

Frequentemente se relata que a infecção micorrízica também incrementa as concentrações de outros nutrientes além do P nos tecidos da planta, porém não está bem esclarecido se a absorção destes nutrientes é uma consequência da melhora do suprimento de P. HUANG *et al.* (1985), inoculando *Leucaena leucocephala* com *Glomus fasciculatus*, obteve significativo aumento no peso da parte aérea e raízes, área e largura foliar, maior absorção de P, K e Ca, quando comparados com plantas não micorrizadas.

As micorrizas conferem uma contribuição bastante limitada para absorção de iônios como sulfato e nitrato, que circulam com facilidade até a rizosfera. Porém, há evidências de um efeito direto das MVA incrementando a absorção de Zn e Cu (RHODES, 1978).

Interações entre *Rhizobium* e o fungo MVA

A infecção simultânea com *Rhizobium* spp. e o fungo MVA beneficia o crescimento das leguminosas, providenciando um melhor suprimento de P e N (MUNNS & MOSSE, 1980), reduzindo as adições como fertilizantes químicos.

CRUSH (1974), trabalhando com leguminosas forrageiras, verificou que as micorrizas estimulam a nodulação e fixação de N medida pela técnica de redução de acetileno. ROBSON *et al.* (1981) sustentam a idéia que o efeito da MVA na nodulação e fixação do N no trevo subterrâneo está relacionada com a nutrição da planta hospedeira e que isto ocorre ao mesmo tempo que as respostas ao crescimento. Estudos realizados por SMITH *et al.* (1979),

WALDYANATHA et al. (1979) confirmam o efeito positivo da micorrização na nodulação, atividade da nitrogênase em *Medicago sativa* e *Pueraria sp.*, respectivamente.

O papel da MVA é satisfazer a alta demanda de P para o processo de nodulação e fixação de N.

Considerando-se que não há um contacto entre fungo micorrízico e bacteróides do *Rhizobium*, o P passa através das células hospedeiras. ASIMI et al. (1980) sugeriram, que o papel das fosfátases nos arbúsculos desenvolvidos ao lado das células adjacentes aos nódulos, seria de grande significado na transferência de fosfato aos bacteróides.

Verifica-se que os resultados de diversos autores anteriormente mencionados são bastante alentadores para a aplicação do fungo micorrízico como melhorador da produtividade das pastagens, especialmente se as respostas pudessem ser feitas mais prognosticadas.

AGRADECIMENTOS

Ao Dr. José Miguel Barea (Estación Experimental del Zaidin, Granada, Espanha), pelas sugestões e orientação, que possibilitaram o presente trabalho.

LITERATURA CITADA

- ASIMI, S., V. GIANINAZZI-PEARSON & S. GIANINAZZI, 1980. Influence of increasing soil phosphorus levels on interactions between vesicular-arbuscular mycorrhizae and *Rhizobium* in soybeans. *Can. J. Bot.* 58(20): 2200 - 2005.
- ÁZCON-AGUILAR, C. & J.M. BAREA, 1978. Effects of interactions between different culture fractions of "phospho bacteria" and *Rhizobium* on mycorrhizal infection, growth, and nodulation of *Medicago sativa*. *Can. J. Microbiol.* 24(5): 520-524.

- ÁZCON-AGUILAR, C., J.M. BAREA, R. ÁZCON & J. OLIVARES, 1982. Effectiveness of *Rhizobium* and VA mycorrhiza in the introduction of *Hedysarum coronarium* in a new habitat. **Agric. and Environ.**, Amsterdam, 7: 199-206.
- BAREA, J.M., C. ÁZCON-AGUILAR & R. ÁZCON, 1983. Efecto de la interacción de fertilizantes solubles de P y micorrizas sobre la nodulación, micorrización, crecimiento y nutrición de la alfalfa (*Medicago sativa* L.). **Ci. Suelo**, Madrid, 1(1): 39-43.
- BAREA, J.M. & C. ÁZCON-AGUILAR, 1983. Mycorrhizas and their significance in nodulating nitrogen-fixing plants. **Adv. Agron.**, New York, 36: 1-54.
- BAREA, J.M., C. ÁZCON-AGUILAR & B.E. ROLDAN-FAJARDO, 1984. Avances recientes en el estudio de micorrizas VA I. Formación, funcionamiento y efectos en nutrición vegetal. **Anal. Edafol. Agrobiol.**, Madrid, 43: 659-677.
- BAYLIS, G.T.S., 1975. The magnolioid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived from it. In: SANDERS, F.E., B. MOSSE & P.B. YINKER, ed. *Endomycorrhizae*, Academic Press, London, p.373-389.
- BUWALDA, J.G., 1980. Growth of a clover ryegrass association with vesicular arbuscular mycorrhizas. **N.Z. J. Agric. Res.**, Wellington, 23(4): 379-383.
- CABALLA-ROSAND, P. & A. WILD, 1982. Direct use of low grade phosphate rock from Brasil as fertilizer. II. Effects of mycorrhizal inoculation and nitrogen source. **Pl. Soil**, The Hague, 65(3): 363-373.
- COOPER, K.M. & P.B. YINKER, 1981. Translocation and transfer of nutrients in vesicular-arbuscular mycorrhizas. **New Phytol.**, London, 88(2): 327-339.

- COX, G., K.J. MORAN, F. SANDERS, C. NOCKOLDAS & P.B. TINKER, 1980. Translocation and transfer of nutrients in vesicular-arbuscular mycorrhizas. III. Polyphosphate granules and phosphorus translocation. **New Phytol.** London, 84(4): 649-659.
- RUSH, J.R., 1976. Endomycorrhizas and legumes growth in some soils of Mackenzie Basin, Canterbury, New Zealand. **N.Z.J. Agric. Res.**, Wellington, 19(4): 473-476.
- RUSH, J.R., 1974. Plant growth responses to vesicular arbuscular mycorrhiza. VII. Growth and nodulation of some herbage legumes. **New Phytol.**, London, 73 (3): 743-752.
- AVIS, E.A., J.L. YOUNG, R.G. LINDERMAN, 1983. Soil lime level (pH) and VA-mycorrhiza effects on growth responses of sweetgum seedlings. **J. Soil Sci. Soc. of Am.**, Gainesville, 47(2): 251-255.
- BITTER, A.H., 1977. Influence of mycorrhizal infection on competition for phosphorus and potassium by two grasses. **New Phytol.**, London, 79(1): 119-125.
- RAW, D., 1979. The influence of soil pH on the efficiency of vesicular-arbuscular mycorrhizal spores. **New Phytol.**, London, 82(4): 687-695.
- ALL, I.R., 1978. Effects of endomycorrhizas on the competitive ability of white clover. **Ibid.**, Chicago, 21: 509-15.
- ALL, I.R., R.S. SCOTT & P.B. JOHNSTINE, 1977. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizas on response of "Grasslands Huia" and "Tamar" white clovers to phosphorus. **N.Z.J. Agric. Res.**, Wellington, 20(3): 349-355.
- LYMAN, D.S. & B. MOSSE, 1979. Improved growth of white clover in hill grasslands by mycorrhizal inoculation. **Ann. Appl. Biol.**, Wellesbourne, 93(2): 141-148.
- LYMAN, D.S., 1982. Influence of soil fertility on activity and survival of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. **Phytopathology**, New York, 72(8): 1119-1125.

- HAYMAN, D.S., 1977. Mycorrhizal effects of white clovers in relation to hill land improvement. **ARC Res. Rev.**, London, 3: 82-85.
- HAYMAN, D.S., 1983. The physiology of vesicular-arbuscular endomycorrhizal symbiosis. **Can. J. Bot.**, Ottawa, 61(23): 944-963.
- HEPPER, C.M., 1979. Germination and growth of *Glomus caledonius* spores, the effects of inhibitors and nutrients. **Soil Biol. Biochem.**, New York, 11: 269-277.
- HEPPER, C.M. & G.A. SMITH, 1976. Observations of the germination of *Endogone* spores. **Trans. Br. Mycol. Soc.** London, 66: 189-194.
- HUANG, S.R., W.K. SMITH & R.S. YOST, 1985. Influence of vesicular-arbuscular mycorrhiza on growth, water relations, and leaf orientation in *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. **New Phytol.** London, 99: 229-243.
- LOPES, E.S., E. OLIVEIRA, R. DIAS & N.C. SCHENCK, 1983. Occurrence and distribution of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in coffee (*Coffea arabica* L.) plantations in central São Paulo State, Brazil. **Turrialba**, Costa Rica, 33(4): 417-422.
- MOSSE, B., 1983. Advances in the study of vesicular-arbuscular mycorrhizas. **An. Review Phytopathology** II: 170-196.
- MOSSE, B., 1972. Effects of different *Endogone* strains on the growth of *Paspalum notatum*. **Nature**, London, 239 (5366): 221-223.
- MOSSE, B., D.S. HAYMAN & D.J. ARNOLD, 1973. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. V. Phosphate uptake by three plant species from P-deficient soil labelled with ^{32}P . **New Phytol.**, London, 76: 809-815.

- MUNNS, D.N. & B. MOSSE, 1980. Mycorrhizas. SUMMERFIELD, R.J. & BUNTING, A.H., ed. In: **Advances in Legume Science**, HM. Stationery Office, London, 115-125.
- NEWBOULD, P. & A. RANGELEY, 1984. Effect of lime, phosphorus and mycorrhizal fungi on growth, nodulation and nitrogen fixation by white clover (*Trifolium repens*) grown in UK hill soils. **Pl. Soil**, London, 76: 105-114.
- NICOLSON, T.H. & C. JOHNSTON, 1979. Mycorrhiza in the gramineae. III. *Glomus fasciculatus* as the endophyte of pioneer grasses in a maritime sand dune. **Trans. Br. Mycol. Soc.**, London, 72(2): 261-268.
- PLENCHETTE, C., J.A. FORTIN & V. FURLAN, 1983. Growth responses of several plant species to mycorrhizae in a soil of moderate P-fertility. I. Mycorrhizal dependency under field conditions. **Pl. Soil**, London, 70: 199-209.
- POWELL, C.L., 1976. Mycorrhizal fungi stimulate clover growth in New Zealand hill country soils. **Nature**, London, 264: 436-438.
- POWELL, C.L., 1977a. Mycorrhizas in hill country soils II. Effect of several mycorrhizal fungi on clover growth in sterile soils. **N.Z.J. Agric. Res.**, Wellington, 20: 59-62.
- POWELL, C.L., 1977b. Mycorrhizas in hill country soils V. Growth responses in ryegrass. **Ibid**, Chicago, 20:495-502.
- RANGELEY, A., M.J. DAFT & P. NEWBOULD, 1982. The inoculation of white clover with mycorrhizal fungi in unsterile hill soils. **New Phytol.**, London, 92: 89-102.

- RHODES, L.H.G., 1978. Nutrient translocation in vesicular-arbuscular mycorrhizas. In: COOK, C.B., P. W. PAPPAS & R.D. RUDOLPH, ed. **Cellular Interactions in Symbiosis and Parasitism**. Ohio State University Press, Columbus, p.173-195.
- ROBSON, A.D., C.W. O'HARA & L.K. ABBOTT, 1981. Involvement of phosphorus in nitrogen fixation by subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.). **Austr. J. Pl. Physiol.**, Melbourne, Vic., 8: 427-436.
- SIQUEIRA, J.O., D.H. HUBBELL & A.W. MAHMUD, 1984. Effect of liming on spore germination, germ tube growth and root colonization by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. **Pl. Soil.**, London, 76: 115-124.
- SPARLING, G.P. & P.B. TINKER, 1978. Mycorrhizal infection in pennine Grassland. I. Levels of infections in the field. **J. Appl. Ecol.**, Oxford, 15: 943-950.
- SMITH, S.S.E., 1980. Mycorrhizas of autotrophic higher plants. **Biol. Rev.** 55: 475-510.
- SMITH, S.E., D.J.D. NICHOLAS & F.A. SMITH, 1979. The effect of early mycorrhizal infection on nodulation and fixation in *Trifolium subterraneum*. **Austr. J. Plant Phys.**, Melbourne, Vic., 6: 305-311.
- WAIDYANATHA, U.P., N. YOGARATNAN & W.A. ARIYARATNE, 1979. Mycorrhizal infection on growth and nitrogen fixation of *Pueraria* sp. and *Stylosanthes* and uptake of phosphorus from two rock phosphates. **Austr. J. Plant Phys.**, Melbourne, Vic., 6: 305-311.