

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO MARANHÃO
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGROECOLOGIA
MESTRADO EM AGROECOLOGIA

HENRY ALEXANDER REYES MARTINEZ

**AVALIAÇÃO DA COMPOSIÇÃO DE FUNGOS MICORRIZICOS
ARBUSCULARES - FMA EM DIFERENTES SISTEMAS DE USO DO SOLO NA
AMAZONIA ORIENTAL.**

SÃO LUÍS
2017

HENRY ALEXANDER REYES MARTINEZ

**AVALIAÇÃO DA COMPOSIÇÃO DE FUNGOS MICORRIZICOS
ARBUSCULARES - FMA EM DIFERENTES SISTEMAS DE USO DO SOLO NA
AMAZONIA ORIENTAL.**

Dissertação apresentada ao
Programa de Pós-Graduação em
Agroecologia da Universidade Estadual do
Maranhão, para a obtenção do título de
Mestre em Agroecologia.

Orientador (a): PhD Christoph Gehring

**SÃO LUÍS
2017**

Martinez, Henry Alexander Reyes.

Avaliação da composição de espécies de fungos micorrízicos arbusculares – FMA nos diferentes usos do solo na Amazônia Oriental / Henry Alexander Reyes Martinez. – São Luís, 2018.

67 f.

Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós-graduação em Agroecologia, Universidade Estadual do Maranhão, 2018.

Orientador: Prof. PhD Christoph Gehring.

1. Glomerospore abundance. 2. Glomalin. 3. Species composition. 4. Soil organic matter. 5. Glomos. I. Título.

CDU 631.46(811)

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO MARANHÃO
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGROECOLOGIA
CURSO DE MESTRADO EM AGROECOLOGIA

HENRY ALEXANDER REYES MARTINEZ

**AVALIAÇÃO DA COMPOSIÇÃO DE FUNGOS MICORRIZICOS
ARBUSCULARES - FMA EM DIFERENTES SISTEMAS DE USO DO SOLO NA
AMAZONIA ORIENTAL.**

Aprovada em: 29 / 09 / 2017

BANCA EXAMINADORA:

Prof. Dr. Christoph Gehring - UEMA

Profa. Dra. Camila Pinheiro Nobre - UEMA

Prof. Dr. Flávio Henrique Reis Moraes - UniEUMA

DEDICO

Para eles, que com tanto esforço forjaram as pessoas que somos hoje. Esta dedicada para minha mãe MARIA TERESA MARTINES VERDUGO, meu pai GILBERTO REYES REYES e para vocês meu queridos irmãos XIMENA REYES REYES, MIREYA REYES MARTINEZ e GILBERTO ELEAZAR REYES MARTINEZ.

AGRADEÇO

Para aquilo que faz acontecer. Para cada pessoa que foi parte desta historia maravilhosa na ilha do amor. Eu quero agradecer a meu orientador Christoph Gehring pelos ensinios e sua incompreensível paciência comigo. A essa pessoa maravilhosa, Camila Nobre por todo o apoio dado. Minhas amigas de laboratório Luana y Paula. A meu amigo Marcelo Viana que me abriu as portas de sua casa e de sua família. Meus amigos Luis Hernandez, Ernesto Cardozo, Stefania Pinzón, Ivan Ricardo, Jhon, Monica moreno, Natalia, Ray, Bia, Julio Bravo e cada um que compartilho este longo caminho.

Á Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudos.

Á Fundação de Amparo à Pesquisa e ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico do Maranhão (FAPEMA) pelo financiamento da pesquisa.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	IX
LISTA DE TABELAS.....	X
RESUMO	XI
Abstract.....	XII
CAPÍTULO I.....	13
1. INTRODUÇÃO GERAL	14
2. Revisão de Literatura.....	15
2.1. Bioma Amazônico: Amazônia Oriental	15
2.3. O Município de Alcântara	19
2.3 Corte e <i>Mulch</i> : Alternativa Para Roça Com Fogo.....	22
2.4 Fungos <i>Micorrízicos Arbusculares</i>	24
2.5. Ecologia de FMA	25
3. OBJETIVO	28
4. HIPOTESIS.....	28
4. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS.....	29
CAPÍTULO II.....	34
Arbuscular mycorrhizal fungi along secondary forest succession at the eastern periphery of Amazonia: seasonal variability and impacts of soil fertility.....	35
1. Introduction	36
2. METHODS.....	37
2.1. Study region	38
2. Study sites and sampling scheme.....	38
2.3 Soil Physical and Chemical Analyses	39
2.4. Glomalin	39
2.4 Glomerospore extraction and FMA taxonomy	40

2.6. Glomerospore diversity and composition.....	40
2.7. Statistics	41
3. Results.....	42
3.1 Soil physicochemistry	42
3.2 Glomalin contents.....	42
3.3 AMF spore density.....	43
3.4 AMF species composition and diversity.....	43
3.6 AMF spore diversity along succession and between seasons.....	44
4. DISCUSSION	45
5. Conclusions	49
6. Acknowledgements.....	49
7. References	50

LISTA DE FIGURAS

- FIGURA 1.** Fisionomias do bioma amazônico. Fonte: IBGE. 17
- FIGURA 2.** Mapa de solos e vegetação do município de Alcântara. 20
- FIGURA 3** Total glomalin T-BRSP (top) and easily extractable glomalin EE-BRSP (bottom) concentrations in rainy and dry season of a successional chronosequence in SEC1 (3-4 yr.-old young regrowth), SEC2 (6-8 yr.-old mid-aged regrowth) and SEC3 (≥ 120 yr.-old forest)..... 65
- FIGURA 4** Total FMA spore density in 50 g soil in dry and rainy season along succession from SEC1 (3-4 yr.-old young regrowth), SEC2 (6-9 yr.-old mid-aged regrowth) to SEC3 (≥ 120 yr.-old forest). Letters depict significantly lower spore density in SEC3 than in SEC1 and SEC2 in the dry but not in the rainy season..... 66
- FIGURA 5.** Dendrogram of floristic similarities between seasons and along succession, based on Bray-Curtis distances. D = dry season, W= wet season. SEC1 = 3-4 yr.-old young regrowth, SEC2 = 6-9 yr.-old mid-aged regrowth, SEC3 ≥ 120 yr.-old mature rainforest..... 66
- FIGURA 6.** Nonmetric multidimensional scaling (NMDS) ordination plot of Glomerospore species composition in rainy and dry seasons and along succession and representation of the soil chemical indicators which significantly drove ordination, based on Bray–Curtis dissimilarities between samples (stress = 0.19)..... 67

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Topsoil (0-20 cm) chemistry in dry and wet seasons: Means \pm SE, letters indicate statistical grouping along succession within the same season	61
Tabela 2. Pearson correlations of easily-extractable (EE-BRSP) and total (T-BRSP) glomalin contents with soil physico-chemical environment in dry and rainy seasons, significant correlations are depicted in bold	61
Tabela 3. Glomerospore species identified in this study: Relative abundances, Frequencies of occurrence, and species-indicator values in dry (D) and wet (W) seasons along	succession. 62
Tabela 4. Mean Glomerospore species richness and diversity indices in dry and wet seasons along succession (SEC1 = 3-4 yr.-old young regrowth, SEC2 = 6-9 yr.-old mid-aged regrowth, SEC3 \geq 120 yr.-old mature rainforest).....	63
Tabela 5. Results of Between-class analysis (BCA) of grouping factors Successional stages and Seasons based on the scores obtained by NMDS.	64

RESUMO

Como a transformação antrópica das florestas tropicais da Amazônia em terras degradadas continua, o papel dos fungos micorrízicos arbusculares (FMA) permanece no escuro. Este artigo descreve as mudanças na FMA (abundância de glomerosporos, composição e diversidade de espécies e conteúdo de glomalina) ao longo da sucessão de florestas secundárias, e exploramos os impactos da sazonalidade e da físicoquímica do solo. A pesquisa foi conduzida numa região de agricultura itinerante na periferia oriental da Amazônia, florestas secundárias "jovens" (3-4 anos) e 'meia idade' (6-9 anos), e em florestas maturidade (> 120 anos de idade) nas estações secas (novembro de 2015) como nas chuvosas (maio de 2016). Identificamos um total de 36 espécies de FMA, correspondendo a 24,1% da riqueza de espécies do Brasil e 12,5% da AMF conhecida mundialmente. Os gêneros *Glomus* e *Acaulospora* predominaram em todos os estágios sucessionais, com 58,3% e 25% de toda riqueza de espécies, respectivamente. O BCA sugere que a composição de espécies de FMA foi impulsionada principalmente pela sazonalidade (16%) e apenas marginalmente (embora igualmente significativamente) por sucessão (8%). Um subconjunto de variedades de solo (pH, OM, Al, CEC, Ca) apresentou alta correlação ($r^2 = 0,46$) com abundância de glomerosporos e composição de espécies. Embora as espécies de glomerosporos diferissem significativamente entre florestas de 3-4 anos e > 120 anos, as diferenças foram pequenas e - ao contrário da diversidade de espécies de vegetação - a diversidade foi maior no rebrotamento de 3-4 anos. A similaridade florística da FMA entre estes tipos contrastantes de vegetação foi alta ($r = 0,79$). Nem o conteúdo de glomalina facilmente extraível nem total diferiram significativamente entre estações ou estágios sucessionais, embora contribuíssem substancialmente (média geral de 2,5%) para o total de carbono da matéria orgânica do solo. Nossos resultados apóiam a visão de um conjunto limitado de espécies de FMAs com apenas diferenças muito sutis entre o novo crescimento (degradado) secundário e as florestas maduras. Assim, as trajetórias sucessionais de recuperação da vegetação após repetidos ciclos de cultivo de deslocamento provavelmente não são limitadas pela disponibilidade da FMA.

Palavras chaves: abundancia de glomerosporos, composição de especies, Glomalina, material organica, *Glomus*.

Abstract

As anthropic transformation of Amazonian rainforests into degraded lands continues, the role of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) remains in the dark. This paper describes changes in AMF (Glomerospore abundances, species composition and diversity and glomalin contents) along secondary forest succession, and we explore the impacts of seasonality and of soil physicochemistry. Research was conducted in a shifting cultivation region at the eastern periphery of Amazonia, in 'young' (3-4 yrs old) and 'mid-aged' (6-9 yrs old) secondary forest regrowth, and in mature (>120yrs old) rainforest, both in dry (November 2015) and in rainy (May 2016) seasons. We identify a total of 36 AMF species, corresponding to 24.1% of Brazil's and 12.5% of the worldwide known AMF species richness. The genera *Glomus* and *Acaulospora* predominated in all successional stages, with 58.3% and 25% of all species richness respectively. BCA suggest that AMF species composition was driven mainly by seasonality (16%) and only marginally (though likewise significantly) by succession (8%). A subset of soil varieties (pH, OM, Al, CEC, Ca) had a high correlation ($r^2=0.46$) with Glomerospore abundance and species composition. Though Glomerospore species diversidade did differ significantly between 3-4 yrs-old and >120 yrs-old forests, differences were altogether small and – contrary to vegetation species diversity – diversity was highest in the 3-4 yrs-old regrowth. AMF floristic similarity between these contrasting vegetation types was high ($r=0.79$),. Neither easily-extractable nor total glomalin contents differed significantly between seasons or successional stages, though they did contribute substantially (overall 2.5% average) to total soil organic matter carbon.. Our results support the view of a remarkably resilient limited set of AMF species with only very subtle differences between young (degraded) secondary regrowth and mature rainforests. Thus, the successional trajectories of vegetation recovery after repeated shifting cultivation cycles is likely not limited by AMF availability.

Keywords: Glomerospore abundance; species composition; glomalin; soil organic matter, *Glomus*.

CAPÍTULO I

1. INTRODUÇÃO GERAL

O desmatamento tem aumentado as florestas secundárias nos trópicos úmidos modificando as dinâmicas e relações do solo com a estrutura de plantas. O Arco do desmatamento, área definida na região Amazônica brasileira, que envolve o oeste do estado de Maranhão, Tocantins, parte de Pará e do Mato Grosso, Rondônia, sul do Amazonas chegando até o Acre apresentam os níveis mais alto de desmatamento (VALERIANO et al., 2012).

Maranhão tem transformado 26% de sua área total de cobertura vegetal em floresta secundária (SPINELLI-ARAUJO et al., 2016) sendo a roça com fogo o método mais simples e econômico. A roça com fogo reduzir a biomassa aérea, ajudando na limpeza da área para a lavoura e melhorando algumas condições químicas através da liberação dos nutrientes em forma de cinza para o solo (KATO et al., 1999). Esta atividade reduz a quantidade de matéria orgânica, aumenta a erosão do solo afetando a microbiologia do solo.

Os FMA são organismos biotróficos obrigatórios com uma relação mutualista, denominada micorrizica arbuscular, com as raízes das plantas. Estes microorganismos, do filo *Glomeromycota*, adquirem e absorvem nutrientes do solo, fornecendo-os para as planta em troca de fotoassimilados para completarem seu ciclo de vida (SMITH & READ, 2012). As práticas culturais provocam efeitos na comunidade de FMA (BODDINGTON & DODD, 2000) modificando sua incidência apresentando respostas diversas na sua relação com a planta (LONGO et al., 2014).

Para a agricultura itinerante, os tempos de pousio são fundamentais para recuperar a fertilidade natural do solo. Através da ciclagem de nutrientes das florestas secundárias, provenientes de folhas e galhos, disponibilizam os nutrientes provenientes da mineralização da matéria orgânica. Mas o tempos de pousio tem mudado diminuindo seu tempo entre 20 – 40 anos para 6-12 anos, como nas áreas de estudo do

município de Alcântara. Esta mudança também afeta aos fungos micorrizos devido a que os contínuos ciclos de roça com fogo, transformando as propriedades químicas, levando elas a extremos.

Por tal motivos, avaliar a diversidade e composição de FMA nos diferentes usos do solo, Roça com fogo e sucessão, fornecera o conhecimento sobre a resposta ecológica aos tipos de perturbações .

2. Revisão de Literatura

2.1. Bioma Amazônico: Amazônia Oriental

A região amazônica tem a maior bacia hídrica do planeta (ANA., 2017) junto com a maior floresta tropical contínua (MMA, 2006), localiza na América do Sul, ocupando seis países: Brasil, Peru, Colômbia, Equador, Venezuela, Bolívia, Guiana, Suriname e Guiana Francesa. Apresenta uma extensão aproximada de seis milhões de quilômetros quadrados, onde a maior parte, cerca de 60% está localizada no território brasileiro.

Segundo Klammer (1984) a bacia amazônica se divide em três grandes regiões: pavimento cristalino de origem pré-cambriana, sedimentos pré-terciários localizados no sudeste do Rio Amazonas e ao longo da bacia amazônica equatorial e da bacia aluvial ou planícies inundáveis, o que proporciona uma grande diversidade de ecossistemas naturais e característicos da região amazônica. .

A Amazônia, pela sua grande diversidade de fisionomias, deixa de lado o conceito da homogeneidade definida para uma grande floresta tropical úmida, e se como uma floresta com características diferenciadas (Figura 1). Essa diversidade é dada por um conjunto de fatores geomorfológicos históricos influenciados por três eventos principais: os processos de sedimentação (sendo a maior influência na bacia), as mudanças do nível do mar e a quantidade e distribuição das chuvas ((AYRES, 1993; KLAMMER, 1984)), formando a maior floresta tropical contínua do mundo ((CARNEIRO, 2010)

As mudanças nos períodos Terciário e Quaternário geraram dois tipos de florestas

importantes: as inundáveis e as de terra firme. As primeiras são florestas alagadas que abrangem 6% da área total, sendo alagada sazonalmente formando áreas de várzeas (rios de água branca) e igapós (rios de água preta), consistindo nas maiores porções de florestas úmidas inundáveis do mundo (KLINGE; JUNK; REVILLA, 1990)(JUNK, 1993). As florestas de terra firme representam 80% da Amazônia Brasileira (PIRES; PRANCE, 1985)(PIRES & PRANCE, 1985), possuindo maior diversidade de fauna e flora, em comparação com as áreas alagadas.

Uma definição mais ampla é dada por Ab'saber (2002), que baseando-se num critério de especificidade, suporte ecológico e padrão de biodiversidade, os agrupou em três categorias: i) Ecossistemas contrastados de "terras firmes" tipo enclaves de cerrados ilhados no meio das grandes matas (explicados pela teoria dos refúgios), ii) diferenciações intra-florestais, dado pela presença de areia branca em terraços, várzeas e interflúvios arenosos ou igapós (tipo campinaranas e campinas) e iii) ecossistemas extremantes localizados, originados por minirefúgios nas paredes de "pães-de-açúcar", dos lajedos ou em seu entorno, definindo assim, a Amazônia como um conjunto de múltiplas inter-relações que agrupam ecossistemas diversos.

O clima é caracterizado por ter umidade relativa de 80% durante a maior parte do ano, com precipitações que ultrapassam os 2.000 mm/ano, chegando até a 6.000 mm/ano, como na região limítrofe dos Andes, Peru e Equador (FISCH, GILBERTO; MARENGO, JOSÉ A.; NOBRE, 1998) Em algumas regiões o clima é diferente, apresentando áreas com umidade relativa do ar baixa, como o Cerrado na estação seca, longa e bem definida, e outras que são bem úmidas e sem estação seca (FISCH, GILBERTO; MARENGO, JOSÉ A.; NOBRE, 1998)

Essas condições de relevos, fisionomias e climas dão à Floresta Amazônica uma ampla biodiversidade de fauna e flora sendo a mais rica do mundo, formando ecossistemas complexos e de equilíbrio ecológico extremamente frágil (BORÉM; OLIVEIRA-FILHO, 2002). Sua fauna tem uma representatividade de aproximadamente 2.657 espécies de peixes, 517 de anfíbios, 1.677 de aves, 524 mamíferos e mais de 55 mil espécies de plantas (LEWINSON, 2006)

Para o desenvolvimento e conservação desse bioma, em 1953 o governo do Brasil

criou a Região da Amazônia Brasileira composta pelos Estados do Pará, os Territórios Federais do Acre, Amapá, Guaporé e Rio Branco, e partes dos Estados de Mato Grosso, Goiás e Maranhão (MARTHA JÚNIOR; CONTINI; NAVARRO, 2011) (CÁUPER, 2006), com uma extensão territorial de 1.739.141 km².

Em 1966, seu território foi ampliado para 5.217.423 km² e dividido em duas regiões: Amazônia Oriental, abrangendo os Estados do Pará, Maranhão, Amapá, Tocantins e Mato Grosso; e Amazônia Ocidental, composta pelos Estados do Amazonas, Acre, Rondônia e Roraima (SERRA, M. A.; FERNANDEZ, 2004)(SERRA e FERNANDEZ, 2004).

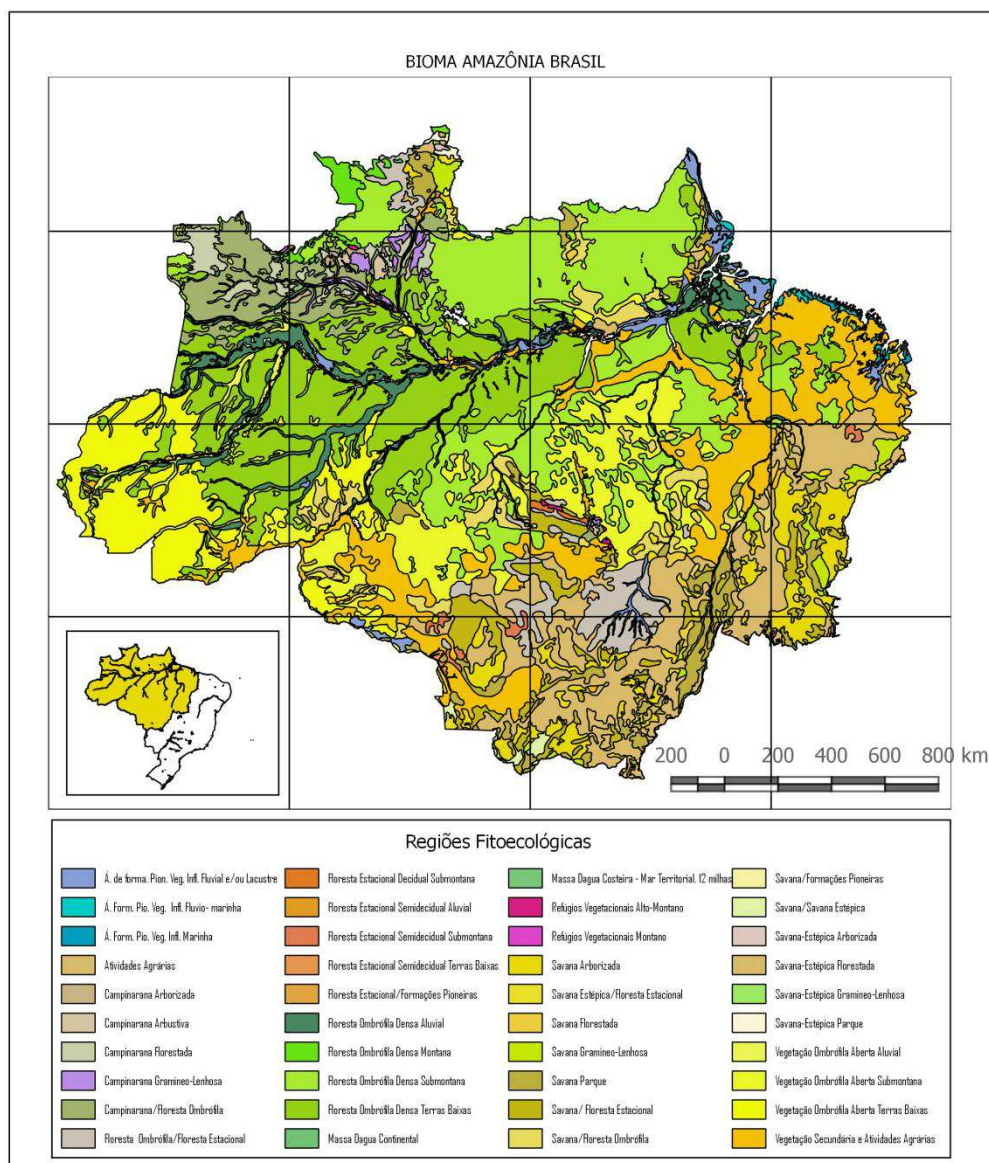


Figura 1. Fisionomias do bioma amazônico. Fonte: IBGE. Modificação do autor

2.2 Amazônia oriental: O Maranhão.

O Maranhão pertence à região Nordeste do Brasil, com área de 331.983,23 km², sendo que 80% de seu território faz parte da Amazônia Legal. Além do Bioma Amazônico, o Estado apresenta áreas de Cerrado e Manchas de Caatinga sendo definida como uma área transitória entre a região amazônica (úmida) e região semiárida do país (GEM., 2011) Essa transição mostra a ocorrência de variados ecossistemas, desde ambientes salinos com presença de manguezais, passando por campos inundáveis, cerrados e babaçuais, além de conter uma vegetação florestal de grande porte com características amazônicas(MOURA, 2004)

Dentro dos biomas maranhenses são encontradas diferentes fisionomias tais como Floresta Ombrófila Densa – aberta (definida também como áreas de transição), Floresta Estacional Semidecidual – decidual Savana (Cerrado) e savana estépica (Caatinga) (IBGE, 2014). Devido às diversas atividades de expansão da fronteira agrícola, roça de toco e exploração madeireira, o Estado tem alto nível de desmatamento e fragmentação florestal, gerando um impacto social, representado nos Índices de Desenvolvimento Humano - IDH, sendo o segundo mais baixo do país (MARTINS; OLIVEIRA, 2011)

Entre os anos de 1984 a 2000, observou-se uma perda de floresta ombrófila de 25.9%; o equivalente a 795.909,64 (MARTINS; OLIVEIRA, 2011) Segundo os dados do Instituto Nacional de Pesquisa Espacial (INPE., 2016), o Maranhão apresentou extensão de área desmatada equivalente a 24.665 km² desde o ano de 1998 até 2016, o que equivale a 2.466.500 hectares, modificando a cobertura florestal para o uso de atividades agropecuárias.

Vale ressaltar que o avanço no desmatamento concorda com os dados da

população nas áreas rurais que chega a 36% do total da população do Estado, ((GEM., 2011) com uma distribuição de 287.037 estabelecimentos agropecuários de agricultura familiar com práticas de agricultura tradicional do tipo corte e queima ((MOURA, 2004) FERRAZ JUNIOR, 2004). A agricultura, com a metodologia de roça com fogo, tem processo tem transformado o 26% da área de cobertura vegetal do estado, em florestas secundárias (SPINELLI-ARAUJO et al., 2016)

2.3. O Município de Alcântara

Alcântara esta localizada na Região das Florestas dos Guarás, encontrando-se no limite Oriental da Amazônia Legal, e faz parte da Área de Proteção Ambiental (APA) das Reentrâncias Maranhenses (MELLO, 2008) Apresenta área de 1.457.916 m² e população de 21.851 habitantes (IBGE, 2016).

O município possui dois tipos de vegetações (figura 2). A primeira é influenciada pela presença do mar, definida como áreas de formações pioneiras de vegetação (fluviomarinha ou manguezais), caracterizado por ter uma comunidade micro-fanerófitica de ambiente salobro que se desenvolve nas desembocaduras dos rios e regatos do mar em solos limosos, além de ser composta por uma vegetação especializada de *Rhizophora mangle* L., *Avicennia sp* e *Laguncularia racemosa*(L.) C. F. O. (IBGE , 2012)

O segundo tipo de vegetação é definido como vegetação secundária de atividades agrícolas, onde a paisagem modificada pertence a uma floresta ombrófila aberta dada pela presença de comunidades rurais. São características de áreas que circundam o sul da Bacia Amazônica e áreas menos úmidas com três grupos dominantes: *Attalea speciosa* Mart. Ex Spreng (babaçu) e *Attalea maripa* (Aubl.), Mart (inajá), que compõem a “floresta-de-palmeiras”; *Guadua superba* (taquara), que forma a “floresta-de-bambu”; e *Phenakospermum guianensis* (A. Rich.) Endl. Ex Miq.) (sororoca), “floresta-de-sororoca” ((IBGE 2012)

Seus tipos de solos são o Argissolo Vermelho-amarelo, Plintossolos, além de Gleissolo e solos de mangues e Latossolo Amarelo Este último, ocupa a maior parte da área do município (figura 2), apresentando um estágio avançado de intemperismo, com pouca quantidade de minerais primários, baixa capacidade de troca catiônica, elevada

fixação de fósforo (P) e baixos teores de matéria orgânica devido a oxidação da mesma ((SANCHEZ; PALM; BUOL, 2003), mas que podem ser solos produtivos de acordo com seu manejo ((OLIVEIRA, 2011)

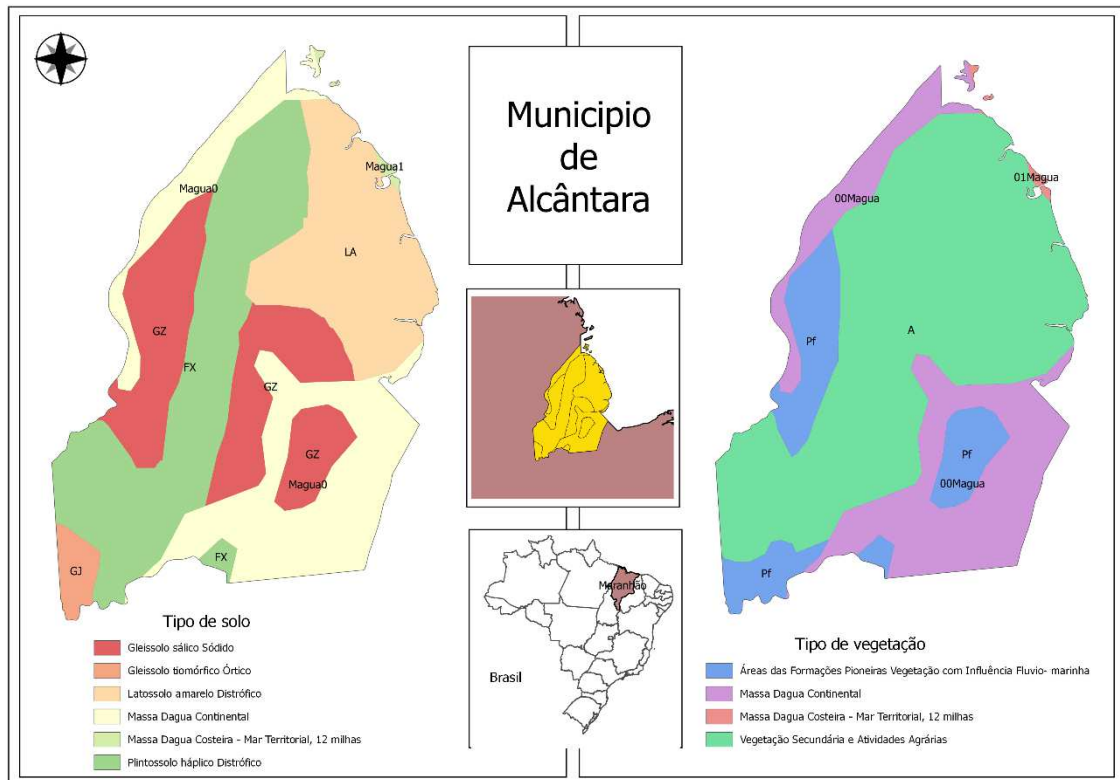


Figura 2. Mapa de solos e vegetação do município de Alcântara.

O principal sistema agrícola utilizado no município é a roça no toco, uma prática ancestral em que consiste no corte e queima da vegetação com um período de pousio para restaurar a comunidade vegetal original (SIMINSKI; FANTINI, 2007)), amplamente reproduzido pelas comunidades rurais e quilombolas, sendo elas a maior parte da população do município dedicado à agricultura de subsistência (MELLO, 2008)

2.4 Agricultura Migratória: Roça no Toco

É difícil definir o conceito de agricultura migratória devido a sua ampla diversidade e o conjunto de atividades no uso da terra, mas de forma geral, é definida como um sistema agrícola cíclico espacial e temporal que envolve limpeza do terreiro, usualmente com o uso de fogo, e posterior ciclos de plantio e períodos de pousio, implementando plantios perenes como frutas, ervas medicinais, castanhas, entre outros. Além disso, é integrado à atividades de caça, pesca, mutirão e atividades extrativistas com estratégias de multi-locais para obter-se um bom senso social e econômico (THRUPP et al., 1997)

A diversidade de sistemas no uso da terra tem-se desenvolvido há 1.000 a.C., com uma faixa de condições socioeconômicas e ecológicas diferentes e adaptativas, estando presentes nos ecossistemas de montanhas e baixadas, de florestas tropicais a savanas (CARMENTA et al., 2013) (SPENCER, 1966). Estas atividades têm uma dependência aproximada de 250 a 300 milhões de pessoas (MYERS, 1994) das quais 37 milhões desenvolvem esses tipos de atividades agrícolas para abastecer um bilhão de pessoas em áreas tropicais (DIXON; GULLIVER; GIBBON, 2001)

Sendo provavelmente o sistema de agricultura mais antigo do mundo Thrupp et al., (1997) define ele como um sistema sustentável social e ambiental baseado nas práticas antigas das comunidades indígenas desligadas da economia nacional, com a possibilidade de ter um tempo de pousio da área produtiva que pode variar de 20 a 40 anos com práticas de roça e fogo antes de repetir o ciclo produtivo. No entanto, o incremento da população e as baixas taxas de produtividade tornam insustentável este sistema.

Os sistemas foram modificando seus tempos de pousio passando de 40 anos a 8-12 o que afeta a recuperação da fertilidade natural do solo, proveniente do ciclagem de nutrientes das florestas secundárias pela retenção de nutrientes no solo (LUCAS et al., 1993) . Os sistemas agrícolas de roça com fogo são utilizados principalmente pelos pequenos produtores rurais para produção de comida e ter uma vida com suas famílias, mas eles são vistos como os agentes primários do desmatamento (HAUCK, 1974).

Segundo (MYERS, 1994) até os anos de 1990, os pequenos produtores atingiram mais o desmatamento que a agricultura comercial, com índices de 70% na África, 50% na Ásia e 30% na América Latina. Em 2012 as porcentagens mudaram. Segundo (FAO,

2016) o maior causador do desmatamento é a agricultura comercial, chegando a ter uma prevalência de 40% em comparação da agricultura de subsistência que é de 33% .

Esta prática agrícola (roça no toco), é bastante utilizada na agricultura devido a rápida melhora na fertilidade do solo com a disponibilidade de Mg, Ca e P (SCHEUNER et al., 2004) elevação do pH pela influência das cinzas, eliminação de troncos grossos e redução de plantas espontâneas na competição de água e nutrientes (HAUSER; NORGROVE, 2013) diminuição do risco de patógenos e doenças, além da redução dos custos de limpeza do terreno ((KATO et al., 1999)), gerando aumento da produção primária comparada com áreas sem fogo ((SARMIENTO, 1985)).

A prática de corte e queima tem levado à degradação estrutural dos solos, ((GIOVANNINI; LUCCHESI; GIACHETTI, 1988; HUBBERT et al., 2006)), perda da biodiversidade, aumento do desmatamento ((FEARNSIDE, 1991)), emissão de gases do efeito estufa ((BRADY, 1996)) assim como o aumento na perda de nutrientes e erosão do solo ((FARELLA et al., 2006)).

2.3 Corte e *Mulch*: Alternativa Para Roça Com Fogo

Pelas características dos solos tropicais é necessário ter um manejo do solo adequado do solo que ajudem a conservar a saúde do solo nos agro-ecossistemas. As atividades agrícolas devem estar ligadas com a saúde do solo para ter um agroecossistema em equilíbrio. Segundo DORAN et al., (1994) saúde do solo pode ser definida como *“a capacidade continua do solo para funcionar como um sistema vivo vital, dentro dos limites dos ecossistemas e usos do solo, para sustentar a produtividade biológica, promover a qualidade do ar e da água e manter a saúde vegetal, animal e humana”*.

A saúde do solo é afetada fortemente por práticas agrícolas feitas pelos produtores que modificam seus componentes físicos, químicos e biológicos. Quando o fogo é empregado para o preparo da área, este elimina a serapilheira do solo, ou seja, as barreiras físicas que o protegem dos impactos da chuva, aumentando o processo de

deslocação dos sedimentos (MAYOR et al., 2007), escoamento superficial e erosão do solo (VARELA; BENITO; KEIZER, 2010)

Além da perda de vegetação, o fogo induz a mudanças nas propriedades do solo, gerando perda de matéria orgânica, de estabilidade dos agregados e repelência do solo e da água (CERTINI, 2005) Com a perda do principal alimento para os microrganismos sua atividade diminui e com eles os processos de decomposição e mineralização, os quais são fundamentais na fertilidade do solo e nutrição de plantas.

Para reduzir os impactos negativos desse tipo de agricultura é necessária a aplicação de alternativas de reabilitação dos solos, favorecendo também a atividade microbiológica do solo. A aplicação de *mulch* ou cobertura consiste em proteger o solo através de cobertura morta proveniente da biomassa aérea dos resíduos de coleta.

Quando é colocada a cobertura sobre solo, há aumento da matéria orgânica reduzindo as taxas de evaporação, mantendo e regulando a temperatura e a umidade por períodos mais longos (ATHY; KEIFFER; STEVENS, 2006; OLASANTAN, 1999) Além de estimular a atividade metabólica dos microrganismos para a ciclagem e liberação de nutrientes ((HUANG; XU; CHEN, 2008)); também conserva a biodiversidade (ROUSSEAU; SILVA, 2010)); reduz o escoamento superficial (BELLOW; HILDEBRAND; HUBBELL, 1996; SMART; BRADFORD, 1999) e ajuda no controle de plantas espontâneas (BUDELMAN, 1988)

Resultados positivos foram mostrados por COMTE et al., (2012) quando comparou sistemas de roça com fogo comparando sistemas de roça com fogo e com sistemas enriquecidos com leguminosas (*Mulch*) apresentou diferenças significativas entre eles ($p < 0,05$), a avaliação da capacidade de retenção da água (41% a), conteúdo de umidade do solo (8,92%, a), carbono total (2,61%, a) e nitrogênio total (0,17%, a) a uma profundidade de 0 a 5 cm.

Reichert et al., (2015) comparou diferentes tamanhos de resíduos de deixando eles como cobertura do solo e observando a resposta no plantio de cassava. Após de 52 dias, os resíduos de , vegetação secundária apresentaram processos de decomposição

disponibilizando até os trezentos dias: 26% e 27% de N, 26% e 22% de P, 29% e 22% de K, 16% e 15% de Ca, e 17% e 23% de Mg, para efeito horizontal e vertical respectivamente .

Mesmo com todas as vantagens apresentadas, o uso de cobertura também apresenta desvantagens como a susceptibilidade a pragas, perda de produção durante os períodos de pousio e a necessidade de dispor de um longo período sem plantio nas áreas (observação de campo do autor)..

2.4 Fungos *Micorrízicos Arbusculares*

Os fungos micorrízicos arbusculares – FMA, pertencentes ao filo *Glomeromycota* (SCHWARZOTT; WALKER; SCHÜSSLE, 2001) são organismos biotróficos obrigatórios que formam uma simbiose que colonizam a maioria das espécies de plantas do planeta Terra, melhorando a absorção de nutrientes do solo em troca de produtos fotossintéticos da planta (SMITH; READ, 2008)

A origem do filo *Glomeromycota*, segundo Heckman et al., (2001) remonta-se possivelmente há 1200-1400 milhões de anos atrás, muito antes do surgimento das primeiras plantas terrestres. Sua evolução começou há 460 milhões de anos atrás com o início da colonização do ambiente terrestre, no segundo período da era Paleozóica, no Ordoviciano (REDECKER; KODNER; GRAHAM, 2000)

Micorriza arbuscular é uma associação entre os FMA e mais de 80% do total das famílias das plantas (GIOVANNETTI; SBRANA, 1998) gerando uma alta dependência da manutenção das diversas comunidade de vegetais. A floresta tropical contém grande diversidade de plantas (JOHNSON; GRAHAM; SMITH, 1997) pelo que os FMA tem um papel significativo sobre a estrutura comunitária e a dinâmica em diferentes ecossistemas (FERROL et al., 2004) apresentado em altíssima diversidade nos sistemas tropicais (

A simbiose micorrízica está relacionada com a melhoria na aquisição de P, além de absorver outros elementos como K, Cu e Zn (OLIVEIRA; OLIVEIRA, 2005) proteção das raízes contra patógenos, alívio do estresse hídrico, melhoria na capacidade competitiva através da ampliação das hifas (WARDLE et al. 2004) que são mantidas pelos

fotoassimilados da planta (MILLER; JASTROW, 1990, 2000) sendo fortes reguladores no dinamismo dos ecossistemas naturais (CLEMMENSEN et al., 2013)

Os FMA ajudam na melhoria da estrutura do solo através do crescimento das hifas que mantêm juntas às partículas, criando macroagregados (GUPTA & GERMIDA, 1988) e microagregados (EMERSON et al., 1986). As hifas produzem glomalina, uma glicoproteína, sendo esta exclusiva do filo, (WRIGHT et al., 1996).

Atualmente são conhecidas a nível mundial 287 espécies de FMA (<http://glomeromycota.wix.com>). Acredita-se que a riqueza desse grupo seja superior à estimada no momento, já que estudos de DNA ribossomal conseguiram identificar entre 341 ((ÖPIK et al., 2013) a 1.600 unidades taxonômicas operacionais - UTO (KÖLJALG et al., 2013)

No Brasil há registro de 153 espécies distribuídas em 15 famílias sendo as mais representativas: *Glomeraceae* (106), *Acaulosparaceae* (31), *Diversisporaceae* (31) e *Racocetraceae* (20). Na região Nordeste do país foi relatado a ocorrência de 28 gêneros e 125 espécies, o que representa quase 50% das espécies descritas a nível global ((SILVA et al., 2014)). O Estado de Maranhão ainda está no início dos estudos de diversidade de FMA. Atualmente há apenas um estudo publicado com registro de 16 espécies (NOBRE et al., 2010)

2.5. Ecologia de FMA

O desenvolvimento da simbiose começa com a troca de sinais entre os simbiossitos, onde a raiz produz compostos capazes de estimular a ramificação das hifas esporofíticas dos FMA ((LAMBAIS, 2006)), a qual cria um apressório que penetra nas raízes e forma a estrutura de arbúsculos, típica dos FMA. Para manter o ciclo de vida, as hifas crescem intra e extra radicular formando novos glomerosporos ((MOREIRA; SIQUEIRA, 2006)

Os sinais são reflexos dos fatores ambientais que podem afetar o estabelecimento das associações micorrízicas funcionais sobre as condições de campo, como as espécies de plantas, a qualidade de solo, luz, temperatura, umidade, entre outros ((ALLEN; ALLEN;

GÓMEZ-POMPA, 2005) Assim, sua composição muda com o distúrbio e uso do solo ((OEHL et al., 2010)

Existem fatores antrópicos que modificam os ecossistemas em agroecossistemas. Conseqüentemente as práticas de manejo podem afetar qualitativamente e quantitativamente as comunidades de FMA ((MILLER; MCGONIGLE; ADDY, 1995), deixando solos degradados que limitam a disponibilidade de energia, baseada na perda do recurso de C orgânico disponível para os microrganismos (FONTAINE; MARIOTTI; ABBADIE, 2003)

Com a perturbação dos ambientes, a ocorrência de espécies pode ser m espe pelos fatores antrópicos como a transformação as florestas em outros tipos de uso do solo, o que reduz conteúdo de matéria orgânica e numero de plantas hospedeiras de FMA (MOREIRA; SIQUEIRA, 2006) além da aplicação de adubos fosfatados (NOGUEIRA; CARDOSO, 2006).

A sensibilidade dos FMA a modificações do ambienta pelos distúrbios influencia a ocorrência de algumas espécies. Por exemplo, . com uma forte aplicação de adubação química as espécies do gênero *Glomus se vem diminuídas* porém, outras não são afetadas como as *Entrophospora schenckii*, *Glomus mosseae*, e *Scutellospora fulgida* ((NA BHADALUNG et al., 2005)

Em outro experimento com doses de fósforo (0, 20, 50 e 150 mg kg⁻¹) em um solo de floresta de *Araucaria angustifolia*, a espécie *S. pellucida* mantém uma ligação com doses mais elevadas, enquanto as espécies *G. macrocarpum* e *S. gilmorei* respondem a dose zero (MOREIRA et al., 2012). Visto que suas respostas foram principalmente dadas pela provisão de serviços dos ecossistemas e as estratégias históricas da vida dos organismos(VAN DER HEIJDEN et al., 1998)

2.6. Glomalina

No ano de 1996, quando pesquisadores do departamento de agricultura dos Estados Unidos – USAID trabalhavam na identificação de FMA com anticorpos

monoclonais e observaram uma reação em uma substância presente nas hifas, que denominaram glomalina (WRIGHT et al, 1996).

A glomalina é uma glicoproteína (WRIGHT et al, 1996) hidrofóbica (FRANZLUEBBERS et al, 2000) produzida apenas por fungos do filo Glomeromycota. Sua principal função é a estabilidade de agregados do solo devido a sua natureza (resistência ao calor, insolubilidade e hidrofobicidade), que garante a função de cimentar e agregar as partículas minerais e orgânicas do solo que protegem as hifas da dessecação (PENG et al., 2013) e sua relação com o carbono, no incremento do reservatório no solo (DRIVER et al., 2005).

A glomalina é dividida em frações de acordo na facilidade de extração, seja por citrato de sódio em alta temperatura ou em sua reatividade com o anticorpo monoclonal (LOVERLOCK et al., 2004). A fração facilmente extraível é definida como fração 1, glomalina recentemente produzida pelos fungos. A segunda fração é extraída com dificuldades. Esta é definida como fração 2 ou total, sendo o resultado do acúmulo da primeira ao longo do tempo (WRIGHT et al, 1996; WU et al., 2014).

Logo, a glomalina é um bom indicador de conservação de solo por sua relação direta com os teores de C (NOBRE et al., 2015) ou como indicador de recuperação de solos degradados (CARNEIRO, 2012) pelo reflexo da mudança que apresenta ao longo do tempo na relação com a acumulação de C orgânico total, sendo os sistemas de produção orgânica um exemplo dele (PURIN et al., 2006).

3. OBJETIVO

Avaliar a diversidade e composição de fungos micorrizicos arbusculares – FMA ao longo da sucessão ecologica de floresta secundarias para floresta maduras em areas altamente perturbadas na Amazonia oriental.

4. HIPOTESIS

Em ambientes conservados como as florestas maduras os fungos micorrizicos arbsculares – FMA são mais diversos que nas areas altamente perturbadas.

4. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- AB'SABER, A N. Amazônia Brasileira. **Estudos Avançados**, v. 16, n. 45, p. 5–30, 2002.
- ALLEN, M. F.; ALLEN, E. B.; GÓMEZ-POMPA, A. Effects of mycorrhizae and nontarget organisms on restoration of a seasonal tropical forest in Quintana Roo, Mexico: Factors limiting tree establishment. **Restoration Ecology**, v. 13, n. 2, p. 325–333, 2005.
- ANA. AGÊNCIA NACIONAL DE ÁGUAS. **Região Hidrográfica Amazônica**. Disponível em: <<http://www3.ana.gov.br/portal/ANA/as-12-regioes-hidrograficas-brasileiras/amazonica>>.
- ATHY, E. R.; KEIFFER, C. H.; STEVENS, M. H. Effects of mulch on seedlings and soil on a closed landfill. **Restoration Ecology**, v. 14, n. 2, p. 233–241, 2006.
- AYRES, J. M. **As Matas De Varzea Do Mamiraua: Medio Rio Solimoes (Estudos Do Mamiraua)**. Sociedade ed. Rio de Janeiro: [s.n.].
- BELLOW, B. C.; HILDEBRAND, P. E.; HUBBELL, D. H. Sustainability of bean production systems on steep lands in Costa Rica. **Agricultural Systems**, v. 50, n. 4, p. 391–410, 1996.
- BORÉM, R. A. T.; OLIVEIRA-FILHO, A. T. DE. Fitossociologia do estrato arbóreo em uma topossequência alterada de Mata Atlântica, no município de Silva Jardim-RJ, Brasil. **Revista Árvore**, v. 26, n. 6, p. 727–742, 2002.
- BRADY, N. C. Alternatives to slash-and-burn: A global imperative. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 58, n. 1, p. 3–11, 1996.
- BUDELMAN, A. The decomposition of the leaf mulches of *Leucaena leucocephala*, *Gliricidia sepium* and *Flemingia macrophylla* under humid tropical conditions. **Agroforestry Systems**, v. 7, n. 1, p. 33–45, 1988.
- CARMENTA, R. et al. **Shifting Cultivation and Fire Policy: Insights from the Brazilian Amazon**. **Human Ecology**, 2013.
- CARNEIRO, V. M. C. **Composição florística e estrutural da regeneração natural em uma floresta manejada no município de Itacoatiara (AM)**. [s.l.] Universidade Federal de Pará, 2010.
- CERTINI, G. **Effects of fire on properties of forest soils: A review**. **Oecologia**, 2005.
- CLEMMENSEN, K. E. et al. Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. **Science**, v. 340, n. 6127, p. 1615–1618, 2013.
- COMTE, I. et al. Physicochemical properties of soils in the Brazilian Amazon following fire-free land preparation and slash-and-burn practices. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 156, p. 108–115, 2012.
- DIXON, J.; GULLIVER, A.; GIBBON, D. **Farming Systems and Poverty: Improving Farmers' Livelihoods in a Changing World**. FAO, Rome; World Bank, Washington, D.C. [s.l.: s.n.].

DORAN, J. W. et al. Defining and Assessing Soil Quality. **Defining soil quality for sustainable environment**, p. 37–52, 1994.

FAO. **El Estado de los bosques del mundo 2016. Los bosques y la agricultura: desafíos y oportunidades en relación con el uso de la tierra.** [s.l: s.n.].

FARELLA, N. et al. Mercury release from deforested soils triggered by base cation enrichment. **Science of the Total Environment**, v. 368, n. 1, p. 19–29, 2006.

FEARNSIDE, P. M. **Deforestation and agricultural development in Brazilian Amazonia** *Cahiers des Sciences Humaines (France)*, 1991.

FERROL, N. et al. Analysing arbuscular mycorrhizal fungal diversity in shrub-associated resource islands from a desertification-threatened semiarid Mediterranean ecosystem. **Applied Soil Ecology**, v. 25, n. 2, p. 123–133, 2004.

FISCH, GILBERTO; MARENGO, JOSÉ A.; NOBRE, C. A. Uma Revisão geral sobre o Clima da Amazônia. **Acta Amazonica**, v. 28, n. 2, p. 101–126, 1998.

FONTAINE, S.; MARIOTTI, A.; ABBADIE, L. The priming effect of organic matter: A question of microbial competition? **Soil Biology and Biochemistry**, v. 35, n. 6, p. 837–843, 2003.

GEM. GOVERNO DO ESTADO DE MARANHÃO. **PLANO DE AÇÃO PARA PREVENÇÃO E CONTROLE DO DESMATAMENTO E DAS QUEIMADAS NO ESTADO DO MARANHÃO.** São Luis.: [s.n.].

GIOVANNETTI, M.; SBRANA, C. **Meeting a non-host: The behaviour of AM fungi** *Mycorrhiza*, 1998.

GIOVANNINI, G.; LUCCHESI, S.; GIACHETTI, M. Effect of heating on some physical and chemical parameters related to soil aggregation and erodibility. **Soil Science**, v. 146, n. 4, p. 255–261, 1988.

HAUSER, S.; NORRGROVE, L. Slash-and-Burn Agriculture, Effects of. In: **Encyclopedia of Biodiversity: Second Edition.** [s.l: s.n.]. p. 551–562.

HECKMAN, D. S. et al. Molecular evidence for the early colonization of land by fungi and plants. **Science**, v. 293, n. 5532, p. 1129–1133, 2001.

HUANG, Z.; XU, Z.; CHEN, C. Effect of mulching on labile soil organic matter pools, microbial community functional diversity and nitrogen transformations in two hardwood plantations of subtropical Australia. **Applied Soil Ecology**, v. 40, n. 2, p. 229–239, 2008.

HUBBERT, K. R. et al. Prescribed burning effects on soil physical properties and soil water repellency in a steep chaparral watershed, southern California, USA. **Geoderma**, v. 130, n. 3–4, p. 284–298, 2006.

IBGE - INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira. 2ª edição revista e ampliada. Sistema Fitogeográfico. Inventário das Formações Florestais e Campestres. Técnicas e Manejo de Coleções Botânicas. Procedimentos para Mapeamentos.** [s.l: s.n.].

INPE - INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISA ESPACIAIS. **Projeto PRODES Monitoramento Da Floresta Amazônica Brasileira Por Satélite**. Disponível em: <http://www.obt.inpe.br/prodes/prodes_1988_2016n.htm. 2016>.

JOHNSON, N. C.; GRAHAM, J. H.; SMITH, F. A. Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. **New Phytologist**, v. 135, n. 4, p. 575–586, 1997.

KATO, M. S. A. et al. Fire-free alternatives to slash-and-burn for shifting cultivation in the eastern Amazon region: The role of fertilizers. **Field Crops Research**, v. 62, n. 2–3, p. 225–237, 1999.

KLAMMER, G. The relief of the extra-Andean Amazon basin. In: SIOLI, H. (Ed.). . **The Amazon: Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin**. Dordrecht: Springer Netherlands, 1984. p. 47–83.

KLINGE, H.; JUNK, W. J.; REVILLA, C. J. Status and distribution of forested wetlands in tropical South America. **Forest Ecology and Management**, v. 33–34, n. C, p. 81–101, 1990.

KÖLJALG, U. et al. **Towards a unified paradigm for sequence-based identification of fungi** **Molecular Ecology**, 2013.

LAMBAIS, M. R. Unraveling the signaling and signal transduction mechanisms controlling arbuscular mycorrhiza development. **Scientia Agricola**, v. 63, n. 4, p. 405–413, 2006.

LEWINSON, T. M. **Avaliação do estado do conhecimento da biodiversidade brasileira - vl.** [s.l: s.n.]. v. I

LUCAS, Y. et al. The relation between biological activity of the rain forest and mineral composition of soils. **Science (New York, N.Y.)**, v. 260, n. 5107, p. 521–523, 1993.

MARTHA JÚNIOR, G. B.; CONTINI, E.; NAVARRO, Z. Caracterização da Amazônia Legal e macrotendências do ambiente externo externo. p. 50, 2011.

MARTINS, M. B.; OLIVEIRA, T. G. DE. **Amazônia Maranhense: diversidade e conservação**. [s.l: s.n.]. v. 368

MAYOR, A. G. et al. Post-fire hydrological and erosional responses of a Mediterranean landscape: Seven years of catchment-scale dynamics. **Catena**, v. 71, n. 1, p. 68–75, 2007.

MELLO, A. DA C. **Grupo Executivo Interministerial de Alcânta-Maranhão na construção de um ambiente participativo e cooperativo**. [s.l.] Universidade de Brasília, 2008.

MILLER, M. H.; MCGONIGLE, T. P.; ADDY, H. D. Functional ecology of vesicular arbuscular mycorrhizas as influenced by phosphate fertilization and tillage in an agricultural ecosystem. **Critical Reviews in Biotechnology**, v. 15, n. 3–4, p. 241–255, 1995.

MILLER, R. M.; JASTROW, J. D. Hierarchy of root and mycorrhizal fungal interactions with soil aggregation. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 22, n. 5, p. 579–584, 1990.

- MILLER, R. M.; JASTROW, J. D. Mycorrhizal Fungi Influence Soil Structure. In: **Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function**. [s.l: s.n.]. p. 3–18.
- MMA. **Amazônica caderno da região hidrográfica**. Brasília: [s.n.].
- MOREIRA, F. M. S.; SIQUEIRA, J. O. Microbiologia e Bioquímica do Solo. **Universidade Federal de Lavras**, v. 2, p. 407–447, 2006.
- MOURA, E. G. DE. Agroambientes de transição. Entre o Trópico úmido e semi-árido Maranhense. **Curso de Mestrado em Agroecologia da Universidade Estadual do Maranhão – UEMA**, 2004.
- MYERS, N. **The Causes of Tropical of Tropical Deforestation. The economic and statistical analysis of factors giving rise to the loss of the tropical forest Tropical deforestation: rates and patterns**, 1994.
- NA BHADALUNG, N. et al. Effects of long-term NP-fertilization on abundance and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi under a maize cropping system. **Plant and Soil**, v. 270, n. 1, p. 371–382, 2005.
- NOBRE, C. P. et al. Fungos micorrízicos arbusculares em sistema de aléias no Estado do Maranhão, Brasil. **Acta Amazonica**, v. 40, n. 4, p. 641–646, 2010.
- NOGUEIRA, M. A.; CARDOSO, E. J. B. N. Plant growth and phosphorus uptake in mycorrhizal rangpur lime seedlings under different levels of phosphorus. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, v. 41, n. 1, p. 93–99, 2006.
- OEHL, F. et al. Soil type and land use intensity determine the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 42, n. 5, p. 724–738, 2010.
- OLASANTAN, F. O. Effect of time of mulching on soil temperature and moisture regime and emergence, growth and yield of white yam in western Nigeria. **Soil and Tillage Research**, v. 50, n. 3–4, p. 215–221, 1999.
- OLIVEIRA, A. N. DE; OLIVEIRA, L. A. DE. Colonização por fungos micorrízicos arbusculares e teores de nutrientes em cinco cultivares de bananeiras em um Latossolo da Amazônia. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 29, n. 3, p. 481–488, 2005.
- OLIVEIRA, J. B. DE. Classes de solos do Brasil e suas principais implicações agrícolas e não agrícolas. In: **Pedologia aplicada**. FEALQ ed. São Paulo: [s.n.]. p. 592.
- ÖPIK, M. et al. Global sampling of plant roots expands the described molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. **Mycorrhiza**, v. 23, n. 5, p. 411–430, 2013.
- PIRES, J. M.; PRANCE, G. T. The vegetation types of the Brazilian Amazon. In: **Key environments: Amazonia**. [s.l: s.n.]. p. 109–145.
- REDECKER, D.; KODNER, R.; GRAHAM, L. E. Glomalean fungi from the Ordovician. **Science**, v. 289, n. 5486, p. 1920–1921, 2000.
- REICHERT, J. M. et al. Fragmentation, fiber separation, decomposition, and nutrient release of secondary-forest biomass, mechanically chopped-and-mulched, and cassava

production in the Amazon. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 204, p. 8–16, 2015.

ROUSSEAU, G.; SILVA, P. DOS S. Earthworms, ants and other arthropods as soil health indicators in traditional and no-fire agro-ecosystems from eastern Brazilian Amazonia. ... **Mexicana (nueva serie ...)**, p. 117–134, 2010.

SANCHEZ, P. A.; PALM, C. A.; BUOL, S. W. Fertility capability soil classification: A tool to help assess soil quality in the tropics. **Geoderma**, v. 114, n. 3–4, p. 157–185, 2003.

SARMIENTO, G. **The ecology of neotropical savannas**. [s.l: s.n.]. v. 37

SCHEUNER, E. T. et al. Short-term impacts of harvesting and burning disturbances on physical and chemical characteristics of forest soils in western Newfoundland, Canada. **European Journal of Forest Research**, v. 123, n. 4, p. 321–330, 2004.

SCHWARZOTT, D.; WALKER, C.; SCHÜSSLE, A. Glomus, the Largest Genus of the Arbuscular Mycorrhizal Fungi (Glomales), Is Nonmonophyletic. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 21, n. 2, p. 190–197, 2001.

SERRA, M. A.; FERNANDEZ, R. G. Perspectivas de desenvolvimento da Amazônia: motivos para o otimismo e para o pessimismo. **Economia e Sociedade**, v. 2, n. 2, p. 107–131, 2004.

SILVA, D. K. A. et al. Arbuscular mycorrhizal fungi: new records in Northeast of Brazil. **Bol. Mus. Biol. Mello Leitão**, v. 36, p. 35–50, 2014.

SIMINSKI, A.; FANTINI, A. C. Roça-de-toco: uso de recursos florestais e dinâmica da paisagem rural no litoral de Santa Catarina. **Ciência Rural**, v. 37, n. 3, p. 690–696, 2007.

SMART, J. R.; BRADFORD, J. M. Conservation tillage corn production for a semiarid, subtropical environment. **Agronomy Journal**, v. 91, n. 1, p. 116–121, 1999.

SMITH, S. E.; READ, D. J. **Mycorrhizal Symbiosis**. [s.l: s.n.]. v. 137

SPINELLI-ARAÚJO, L. et al. Conservação da biodiversidade do estado do Maranhão: cenário atual em dados geoespaciais. **Embrapa Meio Ambiente**, p. 28, 2016.

THRUPP, L. A. et al. **The diversity and dynamics of shifting cultivation: Myths, realities, and policy implications**. [s.l: s.n.].

VALERIANO, D. M. et al. Dimensões do Desmatamento na Amazônia Brasileira. **População e Sustentabilidade na era das mudanças ambientais globais: contribuições para uma agenda brasileira.**, p. 320, 2012.

VAN DER HEIJDEN, M. G. A. et al. Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. **Ecology**, v. 79, n. 6, p. 2082–2091, 1998.

VARELA, M. E.; BENITO, E.; KEIZER, J. J. Wildfire effects on soil erodibility of woodlands in NW Spain. **Land Degradation and Development**, v. 21, n. 2, p. 75–82, 2010.

CAPÍTULO II

Arbuscular mycorrhizal fungi along secondary forest succession at the eastern periphery of Amazonia: seasonal variability and impacts of soil fertility

Henry Alexander Reyes¹, Paula Fernanda Alves Ferreira², Luana Correia Silva², Marlon Gomes da Costa³, Camila Pinheiro Nobre⁴, Christoph Gehring⁴

¹ Agroecology Graduate Program (PPGAgroecologia), State University of Maranhão (UEMA), Campus Universitário Paulo VI, s/n, Tirirical, 65054-970, São Luís, MA, Brazil.

² Agronomic graduate program. State University of Maranhão (UEMA)

³ Federal Institute of Maranhão (IFMA)

Abstract: As anthropic transformation of Amazonian rainforests into degraded lands continues, the role of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) remains in the dark. This paper describes changes in AMF (Glomerospore abundances, species composition and diversity and glomalin contents) along secondary forest succession, and we explore the impacts of seasonality and of soil physicochemistry. Research was conducted in a shifting cultivation region at the eastern periphery of Amazonia, in ‘young’ (3-4 yrs old) and ‘mid-aged’ (6-9 yrs old) secondary forest regrowth, and in mature (>120yrs old) rainforest, both in dry (November 2015) and in rainy (May 2016) seasons. We identify a total of 36 AMF species, corresponding to 24.1% of Brazil’s and 12.5% of the worldwide known AMF species richness. The genera *Glomus* and *Acaulospora* predominated in all successional stages, with 58.3% and 25% of all species richness respectively. BCA suggest that AMF species composition was driven mainly by seasonality (16%) and only marginally (though likewise significantly) by succession (8%). A subset of soil varieties (pH, OM, Al, CEC, Ca) had a high correlation ($r^2=0.46$) with Glomerospore abundance and species composition. Though Glomerospore species diversidade did differ significantly between 3-4 yrs-old and >120 yrs-old forests, differences were altogether small and – contrary to vegetation species diversity – diversity was highest in the 3-4 yrs-old regrowth. AMF floristic similarity between these contrasting vegetation types was high ($r=0.79$),. Neither easily-extractable nor total glomalin contents differed significantly between seasons or successional stages, though they did contribute substantially (overall 2.5% average) to total soil organic matter carbon.. Our results support the view of a remarkably resilient limited set of AMF species with only very subtle differences between young (degraded) secondary regrowth and mature rainforests. Thus, the successional trajectories of vegetation recovery after repeated shifting cultivation cycles is likely not limited by AMF availability.

Keywords: Glomerospore abundance; species composition; glomalin; soil organic matter, *Glomus*.

1. Introduction

At the global level, there has been an increase in the coverage of secondary forest in the tropics (Wright and Muller-Landau, 2006). In the Brazilian Amazon region the changes are mainly caused by deforestation, transformation of mature forests into pasture areas and agricultural crops, being abandoned after their use converted into fallow areas (Valeriano et al., 2012), being slash and burn the main method of deforestation.

For agriculture, this practice brings a rapid improvement in soil chemical fertility, reduces spontaneous plants and disease, and is a simple and economical method to clean land (Kato et al., 1999). But this process generates rapid deforestation and loss of biodiversity (Fearnside, 1991). Tropical soils are vulnerable to degradation by rapid mineralization and decomposition of organic matter such as nutrient loss caused by leaching (Markewitz et al., 2004) and therefore require an effective cycling of nutrients to reduce their loss. (Jordan and Herrera., 1981). Arbuscular mycorrhizal fungi - AMF, make mutualist relationships with most terrestrial plants (Giovannetti and Sbrana, 1998)., reduce nutrient loss (Köhl and van der Heijden, 2016; Van Der Heijden, 2010).

The principal role of AMF consists in supplying immobile nutrients (especially phosphorus) and water to the host plants in exchange for varying amounts of photosynthates (SMITH; READ, 2008), though they also can help protect the host plant from biotic and abiotic stress. They also improve soil aggregation by producing glomalin (RILLIG, 2004). AMF species differ (widely) both in their nutrient/water acquisition efficiencies and their carbohydrate demands, as well as their affinities to (generally a wide range of) host plant species, and adaptations / niche partitioning to edaphic (climate and soil) conditions.

AMF associations with forest vegetation are believed to be most important in the humid tropics with their low-fertility acid ferralitic soils ((Smith and Read, 2008) with strong P-immobilization, low cation retention and frequently with Al-toxicity problems (Yang et al., 2014). Nutrient availability is strongly affected by anthropic land exploration, and slash-and-burn shifting cultivation continues the most important form of land-use in large parts of the humid tropics. Slashing and burning of aboveground vegetation causes significant

increases in pH, P- and cation availability (Ribeiro Filho et al., 2015), whereas unsustainable multiple slash-and-burn cycles with shortening fallow periods cause a long-term depletion of the availability of P and other nutrients (Verma and Jayakumar, 2012).

Tropical forests are a major distribution environment for AMF in the world because of their high species diversity and complex plant community structure (Read, 1993). Therefore, it needs to be studied at the ecological level of FMA to improve the understanding of forest functionality especially of the succession of plants (Picone, 2000). Despite the importance of AMF for these ecosystems, the factors that structure the FMA community in soil in succession processes are poorly understood in tropical forests compared to temperate forests (Kivlin et al., 2011).

There are only few studies on FMA occurrence and species composition in successional secondary forests mainly in western Amazonian forests (Leal, Stürmer, & Siqueira, 2009; Stürmer & Siqueira, 2011; Zangaro et al., 2012), que mostram uma alta ocorrência dos generos *glomus e Acaulospora* em diferentes uso do solo, mostrando alta diversidade entre os ambientes perturbados.

More research is warranted in order to better understand the ecological importance and functions of FMA communities in tropical secondary and mature rainforests (Alexander and Selosse, 2009).

We therefore investigate AMF community development (Glomerospore densities and species composition, glomalalin contents) in secondary forest chronosequences ranging from 3 - ± 8-yrs in an old (multi-cycle) shifting cultivation agroecosystem in the subhumid eastern periphery of Amazonia, and we investigate the impacts of seasonality (wet vs. dry season) and of topsoil fertility (texture, acidity, nutrient availability) on AMF spores and glomalalin contents.

2. METHODS

2.1. Study region

Research was conducted in Alcântara county (2° 23' 51" S, 44° 24' 16" W, average 32 m a.s.l.) in the eastern periphery of Amazonia, Brazil. Original rainforests are classified as dense ombrophilous forests and belong to the 'Belém Endemism center' (Silva De Almeida et al., 2010), but have been almost entirely replaced by secondary forest regrowth developed after slash-and-burn shifting cultivation or of pastures. Due to repeated slash-and-burning and shortening fallow phases secondary regrowth is increasingly degraded, with reduced plant diversity and dominance of the ruderal babassu palm (*Attalea speciosa* Mart.) (Linhares et al., 2011).

Climate is humid-tropical classified as *Aw* in the Köppen classification, with annual precipitation of 2370.88 mm (29 yr. average) concentrated in the 5 month rainy season, precipitation during the 2016 study period was below average (1451.90 mm) (data from Guimarães meteorological station at 29 -33 km from our study sites; <http://bancodedados.cptec.inpe.br/> (INPE/CPTEC. ,2018) CPTEC/INPE, 2018). Soils are highly weathered sandy and acid with a sequence of horizons A-Bw-C (Lemos, 1987), classified as Typic Haplaustox (USDA, 1999).

2. 2. Study sites and sampling scheme

This study covers 9 study sites, three site replicates each for the successional age groups 'young' (3-4 yr.-old; SEC1) and 'mid-aged' (6-8 yr.-old; SEC2) secondary forest regrowth, and old 'mature' rainforest (>120 yrs old, selective wood extraction > 50 yrs ago in two of these forests; SEC3). Preceding land-use in all SEC1 and SEC2 sites was manual slash-and-burn shifting cultivation. All sites are level (<2° inclination). Each site contains three sampling points. Soil sampling (0-20 cm) for soil chemical analyses (2.4), glomalin extraction (2.5) and Glomerospore extraction (2.6) was conducted in Nov 2015 (end of dry season / before onset of the first rains) and repeated in May 2016 (mid-rainy season), in order to ensure maximum between-seasonal contrast and maximum stability within each sampling period. Soil texture was determined only once (dry season).

Distances between locations of dry and rainy season sampling within each sampling point were <2 m, and distances between the three sampling points within each site >15 m.

Soil texture varied only marginally between sites and non-significantly between the three successional age classes, nor between site groupings (5 'northwestern' vs. 4 'southeastern' sites), confirming the textural homogeneity within the region and the validity of our sampling scheme (i.e., results not affected by soil textural gradients).

2.3 Soil Physical and Chemical Analyses

We determined soil texture by sieving and with the pipette method (Claessen et al., 1997), and estimated (for stock calculations) bulk soil density with volumetric rings (one sample per site), following procedures described in Embrapa (2011). Soil chemical analyses followed standard methods of the Agronomic Institute of Campinas (Raij et al., 2001). We measure soil pH (0.01 M CaCl₂ suspension, 1: 2.5 soil/solution, v/v), P-availability (extraction with Amberlite IRA-400 resin) and exchangeable K (Mehlich 1), Ca, Mg (KCl-extraction) and H + Al (SMP method), CEC was calculated as: K+Ca+Mg+Na+(H+Al). Total soil organic matter was estimated via Walkley and Black dichromate digestion method as described in Nelson & Sommers (1996).

2.4. Glomalin

Glomalin extractions from soil samples (1.0 g) were carried out as described by Wright and Updahyaya (1998), estimating contents of easily extractable glomalin (EE-BRSP) (extraction with 20 mM citrate, pH 7.0 at 121°C for 30 min), and of total glomalin (T-BRSP) (extraction with 50 mM citrate, pH 8.0 at 121°C). We subsequently determined protein contents in these fractions using the Bradford dye-binding assay with bovine serum albumin as standard, following procedures described in Wright & Upadhyaya (1998). Glomalin carbon was not measured in this study. We estimate glomalin contribution to total soil carbon stocks (0-20 cm) assuming an average 36% C in glomalin as recommended by

(Lovelock et al., 2004b) for tropical soils, and assuming 58% C in total organic matter using the Van Bemmelen factor of 1.724 (Embrapa, 2011).

2.4 Glomerospore extraction and FMA taxonomy

We extracted all FMA spores from 50 g (dry weight basis) soil by wet-sieving (Gerdemann and Nicolson, 1963) and centrifugation with saccharose (JENKINS, 1964). We counted and taxonomically identified all live FMA spores under a stereomicroscope, on polyvinyl resin plates in an alcohol-glycerol mixture (PVLG) and Melzer reagent. Glomerospore species identification is based on the classification proposed by Oehl et al. (2011), updated by Goto et al. (2012) and Błaszowski and Chwat (2013).

2.6. Glomerospore diversity and composition

We analyze overall Glomerospore species richness and diversity (Shannon H' and Simpson D indices) and equitability (Pielou J'). Following a classification proposed by Zhang et al. (2004) we classify species' frequencies of occurrence within each successional stage and season as 'dominant' (> 50% frequency), 'most common' (31 - 50% frequency), 'common' (10 - 30% frequency) and 'rare' (< 10% frequency). Relative abundance of each species was determined for dry season and rainfall and was determined by $pi = ni / N$, where ni = number of individuals of species i , N = Total number of individuals in the sample. To observe the similarity of the species along the succession and the seasonality, a similarity analysis (cluster) was made based on the distance Bray-Curtis distances.

The Indicator Value (IndVal) proposed by DUFRÊNE & LEGENDRE (1997) is a simple method for identifying 'indicator species' representative for a specific group or treatment. A good indicator species would be those that are both abundant in a specific type of habitat (this is called **specificity**) and predominantly found in this type of habitat (this is called **fidelity**), calculated as: $IndVal_{ij} = A_{ij} \times B_{ij}$, where $IndVal_{ij}$ is the Indicator Value of an 'i' species in relation to a 'j' type of site, $Specificity_{ij}$ (A_{ij}) is the proportion of sites of type 'j'

with species 'i', and Fidelity_{ij} (B_{ij}) is the proportion of abundance of species 'i' that are in a 'j'. Species can be considered indicators of a specific successional group and season when their IndVal > 40 and $p < 0.05$ (Kubosova et al., 2010). We calculate Ind.Val of each FMA species in the dry and wet season, using the function `indval` of the R-package `labdsv`.

2.7. Statistics

We tested normality of data distribution both visually and with the Shapiro-Wilk test, and check homogeneity of variance with the Brown–Forsythe test. We detected and eliminated from further analysis a total of 18 outliers / extremes (8 in soil chemistry, 3 glomalin concentrations, 7 glomalin C-stocks), and we normalized topsoil P-concentrations using the Johnson transformation (Johnson, 1949).

We use bivariate ANOVAs to detect differences of variables (soil physicochemistry, glomalin contents, total Glomerospore density) between seasons (dry and rainy) and between successional stages (SEC1, SEC2, SEC3). To detect changes of the FMA community composition we apply non-metric multidimensional scaling (NMDS) (Kruskal, 1964), based on Bray-Curtis distances with 999 permutations. We previously checked soil chemical variables for collinearity. Soil pH exhibited collinearity with both Ca ($R = +0.86$) and Al ($R = -0.90$), but they were used in the analyzes due to the conditions of the tropical soils (high Al in the soils) and to fire activities in the region of study (Ca provided by the ashes). Na and K ($r = 0.84$) and H + Al and Al ($r = 0.84$) presented collinearity using K and Al. For NMDS we used the function `METAMDS` of the R-package `VEGAN` (Oksanen et al., 2015).

The significance of the influence of the environmental variables on the AMF composition was verified by means of the function "Envfit (Fits An Environmental Vector Or Factor Onto An Ordination)", that after obtaining a value of r^2 for the environmental variables, uses a randomization process to define the significance of a subset of statistically significant variables.

We explore how AMF communities differed between successional stages and seasons using permutative multivariate analyses of variance (PerMANOVA) (McArdle and Anderson, 2001), likewise based on Bray-Curtis distances and with 999 permutations. For PerMANOVA and subsequent cluster analyses we used PAST program (Hammer et al., 2001). We furthermore explore Glomerospore species similarity along succession and between seasons via cluster analysis, likewise based on Bray-Curtis distances. With Between-class analysis (BCA) we explore dissimilarities between successional stages and seasons in the coinertias between AMF communities and soil edaphic environment (scores do NMDS) by measuring the amount of variance restricted to each grouping factor as a percentage of total inertia. BCA was executed with the “ade4” R package⁵⁵ (Dray and Dufour, 2007).

3. Results

3.1 Soil physicochemistry

As expected, topsoil (0-20 cm) texture did not differ between successional stages (data not shown), nor between regional groupings of the study sites (chap. 2.1), sand content varied little between sites and averaged $80.0 \pm 2.4\%$ (means \pm SE).

Table 1 shows averages and statistical groupings of topsoil (0-20 cm) chemistry. Soil pH was very acid and declined significantly along succession, and labile AI increased along succession and Ca-availability decreased along succession, there also is a tendency of OM-buildup along succession. As expected, available P and cation nutrients is low on all sites.

3.2 Glomalin contents

Neither easily extractable (EE-BRSP) nor total (T-BRSP) topsoil glomalin contents differed significantly along succession, nor between seasons (Figure 1), overall averages

were $1.14 \pm 0.32 \text{ g kg}^{-1}$ (total glomalin) and $0.40 \pm 0.04 \text{ g kg}^{-1}$ (easily extractable glomalin) (means \pm SE).

Based on summary assumptions of carbon-contents of 36% for glomalin and 58% for total soil organic matter (see 2.4) we calculate an overall contribution of AMF-produced glomalins of 2.5% of 0-20 cm soil C-stocks, without seasonal differences and with a tendency to decline from 2.8% in SEC1 to 2.2% in SEC3.

Total glomalin contents were stronger correlated with / affected by soil physicochemistry than was the easily-extractable fraction. Total glomalin content was consistently positively associated with soil pH and negatively with Al and positively associated with Ca-availability.

3.3 AMF spore density

Total AMF spore density/abundance in 50 g topsoil was (i) significantly higher in the dry season than in the rainy season at SEC1 and SEC2, but not SEC3 successional stages, and (ii) significantly declined along succession in the dry but not in the rainy season (Figure 2). Seasonal variability (i.e. % difference between rainy and dry season) of AMF spore abundance tended to be non-significantly lower in the old-growth rainforests than the young and mid-aged secondary regrowth.

3.4 AMF species composition and diversity

Over all sites and seasons we identified a total of 36 morphospecies (14 identified to the genus-level, 22 to the species-level), distributed in 6 families and 9 genera (Table 3): The genera *Glomus* (20 species), and *Acaulospora* (9 species) dominated and together combined 81% of total species richness. , as well as *Ambispora*, *Dentiscutata*, *Fuscutata*, *Gigaspora*, and *Scutellospora* with one species each), *Glomus* and *Acaulospora* combined 58.3% and 25% of overall species richness, and 80.9% and 10.3% abundance

shares, the most abundant species were *Glomus macrocarpum*, *Glomus trufemii*, *Glomus geosporum*, *Ambispora appendicula*, *Glomus glomerulatum* and *Orbispora pernambucana*.

Following the frequency of occurrence classification proposed by Zhang et al. (2004), 62% of all Glomerospore species were 'common' (c), 21% 'most common' (mc) and 17% 'dominant' (d), none of our species was classified as 'rare'. The species of the genus *Acaulospora* had greater occurrence in the dry season than in the rainy season in most of the succession stages. we identified para SEC1 *Ambispora appendicula* (Rainy season) *Glomus etunicatum* (Rainy season) e *Glomus glomerulatum* (Dry season). Para SEC2 *Glomus sp 8* e *Orbispora pernambucana* for dry season. as good indicator species for young secondary forest regrowth (Ind.Val>40 and p<0.05). By contrast, we did not identify any AMF indicator species for mature rainforests either in rainy or dry season (SEC3).

3.6 AMF spore diversity along succession and between seasons

Table 4 explores Glomerospore species richness and diversity along succession and between seasons. All three diversity indices differed significantly in Glomerospores between seasons in young secondary regrowth (SEC1) and species richness and Shannon and Simpson indices differed seasonally in mid-aged secondary regrowth (SEC2), whereas neither FMA-spore species richness nor diversity varied between seasons in the old-growth rainforests (SEC3). Dry-season Shannon H' was significantly lower in SEC3 than in young and mid-aged regrowth, but no other successional differences were apparent either in wet or dry season.

Contrary to our expectations, we observe very little successional development of the Glomerospore community, as both Pielou similarity (overall average 0.82 and 0.68 dry/wet season) and cluster analysis similarity ($r=0.79$, Figure 3) indicate high species similarity along succession. Figure 4 depicts the results of our Cluster Analysis, with a clear

separation between seasons, and consistent but much smaller successional trajectories in both season between SEC3 and young/mid-aged secondary forest regrowth (SEC1+2).

PermANOVA analysis indicates (i) a strong separation of FMA spore communities between seasons ($F(1,48)=6.11$, $p<0.0001$), as well as (ii) the presence of successional trajectories ($F(2,48)=2.71$, $p<0,0001$, but no significant interactions between both confirming results of NonMetric Multidimensional Scaling analysis (NMDS, Figure 4). Successional trajectories are more evident in the dry season. O procedimento Envfit showed a high overall correlation ($r^2=0.46$) between the matrix of AMF community composition with a 5-variable subset of environments variables: pH ($r^2 = 0.206$, $p = 0.004$) Ca ($r^2 = 0.187$, $p = 0.004$), Organic Matter content ($r^2 = 0.167$, $p = 0.012$), and Al ($r^2 = 0.147$, $p = 0.014$), as well as CEC ($r^2=0.14$, $p=0.03$).

Figure 4 shows the results of Nonmetric multidimensional scaling (NMDS) ordination of Glomerospore species composition, (i) with a clear separation between rainy and dry season, and (ii) with successional trajectories apparent in the dry season, but not the rainy season. Whereas OM, CEC and Ca-contents were mostly associated with axis-1, pH and Al contents were clearly associated with axis-2.

After fitting environmental variables into NMDS ordination, the Between Component Analysis (BCA) between soil (chemical) variables and the FMA community (Glomerospore abundance and composition) explains a total of 27.0% of data variability, seasonality by itself 16%, and successional stages only 8% of total data variability (though likewise significant).

4. DISCUSSION

As unsustainable land use intensification within the slash-and-burn agroecosystems of Amazonia and throughout the tropics continues, so does the corresponding expansion of degraded lands (). With each new shifting cultivation cycle and ever shortening fallow phases, secondary fallow vegetation (i) is increasingly impoverished (i.e. decreasing plant species diversity (Fearnside, 1991)(Fearnside, 1991) and increasing dominance of aggressive ruderal plant species ((Verma and Jayakumar, 2012)), such as *Attalea speciosa* (the babassu palm) and *Mimosa caesalpiniiifolia* (the sabiá tree) in our study region), (ii) decreases in its time-averaged biomass stocks and slows down in its dynamics of biomass recovery following slash-and-burn shifting cultivation (Styger et al., 2007) and (iii) grows on increasingly infertile soils (with decreasing nutrient availability:), sometimes decreasing soil organic matter contents, and increasing soil acidity and Al-toxicity (Szott et al., 1999). Much less is known on the effects on the soil microbiota, (Hedlund, 2002; Zhang et al., 2005)observe shifts/increases/decreases in soil bacterial/fungal communities.

The most evocative genera of our environments were *Glomus* and *Acaulospora*. Its occurrence is shown in different Brazilian biomes and other tropical regions(Lovelock et al., 2003; Silva et al., 2014; Stürmer et al., 2006; Trejo et al., 2016). They have a wide adaptability to different soil conditions ((Stürmer and Siqueira, 2011; Trufem, 1990) and coverages(Gottshall et al., 2017), high colonization index(Hart and Reader, 2002), and contains the largest number of species within Glomeromycota(Silva et al., 2014).

Consequently, we also identify only very few (6 out of 36 AMF species) ‘typical’ (i.e. Ind.-Value >0.40) for young and mid-aged degraded regrowth, and none for mature rainforests) They are widely distributed in Brazil and occur in environments with some type of disturbance (Holste et al., 2016; Pereira et al., 2014; Silva et al., 2014, 2007, 2015; Sousa et al., 2014a) . The lacking indicator value for all other AMF species confirms their generalist nature of associations with vegetation, as opposed to the specialist nature of ectomycorrhizal associations ((Kranabetter et al., 2012)

Janos, (1980) suggests that FMA populations in tropics may be a reservoir of residual spores against changes, making FMA community resistant to changes in plant community composition. Our results are comparable with the study by. Stürmer and Siqueira, (2011) where the average species richness in disturbed soil uses and secondary forests was

twice as high as in the mature forest. Same with our results, both agree that AMF compositions are highly similar between environments, disturbed and undisturbed, showing resilient

Contrary to the subtle effects of successional stages on AMF spore diversity and composition, we find quite strong effects of chemical soil fertility on the AMF community (Table 3, figure 4 as several studies are presented. (Hazard et al., 2013; Helgason and Fitter, 2009; Sousa et al., 2014b). Among the most significant soil variables (pH, Al, OM, Ca, CEC), Moreira and Siqueira (2006) point out that the most important are pH and organic matter. In a recent study, Wu et al., (2014) a Ca^{++} inhibitor in *Trifoliate Orange* plants showed a decrease in AMF colonization, root length, soil hyphae, and EE-BRSP production. T-BRSP, suggesting that Ca^{++} participates in the establishment of AMF, hyphae growth and release of glomalin fraction.

For glomeraceae sporulation occurs the same time to the root growth (Declerck et al., 2001) and colonization (Fischer et al., 1994) and decreases along the succession (Zangaro et al., 2012a) in the same relation that decreases the Ca^{++} and pH, and increases the organic matter. AMF spores reflect mainly the hydric stress-phase e perturbaç o (i.e. dry season e early stages) they do not give information on the actual importance of AMF within ecosystem functioning (i.e. colonization of root colonizaç o de raiz (Matekwor Ahulu et al., 2006), carbon-exchange, nutrient and water acquisition).

This study quantified total and easily-extractable glomalin contents as further proxies of AMF communities. Due to the high incidence of AMF in tropical soils (acid soils), a higher production of glomalin is expected (Haddad and Sarkar, 2003) But we do not find any significant differences of either glomalin fraction along succession or between seasons, suggesting that these proteins are not treatment-sensitive AMF-indicators, and easily-extractable glomalins even less so.

Glomalin contribution to topsoil (0-20 cm) SOM carbon stocks is moderate ($\pm 2.5\%$), similar to findings in (Lovelock et al., 2004a). Glomalin C-stocks tended to be (non-significantly) higher in young/mid-aged regrowth than in mature rainforests, and affected by

a wide range of soil physico-chemical characteristics, and related to the same dynamics of the soil variables along the succession that affect sporulation. In environments with higher soil fertility, fungal activity and glomalin production decrease (Lovelock et al., 2004b).

The genus *Glomus*, which presented the highest occurrence in environments, is characterized by less resources for glomalin production (Treseder and Turner, 2007). The mechanisms that regulate the production of glomalin are not yet well defined, being probably characteristics of the soil, climatic conditions, presence of some type of vegetation or Fungi that influence in the concentration of glomalin (Purin and Rillig, 2007) showing diverse results (Sousa et al., 2014, Souza et al 2013)

The strong seasonal variations in Glomerospore density and also in spore species richness and diversity were to be expected (Guadarrama and Álvarez-Sánchez, 1999). Seasonality of Glomerospore density was non-significant and lowest in the mature rainforest sites. The accumulation of nutrients along the succession in the soil is due to the mineralization of the organic matter (Guariguata and Ostertag, 2001), which decreases the colonization of AMF, which explains the little need of the fungus to sporulate. The stability present in mature forests generates an environment with less niche competition stimulating the occurrence of AMF species with low sporulation (k-life strategy) compared to the early stages (life strategy r) (Pereira et al., 2014).

Our study is unique in its coverage of severely-degraded secondary forests after long-term and multi-cycle shifting cultivation land-use, covering a far more extreme environment with further reduced vegetation diversity and biomass recovery, and on severely-acid and Al-toxic soils. This is representative of the future of many more recently developed shifting cultivation areas. This also is interesting from a more theoretical viewpoint.

Both the diversity and composition of AMF species tend to be influenced by several environmental and anthropic factors by which to define a response pattern is complex. With an increase in the landscape transformation of the mature forests in secondary forests adds the loss of macroorganisms as the plant and directly the diversity of the soil.

But in contrast, AMFs tend to be more diverse and occurring, influencing plant communities in the most disturbed areas being highly resilient organisms.

5. Conclusions

Contrary to the strong detrimental effects on vegetation and animal diversity and structure caused by the frequent fires and insufficient fallow periods, we find a high floristic similarity between young/mid-aged degraded multi-cycle secondary regrowth and mature rainforest, and even an increase in species richness and diversity after mature rainforest conversion to degraded young and mid-aged secondary regrowth. Anthropogenic degradation creates opportunities to AMF-communities by expanding existing and providing new specific niches, possibly specific associations with successful ruderal plant species such) could drive such increases in AMF species richness and diversity. From a fungal viewpoint, resilience is high and excellent in this multi-cycle shifting cultivation system.

6. Acknowledgements

We thank the Maranhão State Research Foundation (FAPEMA) for funding via the project 'Influência de capoeiras enriquecidas com sabiá (*Mimosa caesalpinifolia*) na comunidade de fungos micorrízicos arbusculares (FMA)' edital 40/2015 and the Brazilian Council for Higher Education (CAPES) for the masters scholarship of the first author.

7. References

- Alexander, I., Selosse, M.A., 2009. Mycorrhizas in tropical forests: A neglected research imperative. *New Phytol.* <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02798.x>
- Błaszowski, J., Chwat, G., 2013. *Septoglomus deserticola* emended and new combinations in the emended definition of the family Diversisporaceae. *Acta Mycol.* 48, 89. <https://doi.org/10.5586/am.2013.011>
- Claessen, M.E.C., Barreto, W.D.O., Paula, J.L. De, Duarte, M.N., 1997. *Manual de Métodos de Análise de Solo*, Embrapa. <https://doi.org/1517-2627>
- de Souza, R.G., da Silva, D.K.A., de Mello, C.M.A., Goto, B.T., da Silva, F.S.B., Sampaio, E.V.S.B., Maia, L.C., 2013. Arbuscular mycorrhizal fungi in revegetated mined dunes. *L. Degrad. Dev.* 24, 147–155. <https://doi.org/10.1002/ldr.1113>
- Declerck, S., D'or, D., Cranenbrouck, S., Boulengé, L.E., 2001. Modelling the sporulation dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi in monoxenic culture. *Mycorrhiza* 11, 225–230. <https://doi.org/10.1007/s005720100124>
- Dray, S., Dufour, A.-B., 2007. The **ade4** Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *J. Stat. Softw.* 22. <https://doi.org/10.18637/jss.v022.i04>
- Dufrêne, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monogr.* 67, 345–366. <https://doi.org/10.2307/2963459>
- Embrapa, 2011. *Manual de Métodos de análises de solo*. Embrapa Solos 230.
- Fearnside, P.M., 1991. Deforestation and agricultural development in Brazilian Amazonia. *Cah. des Sci. Hum.*
- Fischer, C.R., Janos, D.P., Perry, D. a, Linderman, R.G., Sollins, P., 1994. Mycorrhiza inoculum potentials in tropical secondary succession. *Biotropica* 26, 369–377. <https://doi.org/10.2307/2389230>

- Gerdemann, J.W., Nicolson, T.H., 1963. Spores of mycorrhizal *Endogone* species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 46, 235–244. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(63\)80079-0](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(63)80079-0)
- Giovannetti, M., Sbrana, C., 1998. Meeting a non-host: The behaviour of AM fungi. *Mycorrhiza*. <https://doi.org/10.1007/s005720050224>
- Goto, B.T., Silva, G.A., de Assis, D.M., Silva, D.K.A., Ferreira, A.C. de A., Jobim, K., Mello, C.M.A., Vieira, H.E.E., Maia, L.C., Oehl, F., 2012. *Intraornatosporaceae* (Gigasporales), a new family with two new genera and two new species. *Mycotaxon*, 119, 117–132. <https://doi.org/10.5248/119.117>
- Gottshall, C.B., Cooper, M., Emery, S.M., 2017. Activity, diversity and function of arbuscular mycorrhizae vary with changes in agricultural management intensity. *Agric. Ecosyst. Environ.* 241, 142–149. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.03.011>
- Guadarrama, P., Álvarez-Sánchez, F.J., 1999. Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest , Veracruz , Mexico. *Micorrhiza* 8, 267–270. <https://doi.org/10.1007/s005720050244>
- Guariguata, M.R., Ostertag, R., 2001. Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. *For. Ecol. Manage.* 148, 185–206. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00535-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00535-1)
- Haddad, M.J., Sarkar, D., 2003. Glomalinalin, a newly discovered component of soil organic matter: Part II—Relationship with soil properties. *Environ. Geosci.* 10, 99–106. <https://doi.org/10.1306/eg100303005>
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. a. T., Ryan, P.D., 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontol. Electron.* 4(1), 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.bcp.2008.05.025>
- Hart, M.M., Reader, R.J., 2002. Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 153, 335–344. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00312.x>
- Hazard, C., Gosling, P., Van Der Gast, C.J., Mitchell, D.T., Doohan, F.M., Bending, G.D., 2013. The role of local environment and geographical distance in determining

community composition of arbuscular mycorrhizal fungi at the landscape scale. *ISME J.* 7, 498–508. <https://doi.org/10.1038/ismej.2012.127>

Hedlund, K., 2002. Soil microbial community structure in relation to vegetation management on former agricultural land. *Soil Biol. Biochem.* 34, 1299–1307. [https://doi.org/doi: DOI: 10.1016/S0038-0717\(02\)00073-1](https://doi.org/doi: DOI: 10.1016/S0038-0717(02)00073-1)

Helgason, T., Fitter, A.H., 2009. Natural selection and the evolutionary ecology of the arbuscular mycorrhizal fungi (Phylum Glomeromycota). *J. Exp. Bot.* <https://doi.org/10.1093/jxb/erp144>

Holste, E.K., Holl, K.D., Zahawi, R.A., Kobe, R.K., 2016. Reduced aboveground tree growth associated with higher arbuscular mycorrhizal fungal diversity in tropical forest restoration. *Ecol. Evol.* 6, 7253–7262. <https://doi.org/10.1002/ece3.2487>

INPE/CPTEC. CENTRO DE PESQUISA ESPACIAL. Centro de Previsão de Tempo e Estudos Climáticos, 2018. Banco de Dados Meteorológicos [WWW Document]. URL <http://sinda.crn2.inpe.br/PCD/SITE/novo/site/historico/passo2.php> (accessed 1.11.18).

Janos, D.P., 1980. Mycorrhizae Influence Tropical Succession. *Biotropica* 12, 56. <https://doi.org/10.2307/2388157>

Johnson, N.L., 1949. Systems of Frequency Curves Generated by Methods of Translation. *Biometrika* 36, 149–176. <https://doi.org/10.2307/2332539>

Jordan, C.F., Herrera., R., 1981. Tropical Rain Forests : Are Nutrients Really Critical ? Reviewed work. *Am. Nat.* 117, 167–180.

Kato, M.S.A., Kato, O.R., Denich, M., Vlek, P.L.G., 1999. Fire-free alternatives to slash-and-burn for shifting cultivation in the eastern Amazon region: The role of fertilizers. *F. Crop. Res.* 62, 225–237. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(99\)00021-0](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(99)00021-0)

Kivlin, S.N., Hawkes, C. V., Treseder, K.K., 2011. Global diversity and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biol. Biochem.* 43, 2294–2303. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.07.012>

Köhl, L., van der Heijden, M.G.A., 2016. Arbuscular mycorrhizal fungal species differ in their effect on nutrient leaching. *Soil Biol. Biochem.* 94, 191–199.

<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.11.019>

Kranabetter, J.M., Stoehr, M.U., O'Neill, G.A., 2012. Divergence in ectomycorrhizal communities with foreign Douglas-fir populations and implications for assisted migration. *Ecol. Appl.* 22, 550–560. <https://doi.org/10.1890/11-1514.1>

Kruskal, J.B., 1964. Nonmetric multidimensional scaling: A numerical method. *Psychometrika* 29, 115–129. <https://doi.org/10.1007/BF02289694>

Kubosova, K., Brabec, K., Jarkovsky, J., Syrovatka, V., 2010. Selection of indicative taxa for river habitats: A case study on benthic macroinvertebrates using indicator species analysis and the random forest methods. *Hydrobiologia* 651, 101–114. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0280-1>

Leal, P.L., Stürmer, S.L., Siqueira, J.O., 2009. Occurrence and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in trap cultures from soils under different land use systems in the amazon, Brazil. *Brazilian J. Microbiol.* 40, 111–121. <https://doi.org/10.1590/S1517-83822009000100019>

Lemos, D., 1987. A pedologia simplificada 1, 1–16.

Linhares, J.F.P., Pinheiro, C.U.B., Ming, L.C., Rodrigues, M.I.A., Ferreira, A.B., 2011. Ambientes de Ocorrência e Flora Acompanhante do Género *Himatanthus* em Alcântara, Maranhão, Brasil. *Rev. Bras. Plantas Med.* 550–558. <https://doi.org/10.1590/S1516-05722011000500008>

Lovelock, C.E., Andersen, K., Morton, J.B., 2003. Arbuscular mycorrhizal communities in tropical forests are affected by host tree species and environment. *Oecologia* 135, 268–279. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1166-3>

Lovelock, C.E., Wright, S.F., Clark, D.A., Ruess, R.W., 2004a. Soil stocks of glomalin produced by arbuscular mycorrhizal fungi across a tropical rain forest landscape. *J. Ecol.* 92, 278–287. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00855.x>

Lovelock, C.E., Wright, S.F., Nichols, K.A., 2004b. Using glomalin as an indicator for arbuscular mycorrhizal hyphal growth: An example from a tropical rain forest soil. *Soil Biol. Biochem.* 36, 1009–1012. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.02.010>

- Markewitz, D., Davidson, E., Moutinho, P., Nepstad, D., 2004. Nutrient loss and redistribution after forest clearing on a highly weathered soil in Amazonia. *Ecol. Appl.* 14. <https://doi.org/10.1890/01-6016>
- Matekwor Ahulu, E., Gollotte, A., Gianinazzi-Pearson, V., Nonaka, M., 2006. Cooccurring plants forming distinct arbuscular mycorrhizal morphologies harbor similar AM fungal species. *Mycorrhiza* 17, 37–49. <https://doi.org/10.1007/s00572-006-0079-0>
- McArdle, B.H., Anderson, M.J., 2001. Fitting multivariate models to community data: A comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology* 82, 290–297. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0290:FMMTCD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0290:FMMTCD]2.0.CO;2)
- Moreira, F.M.S., Siqueira, J.O., 2006. *Microbiologia e Bioquímica do Solo*. Univ. Fed. Lavras 2, 407–447.
- Nelson, D.W., Sommers, L.E., 1996. Total carbon, organic carbon, and organic matter, *Methods of soil analysis. Part 3 - chemical methods*. <https://doi.org/19971902103>
- Oehl, F., Sieverding, E., Palenzuela, J., Ineichen, K., Alves, G., 2011. Advances in Glomeromycota taxonomy and classification. *IMA Fungus* 2, 191–199. <https://doi.org/10.5598/imafungus.2011.02.02.10>
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Wagner, H., 2015. *vegan: Community Ecology Package*. R Packag. version 2.3-1. <https://doi.org/10.4135/9781412971874.n145>
- Pereira, C.M.R., Silva, D.K.A. da, Ferreira, A.C. de A., Goto, B.T., Maia, L.C., 2014. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in Atlantic forest areas under different land uses. *Agric. Ecosyst. Environ.* 185, 245–252. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.01.005>
- Picone, C., 2000. Diversity and Abundance of Arbuscular-Mycorrhizal Fungus Spores in Tropical Forest and Pasture. *Biotropica* 32, 734–750. [https://doi.org/10.1646/0006-3606\(2000\)032\[0734:DAAOAM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1646/0006-3606(2000)032[0734:DAAOAM]2.0.CO;2)
- Purin, S., Rillig, M.C., 2007. The arbuscular mycorrhizal fungal protein glomalin: Limitations, progress, and a new hypothesis for its function. *Pedobiologia (Jena)*. 51,

123–130. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2007.03.002>

- Raij, B. van, Andrade, J.C., Cantarella, H., Quaggio, J.A., 2001. Análise química para avaliação da fertilidade de solos tropicais. *Campinas Inst. Agrônomo* 285.
- Read, D., 1993. plant-microbe mutualisms and community structure. *Biodivers. Ecosyst. Funct.* 181–209. https://doi.org/10.1007/978-3-642-58001-7_9
- Ribeiro Filho, A.A., Adams, C., Manfredini, S., Aguilar, R., Neves, W.A., 2015. Dynamics of soil chemical properties in shifting cultivation systems in the tropics: A meta-analysis. *Soil Use Manag.* 31, 474–482. <https://doi.org/10.1111/sum.12224>
- Silva, D.K.A., Goto, B.T., Oehl, F., Silva, G.A., Nobre, C.P., Pereira, C.M.R., Mello, C.M.A., de Assis, D.M.A., Marinho, F., Ramalho, I., Pontes, J.S. De, Jobim, K., Vieira, L.C., Sousa, N.M.F., de Lima, R.A., Maia, L.C., 2014. Arbuscular mycorrhizal fungi: new records in Northeast of Brazil. *Bol. Mus. Biol. Mello leitão* 36, 35–50.
- Silva, L.X., Figueiredo, M.V.B., Silva, G. a, Goto, B.T., Oliveira, J.P., Burity, H. a, 2007. Fungos micorrízicos arbusculares em áreas de plantio de Leucena e Sabiá no estado de Pernambuco. *Rev. Árvore* 31, 427–435.
- Silva, R.F. da, De Marco, R., Bertollo, G.M., Matsuoka, M., Menegol, D.R., 2015. Influência do uso do solo na ocorrência e diversidade de FMAs em Latossolo no Sul do Brasil. *Semin. Ciências Agrárias* 36, 1851. <https://doi.org/10.5433/1679-0359.2015v36n3Supl1p1851>
- Silva De Almeida, A., Célia, I., Vieira, G., Robson, C., Carrera, J., Pelo Apoio Técnico E Ao, R., Silva, C.A., Rosa, M., Agrônoma, E., Paraense, E.E.M., Goeldi, E., 2010. Centro De Endemismo Belém: Status Da Vegetação Remanescente E Desafios Para a Conservação Da Biodiversidade E Restauração Ecológica 1 36, 95–111.
- Smith, S.E., Read, D.J., 2008. Mycorrhizal Symbiosis, *Soil Science Society of America Journal.* <https://doi.org/10.1097/00010694-198403000-00011>
- Sousa, C. da S., Menezes, R.S.C., Sampaio, E.V. de S.B., Lima, F. de S., Maia, L.C., Oehl, F., 2014a. Arbuscular mycorrhizal fungi in successional stages of Caatinga in the semi-arid region of Brazil. *Ciência Florest.* 24, 137–148.

- Sousa, C. da S., Menezes, R.S.C., Sampaio, E.V.S.B., Lima, F. de S., Maia, L.C., Oehl, F., 2014b. Arbuscular mycorrhizal fungi in successional stages of caatinga in the semi-arid region of Brazil. *Ciência Florest.* 24, 137–148.
- Stürmer, S.L., Klauberg Filho, O., Queiroz, M.H. De, Mendonça, M.M. De, 2006. Occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi in soils of early stages of a secondary succession of Atlantic Forest in South Brazil. *Acta Bot. Brasilica* 20, 513–521. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062006000300002>
- Stürmer, S.L., Siqueira, J.O., 2011. Species richness and spore abundance of arbuscular mycorrhizal fungi across distinct land uses in Western Brazilian Amazon. *Mycorrhiza* 21, 255–267. <https://doi.org/10.1007/s00572-010-0330-6>
- Styger, E., Rakotondramasy, H.M., Pfeffer, M.J., Fernandes, E.C.M., Bates, D.M., 2007. Influence of slash-and-burn farming practices on fallow succession and land degradation in the rainforest region of Madagascar. *Agric. Ecosyst. Environ.* 119, 257–269. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.07.012>
- Szott, L.T., Palm, C.A., Buresh, R.J., 1999. Ecosystem fertility and fallow function in the humid and subhumid tropics. *Agrofor. Syst.* 47, 163–196. <https://doi.org/10.1023/A:1006215430432>
- Trejo, D., Barois, I., Sangabriel-Conde, W., 2016. Disturbance and land use effect on functional diversity of the arbuscular mycorrhizal fungi. *Agrofor. Syst.* 90, 265–279. <https://doi.org/10.1007/s10457-015-9852-4>
- Treseder, K.K., Turner, K.M., 2007. Glomalin in Ecosystems. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 71, 1257. <https://doi.org/10.2136/sssaj2006.0377>
- Trufem, S., 1990. Aspectos ecológicos de fungos micorrízicos vesículo-arbusculares da mata tropical úmida da Ilha do Cardoso, SP, Brasil. *Acta Bot. Brasilica* 4, 31–45. <https://doi.org/10.1590/S0102-33061990000200003>
- USDA, U.S.D. of A., 1999. Soil taxonomy. A Basic System of Soil Classification for Making and Interpreting Soil Surveys, Agriculture Handbook No. 436.
- Valeriano, D.M., Escada, M.I.S., Câmara, G., Kampel, S.A., Maurano, L.E.P., Almeida, C.A., Monteiro, A.M.V., 2012. Dimensões do Desmatamento na Amazônia Brasileira.

Popul. e Sustentabilidade na era das mudanças Ambient. globais Contrib. para uma agenda Bras. 320.

Van Der Heijden, M.G.A., 2010. Mycorrhizal fungi reduce nutrient loss from model grassland ecosystems. *Ecology* 91, 1163–1171. <https://doi.org/10.1890/09-0336.1>

Verma, S., Jayakumar, S., 2012. Impact of forest fire on physical , chemical and biological properties of soil : A review 2, 168–176.

Wright, S.F., Upadhyaya, A., 1998. A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil* 198, 97–107. <https://doi.org/10.1023/A:1004347701584>

Wright, S.J., Muller-Landau, H.C., 2006. The uncertain future of tropical forest species. *Biotropica*. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00177.x>

Wu, Q.S., Ni, Q.D., Que, Y.C., Huang, W., 2014. Calcium and calmodulin involve in mycorrhizal and root development in trifoliolate orange colonized by *Rhizophagus intraradices*. *Not. Bot. Horti Agrobot. Cluj-Napoca* 42, 380–385. <https://doi.org/10.1583/nbha4229635>

Yang, X., Thornton, P.E., Ricciuto, D.M., Post, W.M., 2014. The role of phosphorus dynamics in tropical forests - A modeling study using CLM-CNP. *Biogeosciences* 11, 1667–1681. <https://doi.org/10.5194/bg-11-1667-2014>

Zangaro, W., Alves, R.A., Lescano, L.E., Ansanelo, A.P., Nogueira, M.A., 2012a. Investment in Fine Roots and Arbuscular Mycorrhizal Fungi Decrease During Succession in Three Brazilian Ecosystems. *Biotropica* 44, 141–150. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2011.00781.x>

Zangaro, W., Ansanelo, A.P., Lescano, L.E.A.M., de Almeida Alves, R., Rondina, A.B.L., Nogueira, M.A., 2012b. Infection intensity, spore density and inoculum potential of arbuscular mycorrhizal fungi decrease during secondary succession in tropical Brazilian ecosystems. *J. Trop. Ecol.* 28, 453–462. <https://doi.org/10.1017/S0266467412000399>

Zhang, Y., Guo, L., Liu, R., 2004. Survey of arbuscular mycorrhizal fungi in deforested and natural forest land in the subtropical region of Dujianyan, southwest China. *Plant Soil*

261, 257–263. <https://doi.org/10.1023/B>

Zhang, Y.M., Wu, N., Zhou, G.Y., Bao, W.K., 2005. Changes in enzyme activities of spruce (*Picea balfouriana*) forest soil as related to burning in the eastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Appl. Soil Ecol.* 30, 215–225.
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2005.01.005>

Table 1. Topsoil (0-20 cm) chemistry in dry and wet seasons: Means \pm SE, letters indicate statistical grouping along succession within the same season (Tukey HSD), asterisks indicate seasonal differences in soil chemistry within the same stage of succession. SEC1: 3-4 yr.-old young/degraded regrowth, SEC2: 6-9 yr.-old mid-aged regrowth, SEC3: >120 yr.-old mature rainforest).

Table 2. Pearson correlations of easily-extractable (EE-BRSP) and total (T-BRSP) glomalin contents with soil physico-chemical environment in dry and rainy seasons, significant correlations are depicted in bold, *** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$.

Table 3. Glomerospore species identified in this study: Relative abundances, Frequencies of occurrence, and species-indicator values in dry (D) and wet (W) seasons along succession.

Table 4. Mean Glomerospore species richness and diversity indices in dry and wet seasons along succession (SEC1 = 3-4 yr.-old young regrowth, SEC2 = 6-9 yr.-old mid-aged regrowth, SEC3 \geq 120 yr.-old mature rainforest) * indicates significant seasonal differences within the same successional stage, and differing letters refer to significant differences along succession of dry-season Shannon H'.

Table 5. Results of Between-class analysis (BCA) of grouping factors Successional stages and Seasons based on the scores obtained by NMDS.

Figure 1. Total glomalin T-BRSP (top) and easily extractable glomalin EE-BRSP (bottom) concentrations in rainy and dry season of a successional chronosequence in SEC1 (3-4 yr.-old young regrowth), SEC2 (6-8 yr.-old mid-aged regrowth) and SEC3 (≥ 120 yr.-old forest). Medians, quartiles and range.

Figure 2. Total FMA spore density in 50 g soil in dry and rainy season along succession from SEC1 (3-4 yr.-old young regrowth), SEC2 (6-9 yr.-old mid-aged regrowth) to SEC3 (≥ 120 yr.-old forest). Letters depict significantly lower spore density in SEC3 than in SEC1 and SEC2 in the dry but not in the rainy season (Tukey HSD), * indicates significantly higher spore densities in the dry than the wet season in SEC1 and SEC2 but not in SEC3 (t-test).

Figure 3. Dendrogram of floristic similarities between seasons and along succession, based on Bray-Curtis distances. D = dry season, W= wet season. SEC1 = 3-4 yr.-old young regrowth, SEC2 = 6-9 yr.-old mid-aged regrowth, SEC3 ≥ 120 yr.-old mature rainforest.

Figure 4. Nonmetric multidimensional scaling (NMDS) ordination plot of Glomerospore species composition in rainy and dry seasons and along succession and representation of the soil chemical indicators which significantly drove ordination, based on Bray–Curtis dissimilarities between samples (stress = 0.19). Ellipses represent the three successional stages in two seasons, based on SD from the centroid of each area. The length and orientation of each arrow is proportional to the strength and direction of the correlation between ordination and the variables.

Tabela 1

Soil Attributes		Dry season			Rainy season		
		SEC1	SEC2	SEC3	SEC1	SEC2	SEC3
pH	CaCl ₂	4.6 ± 0.2 a	4.3 ± 0.1 ab	3.9 ± 0.03 b	4.4 ± 0.2 a	4.2 ± 0.1 ab	3.9 ± 0.1 b
OM †	g.kg ⁻¹	26.8 ± 1 b	33.2 ± 1.5* a	31 ± 1 ab	26.3 ± 1	24.6 ± 2.9	26 ± 1.1
P ‡	mg.d m ⁻³	7.2 ± 0.8*	5.8 ± 0.04	7.5 ± 0.5	5 ± .04	5.2 ± 0.4	8 ± 2
K §		1.3 ± 0.2	1.1 ± 0.03 *	1.4 ± 0.1	1.4 ± 0.1	1.5 ± 0.1	1.6 ± 0.1
Ca #		19.7 ± 2.6 a	19.8 ± 3.5 a*	10.5 ± 0.9 b*	14.3 ± 2.4 a	10.6 ± 1.9 ab	4.6 ± 1.5 b
Mg #		8.1 ± 1.5	8.6 ± 0.7	7.8 ± 1.3	10.8 ± 1	8 ± 1.3	7.7 ± 1.1
Na	mmol c.dm ⁻³	1.9 ± 0.9b	1.5 ± 1.4 b*	2 ± 0.8 a*	2.7 ± 1.4	3 ± 1 *	3.4 ± 1.4 *
Al		1.4 ± 0.3 b	4 ± 0.1 ab	6.8 ± 0.1 a	2.5 ± 0.2	2.9 ± 0.3	5.9 ± 0.3
H+Al		38.6 ± 3 b	50.4 ± 5.8 ab	58.5 ± 5.5 a	38.5 ± 4.7	38.7 ± 5.8	46.4 ± 4.3
CEC ††		69.8 ± 2.1	81.7 ± 5.1*	80.5 ± 6.7 *	67.9 ± 2,7	61.9 ± 6.5	63.9 ± 3.2

†) Walkley&Black dichromate digestion, ‡) extraction with Amberlite IRA-400 resin, §) Mehlich-1 extraction , #) Extraction with 1M KCl , ††) calculated as: CEC=K +Ca + Mg+

Na+ (H + Al)

Tabela 2.

Soil variables	Dry season		Rainy season	
	EE-BRSP	T-BRSP	EE-BRSP	T-BRSP
O.M	0.28	0.53*	0.23	-0.07
pH	0.37	0.47*	0.03	0.68***
Al	-0.19	-0.27	0.28	-0.59***
P	0.07	-0.18	0.01	0.11
K	-0.23	-0.22	0	-0.18
Ca	0.46*	0.59**	-0.02	0.73***
Mg	-0.07	0.15	0.26	0.22
CEC	0.39	0.46*	0.37	-0.12
Clay	0	0.13	0.06	-0.52*
Sand	-0.05	-0.15	-0.1	0.46*

Tabela 3

AMF species	Frequency of Occurrence †						Relative abundanc		Indicator species #					
	SEC1		SEC2		SEC3		e ‡		Ind.val		Group			
	D	W	D	W	D	W	D	W	D	W	D	W		
Ambisporaceae														
<i>Ambispora appendicula</i> (Spain, Sieverd. and Schenck) Walker	m	d	c	c	c	c	3.42	4.01	28.5	58.3*	SEC 1	SEC 1		
Acaulosporaceae														
<i>Acaulospora delicata</i> Walker C, Pfeiffer CM, Bloss HE	c	-	c	-	-	-	0.81	0.00	8.8	-	SEC 1	-		
<i>Acaulospora elegans</i> Trappe & Gerd	c	-	-	-	-	-	0.65	0.00	11.1	-	SEC 1	-		
<i>Acaulospora foveata</i> Rothwell and Trappe	c	-	c	-	-	-	0.81	0.00	8.8	-	SEC 1	-		
<i>Acaulospora mellea</i> Spain and Schenck	c	-	c	-	c	-	2.93	0.00	5.5	-	SEC 2	-		
<i>Acaulospora morrowiae</i> Spain & N.C. Schenck	m	c	c	-	m	-	3.91	0.5	22.2	11.1	SEC 3	SEC 1		
<i>Acaulospora scrobiculata</i> Trappe	m	c	c	c	-	-	3.58	3.18	26.2	9.9	SEC 1	SEC 1		
<i>Acaulospora spinosa</i> Walker and Trappe	c	-	-	-	-	-	1.79	0.00	22.2	-	SEC 1	-		
<i>Acaulospora reducta</i> Oehl, B.T. Goto & C.M.R. Pereira	c	-	-	-	-	-	0.98	0.00	22.2	-	SEC 1	-		
<i>Acaulospora rehmi</i> Sieverd. and Toro	-	-	c	-	-	-	1.47	0.00	11.1	-	SEC 1	-		
Denticutataceae														
<i>Denticutata scutata</i> (C. Walker & Dieder.) Sieverd., F.A. Souza & Oehl	c	c	c	-	c	c	0.98	0.67	11.1	8.3	SEC 3	SEC 3		
<i>Fuscutata heterogama</i> Oehl, F.A. Souza, L.C. Maia & Sieverd.	-	-	c	-	-	-	0.16	0.00	11.1	14.2	SEC 2	SEC 1		
Gigasporaceae														
<i>Gigaspora margarita</i> Becker and Hall	-	c	c	-	-	-	0.16	2.34	11.1	11.1	SEC 2	SEC 1		
Glomeraceae														
<i>Funneliformis halonatum</i> S.L. Rose & Trappe	-	m	c	m	-	m	0.49	0.67	11.1	-	-	-		
<i>Glomus geospoum</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) C. Walker	d	c	d	-	d	m	29.9	3.34	44.4	12.2	SEC 2	SEC 3		
<i>Glomus macrocarpum</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) Gerd. & Trappe	d	d	d	d	d	d	21.1	56.3	44.8	38.1	SEC 3	SEC 1		
<i>Glomus sp1</i>	d	m	c	m	m	c	1.95	3.51	16.6	14.8	SEC 3	SEC 1		
<i>Glomus sp2</i>	m	c	c	-	-	c	2.61	0.67	36.1	16.6	SEC 1	SEC 3		
<i>Glomus sp3</i>	c	-	-	-	c	-	0.98	0.00	5.5	-	SEC 1	-		
<i>Glomus sp4</i>	c	-	-	-	-	-	0.33	0.00	11.1	-	SEC 1	-		
<i>Glomus sp5</i>	c	-	-	-	-	-	0.33	0.00	22.2	-	SEC 1	-		
<i>Glomus sp6</i>	c	-	-	-	-	-	0.81	0.00	22.2	-	SEC 1	-		
<i>Glomus sp7</i>	-	-	-	-	-	c	0.00	0.17	-	11.1	-	SEC 3		

<i>Glomus sp8</i>	-	c	m _c	-	-	c	1.30	0.84	44.4*	6.6	SEC 2	SEC 3
<i>Glomus sp9</i>	-	-	c	-	-	-	0.33	0.00	-	-	-	-
<i>Glomus sp10</i>	-	-	c	-	-	-	0.33	0.00	22.2	-	SEC 2	-
<i>Glomus sp11</i>	-	c	-	-	c	-	0.16	0.17	22.2	-	SEC 2	-
<i>Glomus sp12</i>	-	-	c	-	m _c	-	1.30	0.00	11.1	11.1	SEC 3	SEC 1
<i>Glomus sp13</i>	-	-	-	-	c	-	0.16	0.00	25	-	SEC 3	-
<i>Glomus sp14</i>	c	c	-	-	-	c	0.16	0.50	11.1	7.4	SEC1	SEC 1
<i>Glomus ambisporum</i> G.S. Sm. & N.C. Schenck	-	-	c	c	c	c	1.30	1.17	19.4	7.9	SEC 3	SEC 2
<i>Glomus etunicatum</i> W.N. Becker & Gerd.	c	m _c	-	-	-	-	0.33	2.34	22.2	44.4*	SEC 1	SEC 1
<i>Glomus glomerulatum</i> Sieverding	d	m _c	c	m _c	-	c	2.93	4.85	59.2**	16.1	SEC 1	SEC 2
<i>Glomus trufemii</i> B.T. Goto, G.A. Silva & F. Oehl	c	c	d	d	d	d	9.77	11.8 7	38.5	28.9	SEC 2	SEC 3
Scutellosporaceae												
<i>Orbispora pernambucana</i> Oehl, G.A.Silva & D.K. Silva	-	-	m _c	c	-	m _c	1.30	2.84	44.4*	33.9	SEC 2	SEC 3
<i>Scutellospora sp</i>	-	-	-	-	c	-	0.33	0.00	11.1	-	SEC 3	-

† Frequencies of Occurrence classified as species for each season and stage successional, according to Zhang et al. (2004) as 'dominant' (d) (FO > 0.50), most common (mc) (0.50 < FO < 0.31), common (c) (0.30 < FO < 0.10) and rare (r) (FO < 0.10) according to Zhang et al. (2004). ‡ IndVal = Importance Value Index, Monte Carlo Test. *** p < 0.001, ** p < 0.01, * p < 0.

Tabela 4

	SEC1		SEC2		SEC3	
	Dry	Wet	Dry	Wet	Dry	Wet
Species richness	22a*	16	23 ab*	9	14 b	14
Shannon - H'	1.30 a*	0.954	1.36 ab*	0.815	1.142 b	0.948
Simpson - D	0.193 *	0.460	0.293 *	0.506	0.348	0.482
Pielou - J	0.890 *	0.674	0.793	0.747	0.799	0.652

Tabela 5

	Std.Obs	Inertia (%)	p-value
Succession			
stages	3.3	8	0.009
Seasons	0.01	16	0.001
total	9.2	27	0.001

Figura 3

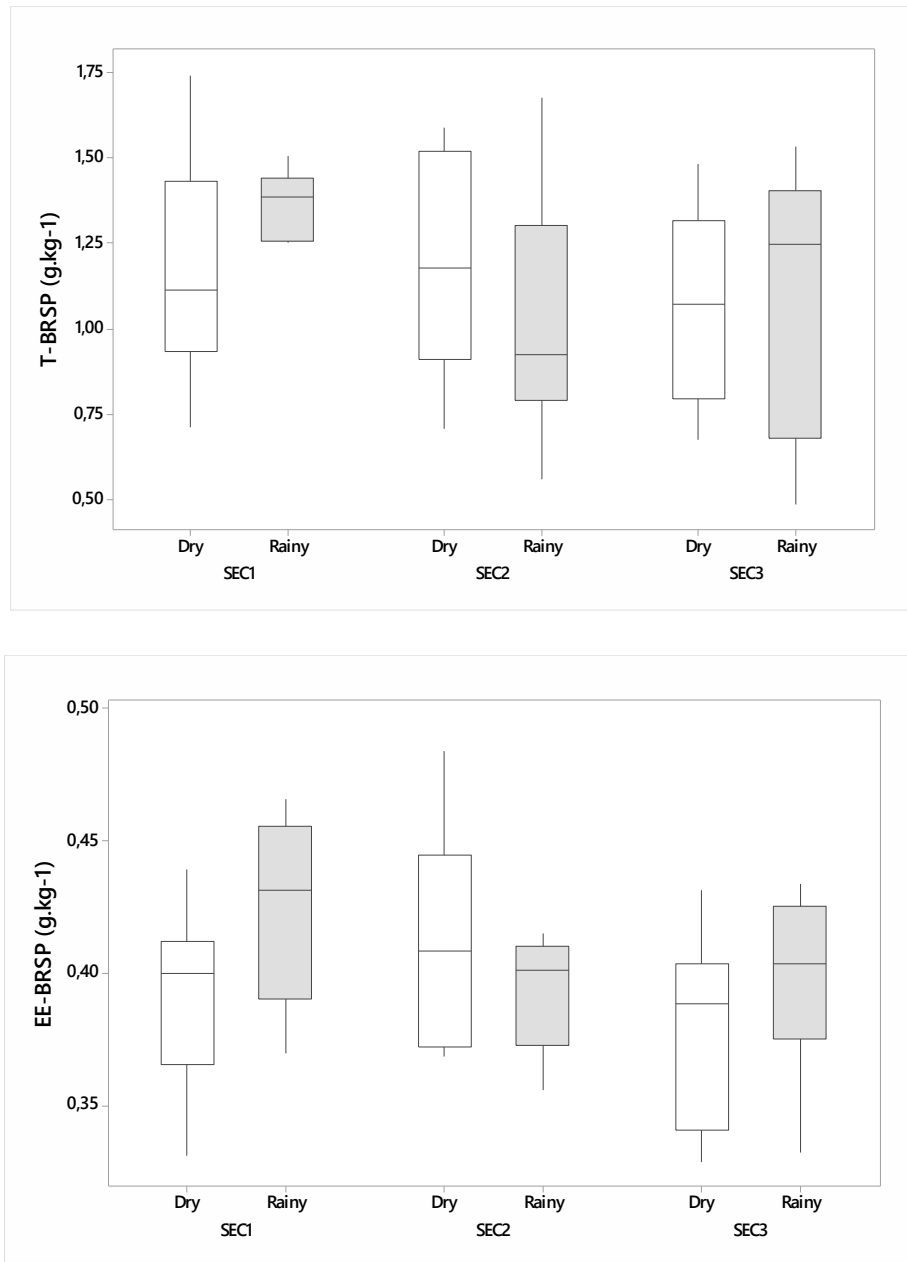


Figura 4

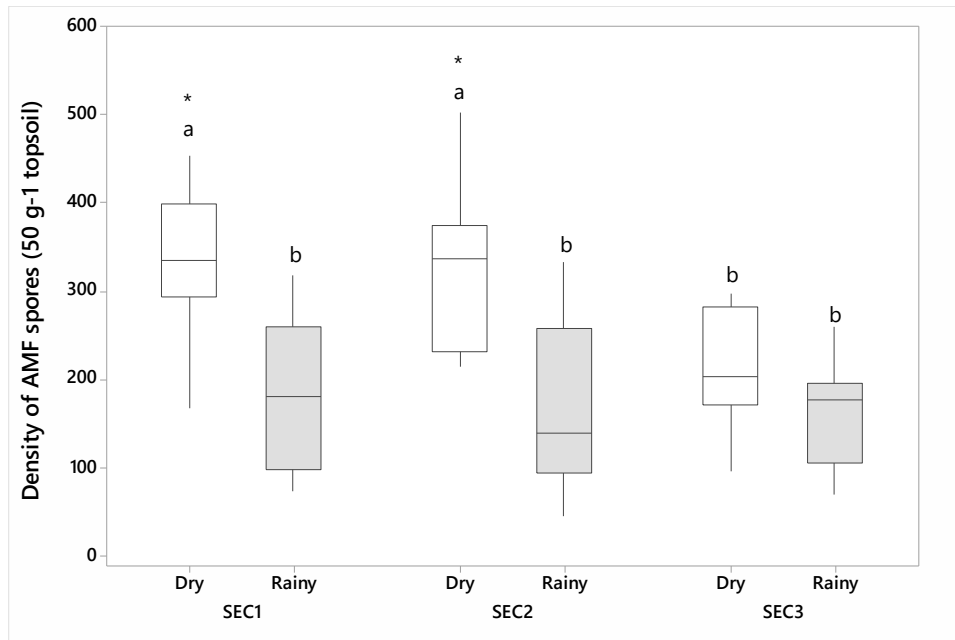


Figura 5.

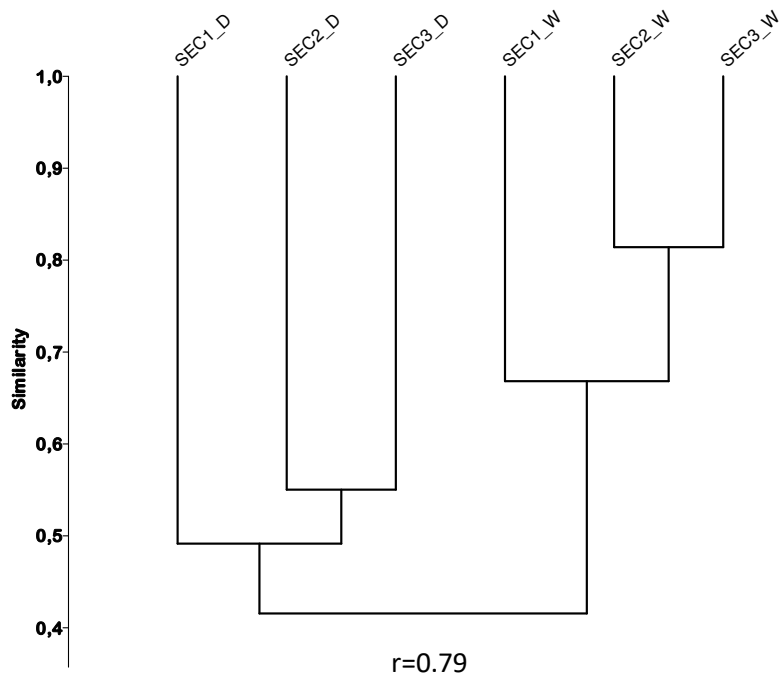


Figura 6

