

Diversidade de Interações Micróbio-Planta e Processos Ecosistêmicos

ANA ZANGIRÓLAME GONÇALVES, SUZANA DINIZ

Resumo

A diversidade e estruturação da comunidade de microrganismos ainda são pouco conhecidas dentre os ecossistemas devido a dificuldades metodológicas. Contudo, diversos autores têm reconhecido o papel crucial dos microrganismos no ecossistema. A co-dependência entre a diversidade de plantas e microrganismos do solo é um fator importante na relação positiva existente entre a biodiversidade e a manutenção de processos ecosistêmicos. A co-dependência é majoritariamente decorrente da complementaridade de características das diferentes espécies de plantas e microrganismos. As pesquisas de interações entre plantas e microrganismo sofrem de generalizações e extrapolações de sistemas simples para complexos. Todavia, a redução da complexidade é necessária para a execução de pesquisas. Estudos com micro e macrocosmos são úteis, por exemplo, em fornecer informações de como as interações com microrganismos afetam a estrutura da comunidade de plantas e os processos ecosistêmicos. As características da microbiota provavelmente contribuem para a caracterização do ecossistema como um sistema complexo.

Palavras-chave: microrganismos, diversidade, processos ecosistêmicos, simbiose, estrutura da comunidade

Introdução

Os microrganismos são responsáveis pela maior parte da diversidade presente nos ecossistemas, tendo a sua desmedida diversidade presente nos três principais domínios de vida da biosfera: Archaea, Bacteria e Eucarya (Margulis & Schwartz 2001, Pace 1997). Contudo, o conhecimento da diversidade de microrganismos é extremamente limitado, o que é bem exemplificado pelo fato de que enquanto há cerca de 500.000 espécies de insetos descritas, somente

5.000 microrganismos não-eucariontes estão formalmente descritos (Pace 1997). O parco conhecimento a respeito da diversidade de microrganismos, assim como de sua biologia e distribuição, advém em grande parte dos problemas de metodologia relacionados à identificação de microrganismos. Os métodos de identificação utilizados na zoologia e botânica, os quais são geralmente baseados na morfologia, não podem ser aplicados aos microrganismos, o que dificultou durante muitas décadas o estudo dos microrganismos nos ecossistemas (Amann *et al.* 1995, Pace 1997). Porém, com o advento de novas técnicas baseadas em seqüenciamento de genes e filogenia molecular, a identificação de microrganismos e a quantificação de sua diversidade se tornaram mais precisas (Amann *et al.* 1995, Lang *et al.* 2001, Pace 1997).

Em estudos ecológicos, as metodologias geralmente utilizadas na amostragem de populações ou comunidades são ineficientes quando utilizadas em comunidades de microrganismos, principalmente pela destruição da organização da comunidade no momento da amostragem. Neste momento, perde-se a integridade do micro-hábitat, aumenta-se a homogeneidade entre cada amostra e a detecção das interações entre os microrganismos torna-se impossível (McArthur 2006). As interações entre células individuais ou micro-colônias podem ser perdidas e, apesar da possibilidade de identificação de diferentes espécies e grupos, não é possível saber a distribuição espacial exata entre elas ou quais eram as espécies que estavam interagindo antes da amostragem (McArthur 2006).

Apesar das dificuldades encontradas em estudos com microrganismos, estes demonstram sua importância nos ecossistemas principalmente por meio de sua ampla diversidade. Em um estudo feito na Floresta Atlântica, os autores quantificaram a diversidade de bactérias encontradas na filosfera de três espécies de plantas vasculares, *Trichilia catigua*, *T. clausenii* e *Campomanesia xanthocarpa* (Lambais *et al.* 2006). Os autores mostraram que essas comunidades de bactérias eram diferentes em sua composição, pois em cada espécie de planta foram encontradas de 95 a 671 espécies de bactérias, das quais apenas 0,5% eram comuns nas três espécies de plantas. Adicionalmente, 97% da diversidade de bactérias eram espécies não descritas. Portanto, se a Floresta Atlântica possui 20.000

espécies de plantas vasculares, a diversidade de bactérias que se pode encontrar neste bioma é de 2 a 13 milhões de espécies.

Os problemas encontrados na caracterização da comunidade de microrganismos, indo desde problemas com a identificação das espécies até com a detecção de estruturação espacial, provavelmente são em parte responsáveis pelas dificuldades apresentadas no entendimento dos processos ecossistêmicos da biosfera. Contudo, com o avanço de inovações tecnológicas que permitem uma melhor exploração das comunidades microbianas, diversos estudos têm levado em consideração a presença e atuação dos microrganismos nos ecossistemas (e.g., Bardgett & Shine 1999, Ekschmitt & Griffiths 1998, Francis & Read 1995, Rodriguez & Redman 1997, Stephan *et al.* 2000, Zak *et al.* 2003), especialmente no tocante à relação da diversidade de microrganismos e de sua influência na comunidade de plantas com os processos ecossistêmicos, como será discutido a seguir.

Co-dependência entre a diversidade de microrganismos e plantas e sua influência nos processos ecossistêmicos

A relação entre a biodiversidade e o funcionamento dos ecossistemas tem recebido especial atenção recentemente devido à aceleração da perda de espécies decorrente das atividades humanas (Loreau 2001). Diversos estudos experimentais demonstraram uma relação positiva entre a estabilidade dos processos ecossistêmicos e a biodiversidade (e.g, Tilman 1996, Tilman & Downing 1994). Contudo, muitos desses estudos se limitam à manipulação da diversidade de produtores e não abordam o papel da diversidade de microrganismos como um dos fatores causais da relação existente entre a biodiversidade e os processos ecossistêmicos.

A diversidade de microrganismos do solo pode ser um determinante da diversidade de plantas, como foi demonstrado por experimentos de manipulação da diversidade de micorrizas arbusculares (AMF) (Heijden *et al.* 1998). As associações mutualísticas com as micorrizas permitem às plantas explorarem mais eficientemente os recursos do solo, o que aumenta a produtividade

primária (Klironomos *et al.* 2000). O estudo de Heijden *et al.* 1998 utilizou manipulações experimentais da diversidade de AMF em microcosmos e macrocosmos, de forma que, em ambos os tipos de manipulação, o aumento da diversidade de AMF resultou no aumento e na manutenção da diversidade de plantas e na maior produtividade das mesma em virtude do maior fluxo de nutrientes do solo para as plantas. Além disso, diferentes espécies de micorrizas beneficiam preferencialmente algumas espécies de plantas (Heijden *et al.* 1998). Dessa forma, solos com alta diversidade micorrízica possuem um número maior de espécies de plantas cuja produtividade aumenta em relação a solos pobres em micorrizas. O aumento da diversidade de plantas e da produtividade ocorre em virtude da complementaridade de espécies de micorrizas e de seus benefícios para as diferentes espécies de plantas (Heijden *et al.* 1998).

Um exemplo de como a diversidade de microrganismos pode depender da diversidade de produtores é o sistema produtores-decompositores (Naeem *et al.* 2000). Os ecossistemas, de modo geral, possuem dois compartimentos de crucial importância para os processos de ciclagem de nutrientes: os produtores e os decompositores. No ambiente terrestre, o primeiro compartimento é predominantemente formado pelas plantas vasculares, enquanto o segundo é formado principalmente pelos microrganismos, particularmente espécies de fungos e bactérias (Chapin *et al.* 2002). Os dois compartimentos interagem entre si em virtude de executarem funções complementares, visto que os produtores inserem compostos orgânicos no sistema, os quais representam a fonte de nutrientes para os decompositores que, por sua vez, transformam as complexas moléculas orgânicas em moléculas simples e inorgânicas, as quais são os nutrientes dos produtores (Naeem *et al.* 2000).

Uma vez que os produtores e decompositores são co-dependentes das funções um do outro, é freqüentemente sugerido que haja relação entre a diversidade dos dois compartimentos. Esta relação foi testada por diversos autores através de experimentos de manipulação de pequenas comunidades (*e.g.*, Bardgett & Shine 1999, Naeem *et al.* 2000, Stephan *et al.* 2000, Zak *et al.* 2003). Os experimentos geralmente envolvem a manipulação da diversidade de decompositores ou da

diversidade de produtores. Tanto os experimentos de manipulação dos decompositores quanto dos produtores apresentaram relações positivas entre a diversidade do compartimento manipulado e a do compartimento não-manipulado. Além disso, o incremento da diversidade em um ou outro compartimento aumenta a eficiência de processos ecossistêmicos, como a ciclagem de nutrientes (Naeem *et al.* 2000). Os resultados desses estudos de manipulação experimental, por sua vez, confirmam a co-dependência dos dois compartimentos (produtores e decompositores) com relação aos processos ecossistêmicos que cada um executa.

Contudo, o mecanismo pelo qual a co-dependência entre produtores e decompositores é gerada ainda permanece relativamente obscuro, particularmente o mecanismo relacionado ao efeito da alteração da diversidade de plantas na diversidade de microrganismos decompositores presentes no solo (Zak *et al.* 2003). Frequentemente é sugerido que o aumento da diversidade de microrganismos em resposta ao aumento da diversidade de plantas é decorrente da maior variedade de detritos (*e.g.*, restos de folhas e raízes) com diferentes características químicas disponíveis aos microrganismos decompositores (Bardgett & Shine 1999). Uma vez que os grupos de microrganismos variam em suas capacidades bioquímicas de explorar diferentes recursos, a maior variedade de detritos permitiria o melhor aproveitamento dos diferentes recursos por uma ampla gama de microrganismos, acelerando o processo de liberação de nutrientes para o solo. A diversidade de detritos está relacionada diretamente com o número de espécies de plantas na comunidade. Dessa forma, caso a comunidade de microrganismos esteja respondendo à maior diversidade de detritos, é esperado que o aumento de diversidade microbiana seja diretamente relacionado ao de plantas (Zak *et al.* 2003).

No entanto, o mecanismo da diversidade de detritos foi raramente comprovado de forma direta. Estudos que utilizaram misturas de diferentes detritos frequentemente não obtiveram relação clara entre a diversidade de detritos e a taxa de decomposição (*e.g.*, Chapman *et al.* 1988, Fyles & Fyles 1993), enquanto que alguns estudos experimentais de manipulação da diversidade de plantas

apresentaram uma fraca correlação dos processos ecossistêmicos com o número de espécies de planta e, conseqüentemente, com a diversidade de detritos (*e.g.* Zak *et al.* 2003). Outros estudos experimentais, porém, obtiveram resultados positivos entre o número de espécies de plantas e o de microrganismos, com conseqüente aumento das taxas de decomposição (Stephan *et al.* 2000, Bardgett & Shine 1999). Contudo, não é possível inferir diretamente, a partir de apenas uma correlação positiva entre diversidade de plantas e de microrganismos, qual é o mecanismo subjacente desta correlação, uma vez que pode haver diversos outros componentes do ambiente que estejam sendo alterados pela diversidade de plantas e sejam colineares com a diversidade de detritos, como, por exemplo, a heterogeneidade estrutural do solo. Adicionalmente, o fato de os estudos com manipulação direta dos detritos não terem apresentado uma relação clara entre diversidade de detritos e processos ecossistêmicos do solo é uma sugestão de que outros componentes do ambiente possam atuar em conjunto durante o mecanismo de resposta da microbiota do solo à diversidade de produtores.

A interação entre os grupos de organismos produtores e decompositores, no entanto, não se resume apenas à troca de nutrientes. Em ecossistemas terrestres, os microrganismos do solo e as plantas podem demandar por um mesmo recurso limitante, tal como o nitrogênio na forma inorgânica (Kaye & Hart 1997). Em casos como este, os microrganismos podem competir com as plantas pelo recurso limitante e, freqüentemente, esta competição é desigual, uma vez que os microrganismos são competidores superiores na absorção de nutrientes como o nitrogênio (Kaye & Hart 1997, Hodge *et al.* 2000). Contudo, é importante ressaltar que as plantas, de modo geral, formam associações mutualísticas com micorrizas, as quais podem aumentar a sua capacidade competitiva em absorver nutrientes (Tibbett 2000). Logo, é de se esperar que as relações entre produtores e microrganismos decompositores não sejam lineares como preconizam muitos modelos, uma vez que diversas outras interações estão envolvidas, tais como competição entre plantas e microrganismos e dentre os microrganismos (*e.g.*, Ekschmitt & Griffiths 1998, Kaye & Hart 1997,

Hodge *et al.* 2000, Tibbett 2000). A multiplicidade de interações que ocorre no solo pode ser uma das fontes de dificuldades de se encontrar relações previsíveis entre a diversidade de produtores e de decompositores, assim como as conseqüências dessas relações para o funcionamento do ecossistema.

De modo geral, os estudos sobre a relação entre a diversidade de microrganismos e a de plantas e suas conseqüências para os processos ecossistêmicos envolvem mecanismos causais de complementaridade. Como proposto por Tilman (1996), a complementaridade de nicho, dentre outras características das espécies de plantas, tais como resistência a distúrbios, é a responsável pelo aumento da eficiência e estabilidade de processos ecossistêmicos em condições de maior biodiversidade. Nos estudos que envolvem a diversidade de microrganismos e plantas, a complementaridade de características das espécies também é sugerida como uma explicação para os efeitos da biodiversidade no funcionamento do ecossistema. Contudo as características complementares são em parte atribuídas aos diferentes microrganismos, tais como as características de preferência por hospedeiro (Heijden *et al.* 1998), de utilização de substrato para decomposição (Bardgett & Shine 1999) e de preferência de micro-hábitat (Stephan *et al.* 2000).

Outras considerações e conclusão

As interações entre microrganismos e plantas ainda carecem de estudos que visem as suas conseqüências na estruturação da comunidade e no funcionamento do ecossistema. Apesar da proliferação de pesquisas concernentes a determinadas associações microrganismo-planta, tais como as micorrizas e as bactérias fixadoras de nitrogênio, a maior parte destes estudos se limita a sistemas simples de poucas espécies de plantas, as quais freqüentemente são de interesse econômico (*e.g.*, Caron *et al.* 1985, Chilvers & Draft 1981, Estrada-Luna *et al.* 2000). Mesmo os estudos que visam abranger uma perspectiva mais ampla das interações entre a microbiota e os produtores ainda são restritos a determinados sistemas de fácil manipulação e acompanhamento, tais como pequenas

comunidades de plantas herbáceas, campos de gramíneas e sistemas semi-agrícolas (*e.g.* Grime 1987, Francis & Read 1994, Francis & Read 1995,).

A extrapolação de resultados de estudos de interações microrganismos-plantas com sistemas simples e de poucas espécies para a inferência de propriedades do ecossistema deve ser feita com cautela, uma vez que ecossistemas são sistemas complexos (Levin 1998). Os sistemas complexos, por sua vez, são caracterizados por suas propriedades de não-linearidade, imprevisibilidade e efeitos de contingência, o que é uma consequência de sua multiplicidade de componentes e de interações que estes componentes podem ter entre si (Bak & Paczuski 1995). Por conseguinte, as propriedades de um sistema complexo não podem ser precisamente inferidas a partir da soma das propriedades de seus componentes, o que pode dificultar o uso de uma abordagem reducionista para a caracterização de um sistema complexo, tal como o ecossistema (Brown 1995). Além disso, grande parte do conhecimento sobre a biologia dos microrganismos sofre generalizações excessivas. Frequentemente, os estudos mais aprofundados são realizados com poucas espécies, que, posteriormente, têm os seus resultados generalizados para uma ampla gama de espécies (Francis & Read 1995). Embora generalizações sobre as propriedades de diferentes organismos possam ser úteis, como, por exemplo, para organismos pertencentes a um mesmo grupo funcional (Yin *et al.* 2000), as generalizações podem ser precipitadas para um grupo tão diverso como os microrganismos. Contudo, deve-se ressaltar que as reduções da complexidade original do ecossistema podem ser úteis, uma vez que a complexidade do ecossistema não é passível de ser estudada em sua íntegra por questões logísticas e de tratabilidade de execução de um projeto de pesquisa. Logo, estudos que utilizem comunidades reduzidas, porém representativas da comunidade original, tais como os estudos de micro e macrocosmos (*e.g.*, Francis & Read 1995, Heijden *et al.* 1998), podem ser extremamente úteis para o conhecimento das relações entre a microbiota e o funcionamento do ecossistema.

As associações de plantas com micorrizas são um exemplo de generalizações a partir de resultados obtidos de estudos realizados em sistemas simples. Frequentemente as micorrizas são ditas como simbioses mutualísticas das plantas. Contudo, este pressuposto foi raramente testado, tendo sido verificado para algumas espécies de plantas, muitas das quais de interesse econômico e em sua maioria em condições de laboratório (Francis & Read 1994, *idem* 1995). Todavia, alguns autores têm apontado para uma grande flexibilidade nos estilos de vida dos fungos simbioses (Redman *et al.* 2001, Rodriguez & Redman 1997). Algumas espécies de fungos endosimbioses estudadas, como as do gênero *Colletotrichum*, apresentam a capacidade de manifestar diferentes tipos de simbiose em suas plantas hospedeiras, podendo ser desde comensais e mutualistas até patógenos (Redman *et al.* 2001). Todavia, apesar da constatação da existência desta flexibilidade de estilos de vida em uma mesma espécie de fungo, os mecanismos por trás da manifestação de um determinado estilo de vida ainda permanecem desconhecidos, havendo indícios de que podem ser influenciados pelas condições ambientais, pela espécie de planta e pelas características genéticas do fungo simbiote e da planta hospedeira (Redman *et al.* 2001).

A questão é que há uma barreira tênue entre o mutualismo e o parasitismo, o que exige uma maior cautela na extrapolação de uma conclusão retirada do resultado de um sistema simples, tal como um composto por uma espécie de planta hospedeira e seu fungo simbiote. Tal foi o ocorrido entre as micorrizas, para as quais a caracterização de simbioses mutualistas é largamente empregada (Francis & Read 1995). Alguns autores, porém, apresentaram que as micorrizas arbusculares podem ter efeitos deletérios na produtividade e sobrevivência de algumas espécies de plantas hospedeiras, enquanto em outras não (Allen *et al.* 1989, Francis & Read 1994, *idem* 1995). Estes efeitos deletérios foram constatados principalmente em espécies ruderais e são decorrentes de danos diretos causados pelos fungos micorrízicos, tais como a produção de substâncias alelopáticas e destruição de tecidos da raiz (Francis & Read 1994, *idem* 1995). Além disso, as micorrizas podem formar redes de micélios que interconectam diferentes espécies de plantas e, por conseguinte, translocar compostos

orgânicos de uma espécie de planta para outra (Harnett & Wilson 1999). Uma vez que as micorrizas favorecem mais algumas espécies de plantas do que outras, o translocamento de compostos orgânicos pode alterar as relações de competitividade entre as plantas, podendo aumentar ou reduzir a dominância (Harnett & Wilson 1999).

O fato de as micorrizas poderem exercer diferentes tipos de simbiose, dependendo da espécie hospedeira, e alterar as relações de competitividade entre as plantas pode ter profundas implicações para a composição e estrutura da comunidade de produtores e, conseqüentemente, para a dinâmica do ecossistema. As micorrizas podem influenciar de tal maneira a estrutura da comunidade de plantas que padrões antes interpretados como decorrentes de características do ciclo de vida e da fisiologia da planta podem ser decorrentes de interações micorriza-planta. Um exemplo ilustrativo são as espécies de plantas ruderais comumente prejudicadas pelas micorrizas (Francis & Read 1994, *idem* 1995). Será que estas plantas ruderais são mesmo características de ambientes perturbados em decorrência de características intrínsecas ao seu ciclo de vida? Ou há uma possibilidade alternativa de este padrão ser decorrente de um resultado de interações mutualistas e antagonistas entre plantas e micorrizas?

Francis e Read (1994) e *idem* (1995) sugerem que a ocorrência das espécies ditas como ruderais em ambientes perturbados não é decorrente de uma seleção de traços das plantas para este tipo de ambiente. Logo, o padrão de distribuição das plantas ruderais não seria decorrente das características do ciclo de vida dessas espécies de planta, mas sim das interações antagonísticas com as micorrizas, as quais são mais vigorosas nas comunidades estáveis do que nos ambientes perturbados. Contudo, ainda carecem os estudos que testem esta possível explicação para a distribuição de plantas ruderais nas comunidades naturais. Estudos futuros podem fazer uso de experimentos de campo, por exemplo, para testar se, na ausência de uma rede micelial vigorosa de micorrizas, as espécies ruderais podem ocorrer em ambientes razoavelmente estáveis.

Outros padrões de distribuição de plantas entre as comunidades, tradicionalmente explicados pela seleção de traços das plantas, podem ser melhor explicados por meio das interações micorriza-planta, considerando o potencial antagonístico que estas interações podem ter para algumas espécies de plantas. Francis & Read (1994), por exemplo, propuseram que o padrão sucessional pode ser melhor explicado pelas interações micorriza-planta, particularmente pela troca, durante a passagem dos estágios de sucessão inicial para tardia, da predominância de associações com micorrizas arbusculares para associações com ectomicorrizas. Logo, a composição e estruturação de comunidades de plantas devem ser revisadas levando-se em consideração as interações entre plantas e micorrizas, assim como outras interações que as plantas podem potencialmente exercer com outros membros da microbiota.

Novas pesquisas estão desvendando todo um novo universo de interações microbianas com os organismos produtores terrestres: as associações de microrganismos com as folhas de plantas, isto é, com a filosfera. A diversidade microbiana da filosfera apresentou-se em uma magnitude em muito superior a esperada, uma vez que as folhas geralmente eram consideradas um ambiente relativamente inóspito aos microrganismos (Yang *et al.* 2000). Além da elevada diversidade, a microbiota da filosfera é peculiar a cada espécie de planta, podendo haver até mesmo uma variação entre as diferentes folhas de um mesmo indivíduo (Lambais *et al.* 2008). Apesar da grande diversidade da microbiota da filosfera, pouco se sabe sobre o seu papel funcional. Alguns estudos têm atribuído um caráter patogênico a alguns a esses microrganismos (Bettie & Lindow 1999). Contudo, estudos recentes apresentam, pelo menos para o caso das bromélias, um papel crucial no ciclo de vida da planta. Brighigna *et al.* (1992) e Inselsbacher *et al.* (2007), por exemplo, demonstraram que os microrganismos da filosfera de algumas espécies de bromélias têm uma expressiva participação na nutrição de suas hospedeiras, fornecendo nutrientes pelas vias de mineralização e fixação. Os estudos de Brighigna *et al.* (1992) e Inselsbacher *et al.* (2007) demonstram que a microbiota da filosfera pode

ter uma participação preponderante no funcionamento do ecossistema, podendo exercer funções na ciclagem de nutrientes e produtividade primária.

Os microrganismos são, provavelmente, o grupo mais diversificado dentre os ecossistemas (Pace 1997). A elevada magnitude de sua diversidade multiplica por dezenas de centenas de vezes as possibilidades de interações entre produtores e microrganismos e entre microrganismos dentro de um ecossistema e aumenta a probabilidade de uma redundância funcional entre diferentes espécies de microrganismos, o que reduz os efeitos da perda de espécies no funcionamento do ecossistema (Ekschmitt & Griffiths 1998). Considerando o ecossistema como um sistema complexo, é provável que grande parte da complexidade e resiliência do ecossistema seja decorrente da microbiota, visto as características de elevada diversidade, multiplicidade de interações e redundância funcional da comunidade microbiana.

Referências

- Allen MF, Allen EB, Friese C.F. 1989. Responses of the non-mycotrophic plant *Salsola kali* to invasion by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 111: 45-49.
- Amann RI, Ludwig W, Schleifer K. 1995. Phylogenetic identification and in situ detection of individual microbial cells without cultivation. *Microbiological Reviews* 59: 143-169.
- Bak P, Paczuski M. 1995. Complexity, contingency, and criticality. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 6689-6696.
- Bardgett RD, Shine A. 1999. Linkages between plant litter diversity, soil microbial biomass and ecosystem function in temperate grassland. *Soil Biology and Biochemistry* 31: 317-321.
- Bettie GA, Lindow SE. 1999. Bacterial colonization of leaves: a spectrum of strategies. *Phytopathology* 89: 353-359.
- Brighigna L, Montaini P, Favilli F, Trejo AC. 1992. Role of the nitrogen-fixing bacterial microflora in the epiphytism of *Tillandsia* (Bromeliaceae). *American Journal of Botany* 79: 723-727.
- Brown JH. 1995. *Macroecology*. Chicago: The University of Chicago Press.

- Caron M, Fortin JA, Richard C. 1985. Influence of substrate on the interaction of *Glomus intraradices* and *Fusarium oxysporum* f.sp.*radicis-lycopersici* on tomatoes. *Plant and Soil* 87: 233-239
- Chapman K, Whittaker JB, Heal, OW. 1988. Metabolic and faunal activity in litters of tree mixtures compared with pure stands. *Agriculture, Ecosystem and Environment* 24: 33-40.
- Chapin FS, Matson, PA, Mooney, HA. 2002. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer, New York.
- Chilvers MT, Daft M. 1981. Mycorrhizas of the liliiflorae. II. Mycorrhiza formation and incidence of root hairs in field grown *Narcissus* L., *Tulipa* L. and *Crocus* L. cultivars. *New Phytologist*, 89: 247-261.
- Ekschmitt K, Griffiths BS. 1998. Soil biodiversity and its implications for ecosystem functioning in a heterogeneous and variable environment. *Applied Soil Ecology* 10: 201-215.
- Estrada-Luna AA, Davies jr. FT, Egilla JN. 2000. Mycorrhizal fungi enhancement of growth and gas exchange of micropropagated guava plantlets (*Psidium guajava* L.) during ex vitro acclimatization and plant establishment. *Mycorrhiza* 10: 1-8.
- Francis R, Read DJ. 1994. The contribution of mycorrhizal fungi to the determination of plant community structure. *Plant and Soil* 159: 11-25.
- Francis R, Read DJ. 1995. Mutualism and antagonism in the mycorrhizal symbiosis, with special reference to impacts on plant community structure. *Canadian Journal of Botany* 73(Suppl. 1): 1301-1309.
- Fyles JW, Fyles IH. 1993. Interaction of Douglas-fir with red alder and salal foliage litter during decomposition. *Canadian Journal of Forestry Research* 23: 358-361.
- Grime JP, Mackey, JML, Sillier, SH, Read DJ. 1987. Floristic diversity in a model system using experimental microcosm. *Nature* 328: 420-422.
- Harnett DC, Wilson WT. 1999. Mycorrhizae influence plant community structure and diversity in tallgrass prairie. *Ecology* 80: 1187-1195.
- Heijden MGA, Klironomos JN, Ursic M, Moutoglis P, Streitwolf-Engel R, Boller T, Wiemken A, Sanders I. 1998. Mycorrhizal fungal biodiversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396: 69-72.
- Hodge A, Robinson D, Fitter A. 2000. Are microorganisms more effective than plants at competing for nitrogen? *Trend in Plant Science* 5: 304-308.

- Inselsbacher E, Cambui CA, Richter A, Stange CF, Mercier H, Waneck W. 2007. Microbial activities and foliar uptake of nitrogen on the epiphytic bromeliad *Ursea gigantea*. *New Phytologist* 175: 311-320.
- Kaye JP, Hart SC. 1997. Competition for nitrogen between plant and soil microorganisms. *Trend in Ecology and Evolution* 12: 139-143.
- Klironomos JN, McCune J, Hart M, Neville J. 2000. The influence of arbuscular mycorrhizae on the relationship between plant diversity and productivity. *Ecological Letters* 2: 137-141.
- Lambais MR, Crowley DE, Cury JC, Büll RC, Rodrigues RR. 2008. Bacterial diversity in tree canopies of the Atlantic Forest. *Science* 312:1917.
- Levin SA. 1998. Ecosystems and the biosphere as complex adaptive systems. *Ecosystems* 1: 431-436.
- Loreau M. 2001. Microbial diversity, producer-decomposer interactions and ecosystem processes: a theoretical model. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268: 303-309.
- Margulis L, Schawartz KV. 2001. Cinco reinos, um guia ilustrado dos filós da vida na Terra. 3ª ed. Rio de Janeiro: Editora Guanabara Koogan.
- McArthur JV. 2006. *Microbial ecology: an evolutionary approach*. USA: Elsevier Academic Press.
- Naeem S, Hahn DR, Schuurman G. 2000. Producer-decomposer co-dependency influences biodiversity effects. *Nature* 403: 762-764.
- Pace NR. 1997. A molecular view of microbial diversity and the biosphere. *Science* 276: 734-740.
- Redman RS, Dunigan DD, Rodriguez RJ. 2001. Fungal symbiosis from mutualism to parasitism: who control the outcome, host or invader? *New Phytologist* 151: 705-716.
- Rodriguez RJ, Redman RS. 1997. Fungal life-styles and ecosystem dynamics: biological aspects of plant pathogens, plant endophytes and saprophytes. *Advances in Botanical Research* 24: 169-193.
- Stephan A, Meyer AH, Schmid B. 2000. Plant diversity affects culturable soil bacteria in experimental grassland communities. *Journal of Ecology* 88: 988-998.
- Tibbett M. 2000. Roots, foraging and the exploitation of soil nutrient patches: the role of mycorrhizal symbiosis. *Functional Ecology* 14: 397-399
- Tilman D. 1996. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology* 77: 350-363.
- Tilman D, Downing JA. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367: 363-365.

Zak DR, Holmes WE, White DC, Peacock AD, Tilman D. 2003. Plant diversity, soil microbial communities, and ecosystem function: are there any links? *Ecology* 84: 2042-2050.

Yang C, Crowley DE, Borneman J, Keen NT. 2000. Microbial phyllosphere populations are more complex than previously realized. *Proceeding of the National Academy of Sciences* 98: 3889-3894.

Yin B, Crowley D, Sparovek G, Melo WJ, Borneman J. 2000. Bacterial functional redundancy along a soil reclamation gradient. *Applied and Environmental Microbiology* 66: 4361-4365.