

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

LESBIA NEYLESS RODRÍGUEZ GODOY

**IMPACTO DO DESMATAMENTO E DA DEGRADAÇÃO FLORESTAL
SOBRE A COMUNIDADE DE FUNGOS MICORRÍZICOS
ARBUSCULARES NA AMAZÔNIA MARANHENSE**

São Luis, MA.

2020

LESBIA NEYLESS RODRÍGUEZ GODOY

Bióloga

**IMPACTO DO DESMATAMENTO E DA DEGRADAÇÃO FLORESTAL
SOBRE A COMUNIDADE DE FUNGOS MICORRÍZICOS
ARBUSCULARES NA AMAZÔNIA MARANHENSE**

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

Orientador: Prof. Dr. Guillaume Xavier Rousseau.

São Luis, MA.

2020

Godoy, Lesbia Neyless Rodriguez.

Impacto do desmatamento e da degradação florestal sobre a comunidade de fungos micorrízicos arbusculares na Amazônia maranhense / Lesbia Neyless Rodriguez Godoy. – São Luís, 2020.

105 f

Dissertação (Mestrado) – Curso de Agroecologia, Universidade Estadual do Maranhão, 2020.

Orientador: Prof. Dr. Guillaume Xavier Rousseau.

1.Abundância de glomerosporos. 2.Diversidade de fungos micorrízicos. 3.Floresta amazônica. 4.Glomalina. I.Título.

CDU: 630*1(812.1)

LESBIA NEYLESS RODRÍGUEZ GODOY

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

Orientador: Prof. Dr. Guillaume Xavier Rousseau.

Aprovada em 22 / 10 / 2020

Comissão Julgadora:



Prof. Dr. Guillaume Xavier Rousseau - UEMA
Orientador



Prof. Dra. Camila Pinheiro Nobre - UEMA



Prof. Dr. Bruno Tomio Goto - UFRN

São Luis, MA.

2020

*Dedico especialmente à Amazônia por ser uma fonte de informações e
conhecimento imensurável!
Aos meus amores, minha filha Sofía e meu esposo Luis Manuel que são meu maior
incentivo e força para não desistir.
Aos meus pais e meus irmãos, por todo o apoio ainda na distância.*

Agradecimentos

Ao meu esposo Luis Manuel e à nossa filha Sofia, por ser a força que precisava para não desistir nesta caminhada. Obrigada por não me deixar sozinha e ser meu maior apoio sempre.

Agradeço aos meus pais, Nerio Samuel e Lesbia Graciela, por ser um exemplo de força e superação na minha vida e ter me ensinado com valores e muito amor que a educação é a melhor herança para os nossos filhos. E especialmente à minha mãe que foi capaz de sair do nosso país, Venezuela, para me dar apoio com a minha filha no início do mestrado.

Aos meus irmãos Leslie Neylin, Nerio José e Lesvid Nayrin e ao meu sobrinho Erick Samuel, por ser uma fonte inesgotável de inspiração e força ainda na distância que por enquanto nos separa.

À CAPES pela bolsa de estudos recebida durante o mestrado e à FAPEMA pelo apoio financeiro para a execução das atividades de pesquisa no projeto.

À Universidade Estadual do Maranhão e ao Programa de Pós-Graduação em Agroecologia pela oportunidade de realização do curso de Mestrado.

Ao meu orientador Prof. Guillaume e sua esposa Danielle, pela oportunidade, confiança e apoio na execução do trabalho de pesquisa.

À banca examinadora, Prof. Dr. Bruno Goto e Prof^ª. Dr^ª. Camila Nobre pelas contribuições e disponibilidade.

Aos meus colegas de pesquisa e amigos do LAReco e do curso de mestrado pela ajuda e disposição em me auxiliar durante as aulas e com o idioma quando precisei.

À Kellen e Layla pela ajuda e disposição em me auxiliar nas atividades do laboratório quando precisei.

Ao corpo docente e aos funcionários do Programa de Pós-Graduação em Agroecologia pelo apoio, compreensão e paciência durante minha formação no mestrado e na construção da dissertação.

E a todos os que me ajudaram de alguma forma para culminar este trabalho.

Muito obrigada a todos!

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

CAPÍTULO I. Revisão Bibliográfica.

Figura. 1. Mapa do Brasil com abrangência da Floresta Amazônica nos Estados (Fonte: <http://siscom.ibama.gov.br/>) 16

Figura. 2. Cobertura florestal e degradação florestal actual na região amazônica do Maranhão (SILVA JUNIOR *et al.*, 2020a) 17

CAPÍTULO II. Hongos micorrízicos arbusculares de la reserva biológica del Gurupí, Amazonía oriental brasileña.

Fig. 1. Área de estudio mostrando los sitios de recolección de las muestras. 45

Fig. 2. Curva de acumulación de especies (A y C) y rarefacción (B y D) para diferentes tipos de usos de suelo y categoría de degradación en la Amazonía oriental brasileña. BA: bosque antiguo conservado o fragmento boscoso, BES: bosque con registro de extracción selectiva de madera. BS: Bosque secundario. P: Pasto. RC: región conservada. RD: región degradada. 53

CAPÍTULO III. Comunidades de Fungos Micorrízicos Arbusculares respondem diferencialmente às mudanças de uso do solo em paisagens diferentes.

Figura 1. Localidade de amostragem entre os municípios Centro Novo do Maranhão, Bom Jardim, e Itinga do Maranhão, na Amazônia oriental (Garcia, 2019). 64

Figura 2. Esquema da coleta das amostras do solo nas áreas. 67

Figura 3. Densidade de glomerosporos em 50 g de solo para diferentes paisagens, topografia e usos do solo na Amazônia Maranhense. CL: Paisagem conservada. DL: Paisagem degradada. F: Floresta natural ou fragmento florestal conservado. LF: Floresta com histórico de extração seletiva. SF: Floresta secundária. P: Pastagem. Top: Terras altas. Low: Terras baixas. Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p < 0,05$) entre paisagens (para a mesma topografia e uso do solo). Letras gregas diferentes indicam diferença significativa ($p < 0,05$) entre topografias (para o mesmo paisagem e uso do solo). Letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p < 0,05$) entre o uso do solo (para a mesma topografia e paisagem) 72

Figura 4. Índices de diversidade, dominância e riqueza para a comunidade de FMA segundo o efeito da paisagem e uso do solo na Amazônia oriental brasileira. A. Shannon-Weaver (H). B. Simpson. C. Riqueza. CL: Paisagem conservada. DL: Paisagem degradada. F: Floresta natural ou fragmento florestal conservado. LF: Floresta com histórico de extração seletiva. SF: Floresta secundária. P: Pastagem. Letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p < 0,05$) entre o uso do solo (para o mesmo tipo paisagem). Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p < 0,05$) entre paisagens (para o mesmo uso do solo). 73

Figura 5. Glomalina facilmente extraível (EE-BRSP) para diferentes paisagens e usos de solo na Amazônia Maranhense. CL: Paisagem conservada. DL: Paisagem degradada. F: Floresta natural ou fragmento florestal conservado. LF: Floresta com histórico de extração seletiva. SF: Floresta secundária. P: Pastagem. Letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p < 0,05$) entre o uso do solo (para o mesmo tipo paisagem). Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p < 0,05$) entre paisagens (para o mesmo uso do solo). 75

Figura 6. Glomalina total (BRSP) para diferentes usos de solo na Amazônia Maranhense. F: Floresta natural ou fragmento florestal conservado; LF: Floresta com histórico de extração seletiva; SF: Floresta secundária; P: Pastagem. Letras diferentes indicam diferença significativa ($p < 0,05$)..... 76

Figura 7. Resposta da comunidade de FMA a diferentes condições de Paisagem, topografia e usos do solo. As espécies representadas correspondem aos “scores” com pontuação superior ao 10%. DL, CL: Paisagem degradada e conservada. Top e Low: Terras altas e baixas. F: Floresta antiga. FF: Fragmento florestal remanescente. LF: Floresta com histórico de extração seletiva. SF: Floresta secundária. P: Pastagem. 77

Figura 8. Partição da variância total explicada pelos conjuntos de variáveis significativas selecionadas no modelo do RDA. 78

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO I. Revisão Bibliográfica.

Tabela 1: Registro de Glomeromycota para o neotropico segundo a categoria taxonômica e pais (STÜRMEER; KEMMELMEIER, 2021).21

Tabela 2. Estimativa de índices de riqueza e diversidade para diferentes tipos de uso de solo no Brasil.22

CAPÍTULO II. Hongos micorrízicos arbusculares de la reserva biológica del Gurupí, Amazonía oriental brasileña.

TABLA 1 Ubicación y descripción de sitios de muestreo.46

TABLA 2 Frecuencia de aislamiento y abundancia relativa de esporas.47

TABLA 3 Índice de valor indicador de las especies y estrategias de vida de encontrados en diferentes tipos de usos de suelo dentro de regiones conservada y degradada en la Reserva Biológica del Gurupí, Amazonía Oriental.50

TABLA 4 Lista de especies de hongos micorrízicos arbusculares reportados en diferentes tipos de usos del suelo y hospederos dentro del bioma amazónico brasileño.54

CAPÍTULO III. Comunidades de Fungos Micorrízicos Arbusculares respondem diferencialmente às mudanças de uso do solo em paisagens diferentes.

Tabela. 1: Localidade de amostragem dos FMA dentro dos municípios Centro Novo do Maranhão, Bom Jardim e Itinga do Maranhão, na Amazônia oriental.66

Tabela. 2: Parâmetros físicos e químicos do solo por paisagem, topografia e uso de solo na Amazônia oriental maranhense, Brasil. F: Floresta Antiga conservada ou fragmentos florestais remanescentes, LF: Floresta antiga com extração seletiva, SF: Floresta Secundária, P: Pastagem. CL: Paisagem conservado, DL: Paisagem degradada. N= 3. Valores representam a média \pm desvio padrão.71

Tabela. 3: Riqueza de principais taxa de FMA para diferentes usos de solo da região tropical. F: floresta antiga, FS: floresta secundária, P: pastagem. *Coleta em paisagem degradada.82

MATERIAL SUPLEMENTAR

CAPÍTULO III. Comunidades de Fungos Micorrízicos Arbusculares respondem diferencialmente às mudanças de uso do solo em paisagens diferentes.

Suplementar 1: Relação do teor de glomalina facilmente extraível com o conteúdo de sódio para as diferentes condições de paisagens (A), topografia (B), e usos de solo (C). CL: Paisagem conservada. DL: Paisagem degradada. F: Floresta natural ou fragmento florestal conservado. LF: Floresta Explorada. SF: Floresta secundária. P: Pastagem. Top: Terras altas. Low: Terras baixas 100

Suplementar 2: Relação do teor de glomalina facilmente extraível com o conteúdo de areia para as diferentes condições de paisagens (A), topografia (B), e usos de solo (C). CL: Paisagem conservada. DL: Paisagem degradada. F: Floresta natural ou fragmento florestal conservado. LF: Floresta Explorada. SF: Floresta secundária. P: Pastagem. Top: Terras altas. Low: Terras baixas. 100

Suplementar 3: Relação do teor de glomalina total com o conteúdo de matéria orgânica para as diferentes condições de paisagens, topografia, e usos de solo. CL: Paisagem conservada. DL: Paisagem degradada. F: Floresta natural ou fragmento florestal conservado. LF: Floresta Explorada. SF: Floresta secundária. P: Pastagem. Top: Terras altas. Low: Terras baixas. 101

Suplementar 4: Relação do teor de glomalina total com o conteúdo de Calcio para as diferentes condições de paisagens, topografia, e usos de solo. CL: Paisagem conservada. DL: Paisagem degradada. Baixo. F: Floresta natural ou fragmento florestal conservado. LF: Floresta Explorada. SF: Floresta secundária. P: Pastagem. Top: Terras altas. Low: Terras baixas. 101

Suplementar 5: Fator de Inflação da Variância (VIF) estimado para as variáveis significativas selecionadas por “Forward-Selection” 102

Suplementar 6: Resumo das análises de variância para as diferentes interações.. 103

SUMÁRIO

CAPÍTULO I	13
1 INTRODUÇÃO	14
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	15
2.1 Bioma Amazônico: Amazônia Maranhense	15
2.2 Mudanças no uso do solo: Desmatamento e Degradação florestal	17
2.3 Fungos Micorrízicos Arbusculares.....	19
2.4 Diversidade de Fungos Micorrízicos Arbusculares.....	19
2.5 Mudanças no uso de solo e comunidade de FMA	21
2.6 Glomalina como estimador de atividade micorrízica	24
3 HIPÓTESES	25
4 OBJETIVO GERAL	26
5 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	26
6 REFERÊNCIAS	27
CAPÍTULO II	33
HONGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES DE LA RESERVA BIOLÓGICA DEL GURUPÍ, AMAZONÍA ORIENTAL BRASILEÑA	34
MATERIALES Y MÉTODOS	36
Área de estudio.....	36
Diseño experimental y método de muestreo.....	36
Extracción y cuantificación de esporas de HMA	37
Identificación de HMA.....	37
Composición de los HMA	37
RESULTADOS	37
DISCUSIÓN	38

AGRADECIMENTOS.....	40
RESUMEN	40
REFERENCIAS.....	40
CAPÍTULO III.....	59
DIFERENTES USOS DE SOLO EM DIFERENTES PAISAGENS ALTERAM A COMUNIDADE DE FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES NA AMAZÔNIA ORIENTAL	60
RESUMO.....	60
INTRODUÇÃO	61
MATERIAL E MÉTODOS	63
Área de estudo.....	63
Desenho experimental	64
Coleta de solo	67
Métricas da paisagem e variáveis ambientais.....	67
Extração e quantificação de Glomerosporos.....	68
Extração e Quantificação de Glomalina.....	68
Diversidade e Composição dos FMA	68
Análises Estatísticas.....	69
Análises de Variância	69
Estrutura da Comunidade	69
RESULTADOS.....	70
DISCUSSÃO	78
CONCLUSÃO	88
REFERÊNCIAS.....	89
MATERIAL SUPLEMENTAR.....	99

IMPACTO DO DESMATAMENTO E DA DEGRADAÇÃO FLORESTAL SOBRE A COMUNIDADE DE FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES NA AMAZÔNIA MARANHENSE

RESUMO

A floresta amazônica maranhense é a mais ameaçada do bioma, devido principalmente ao aumento do desmatamento e da degradação florestal. Pouco se conhece sobre os efeitos que tem a interação “paisagem-topografia-uso do solo” nas comunidades de fungos micorrízicos arbusculares (FMA). O objetivo deste trabalho foi caracterizar a comunidade de FMA obtidos em diferentes paisagens, topografias e usos do solo dentro dos remanescentes florestais amazônicos maranhenses. Dois tipos de paisagens foram considerados: conservado e degradado; com condições topográficas de topos e baixos e considerando quatro tipos de uso do solo: floresta nativa conservada ou fragmento florestal conservado, floresta com extração seletiva de madeira, floresta secundária e pastagem. Em cada parcela foi delimitado um triângulo equilátero de 20 m e as amostras de solo foram coletadas em duplicata nos vértices do triângulo até profundidade de 20cm. Foram quantificados os teores de glomalina facilmente extraível (EE-BRSP) e total (BRSP), densidade, índice de valor de importância, riqueza e diversidade de glomerosporos. Os resultados indicam que o teor de EE-BRSP muda segundo a condição de paisagem e uso de solo ($p < 0.05$), sendo que as mudanças do uso do solo dentro de paisagem degradada causa uma queda no teor da EE-BRSP. Já o teor da BRSP foi mais estável com diferenças contrastantes só entre florestas com extração seletiva (menor teor) e as pastagens ($p < 0.05$). A densidade de glomerosporos apresentou interação significativa ($p < 0.05$) para os três fatores considerados, assim, as áreas na paisagem conservada apresentaram os maiores valores de abundância; enquanto a variável topografia apresentou diferença significativa apenas nas áreas da floresta secundária; e a variável uso do solo obteve maiores valores nas pastagens. Foram identificadas 48 espécies de FMA pertencentes a nove famílias, com Acaulosporaceae e Glomeraceae como dominantes. Treze espécies foram catalogadas como indicadoras, sendo 7 relacionados a paisagem conservada e 5 à degradada. Os índices de diversidade, dominância e riqueza de espécies responderam as mudanças da paisagem e tipo de uso do solo ($p < 0.05$), enquanto que a topográfico não influenciou na comunidade. As florestas secundárias apresentaram a maior diversidade e variabilidade na composição da estrutura comunitária. O RDA sugere que a variabilidade total dos dados da comunidade de FMA é explicada principalmente pelas variáveis Mg, P, K e a elevação (19%, $p < 0.05$). Conclui-se que na região estudada a matriz da paisagem e mudanças no uso do solo atuam em diferentes escalas, criando condições que regulam a estrutura comunitária dos FMA e poderiam definir a dominância de certas espécies na Amazônia maranhense.

Palavras-chave: Abundância de glomerosporos; Diversidade de fungos micorrízicos; Floresta amazônica; Glomalina.

IMPACTO DE LA DEFORESTACIÓN Y DEGRADACIÓN FORESTAL EN LA COMUNIDAD DE HONGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES EN LA AMAZONÍA MARANHENSE

RESUMEN

La selva amazónica de Maranhão es la más amenazada del bioma, principalmente por el aumento de la deforestación y la degradación forestal. Poco se sabe sobre el efecto que tiene la interacción “paisaje-topografía-uso de suelo” sobre las comunidades de hongos micorrízicos arbusculares (HMA). El objetivo de este trabajo fue caracterizar la comunidad FMA obtenida en diferentes paisajes, topografías y usos del suelo dentro de los restos de la selva amazónica del Maranhão. Se consideraron dos tipos de paisajes: conservados y degradados; con condiciones topográficas de topos y bajos y considerando cuatro tipos de uso del suelo: bosque nativo conservado o fragmento de bosque conservado, bosque con extracción selectiva de madera, bosque secundario y pastos. Cada parcela consistió en un triángulo equilátero de 20 m y las muestras de suelo se recolectaron en duplicado en los vértices del triángulo hasta 20 cm de profundidad. Se cuantificó el contenido de glomalina total (BRSP) y fácilmente extraíble (EE-BRSP), densidad, índice de valor de importancia, riqueza y diversidad de glomerosporos. Los resultados indican que en la concentración de EE-BRSP cambia según las condiciones de paisaje y uso de suelo ($p < 0.05$) con disminución de la concentración si el cambio de uso de suelo ocurre en paisaje degradado. Por otra parte, la BRSP fue más constante y sólo hubo diferencias entre los bosques con extracción selectiva (menor BRSP) y pastos ($p < 0.05$). La densidad de glomerosporos mostró una interacción significativa ($p < 0.05$) para los tres factores considerados, por lo que las áreas del paisaje conservado presentaron los valores de abundancia más altos; mientras que el factor topografía solo mostró una diferencia significativa en las áreas de bosque secundario; y el factor uso del suelo tuvo los valores más altos en las áreas de pastos. Se identificaron 48 especies de HMA pertenecientes a nueve familias, con Acaulosporaceae y Glomeraceae como dominantes. Se catalogaron 13 especies como indicadores, 8 pertenecientes al paisaje conservado y 5 al paisaje degradado. Los índices de diversidad, dominancia y riqueza de especies respondieron a cambios en el paisaje y tipo de uso del suelo ($p < 0.05$), mientras que el factor topográfico no influyó en esta propiedad comunitaria. Los bosques secundarios presentaron la mayor diversidad y variabilidad en la composición de la estructura comunitaria. El RDA sugiere que la variabilidad total de los datos de la comunidad de HMA se explica principalmente por el Mg, P, K y las elevaciones (19%, $p < 0.05$). Se concluye que en la región estudiada la matriz del paisaje y los cambios en el uso del suelo pueden actuar a diferentes escalas creando condiciones que regulen la estructura comunitaria de los HMA y podrían definir la dominancia de ciertas especies en la región amazónica de Maranhão.

Palabras claves: Abundancia de glomerosporos; Diversidad de hongos micorrízicos; Selva amazónica; Glomalina.

CAPÍTULO I

1 INTRODUÇÃO

A floresta amazônica brasileira representa a floresta tropical contínua mais extensa do mundo (OCTA., 2017). Com uma extensão total aproximada de 4,2 milhões de km² (CELENTANO *et al.*, 2018) possui diferentes áreas que foram catalogadas como endêmicas (SILVA; RYLANDS; FONSECA, 2005) que representam habitats únicos para muitas espécies de animais e vegetais que não são amplamente distribuídas na região. As condições climáticas e a posição geográfica favoreceram a evolução de um grande número de espécies que geralmente estão limitadas por barreiras pouco visíveis, desempenhando um papel fundamental na manutenção da biodiversidade (LAURANCE; ALBERNAZ; COSTA, 2002). Portanto, a área amazônica é reflexo de uma grande diversidade biológica e banco de genes de grande importância para a sociedade humana. A Amazônia brasileira é responsável por vários serviços ecossistêmicos importantes a nível mundial, entre eles; regulação do clima, estoque de carbono e suprimento de água (CAPOBIANCO, 2002; GLOOR, 2016). Os processos ecossistêmicos parecem estar delegados principalmente ao componente vegetal (CHAZDON, 2008). No entanto, existe uma complexa rede de simbioses que facilita a ciclagem de nutrientes, otimiza os processos de absorção radicular de água pelas plantas além de facilitar o processo de regeneração após distúrbios (FILHO *et al.*, 2010; SMITH; READ, 2008).

Os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) são o melhor exemplo de ganho simbiótico em condições naturais (JOHNSON; GRAHAM; SMITH, 1997). A sua associação com as plantas garante a disponibilidade de nutrientes pouco móveis como o fósforo (XIE *et al.*, 2014) e também mediante interações de sinergias facilita a absorção de água e defesa contra certos patógenos (SMITH; READ, 2008). Na etapa clímax a floresta possui um equilíbrio na comunidade de FMA que pode ser facilmente afetado pelo tipo de manejo do solo. Existem vários trabalhos que ressaltam este tipo de modificações, expondo os FMA situações de estresse e obrigando a mudanças na atividade dos mesmos (OEHL *et al.*, 2010; VASCONCELLOS *et al.*, 2016). Ambientes perturbados apresentam uma maior frequência relativa dos fungos micorrízicos arbusculares (VASCONCELLOS *et al.*, 2016), embora essa expressão não indique melhor qualidade do solo. Em solos frágeis como é o caso do solo no estado do Maranhão não se conhece se essas

mudanças respondem com magnitudes semelhantes e se existe uma resiliência aceitável. Lamentavelmente o processo de desmatamento na Amazônia maranhense é acelerado e em grande escala, existindo poucos remanescentes florestais conservados que possam ser usados como referências para futuros processos de restauração e até aproveitamento da biodiversidade local para potencializar a agricultura. Portanto, existe uma urgência de estudos sobre essas áreas ameaçadas que possam aportar resultados que expliquem a dinâmica natural de equilíbrio destes organismos com as plantas, valores estimados de beta-diversidade e qual será a magnitude que tem tido o efeito do desmatamento e a degradação florestal nos solos maranhense no nível da comunidade de fungos micorrízicos arbusculares.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 Bioma Amazônico: Amazônia Maranhense

A região Amazônica é o principal remanescente de floresta tropical do mundo; localiza-se na América do Sul, ocupando nove países: Brasil, Peru, Colômbia, Equador, Venezuela, Bolívia, Guiana, Suriname e Guiana Francesa e abarcando pouco mais de seis milhões de quilômetros quadrados dos quais se estima que 60% está em território brasileiro (CAPOBIANCO, 2002) distribuídos entre nove estados (Figura 1).

A floresta amazônica é uma das regiões mais ricas e de maior biodiversidade do planeta e abriga muitas espécies endêmicas que representam cerca de 10% das espécies conhecidas de mamíferos e 15% das espécies de plantas, mas também é um dos ecossistemas mais ameaçados do mundo (MARTINS; DE OLIVEIRA, 2011)



Figura 1. Mapa do Brasil com abrangência da Floresta Amazônica nos Estados (Fonte: <http://siscom.ibama.gov.br/>)

O estado de Maranhão localizado na região Nordeste do Brasil, tem uma área aproximada 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).

Contudo, os principais remanescentes de floresta conservada ou nativa da Amazônia maranhense estão em terras indígenas e na Reserva Biológica do Gurupi (Figura 2). A perda de floresta é uma ameaça constante nessas áreas onde são reportadas altas taxas de desmatamento, principalmente associado à atividade pecuária em grande escala, a exploração madeireira, e o cultivo de soja (CELENTANO *et al.*, 2018; SILVA JUNIOR *et al.*, 2020a; THOMAZ; NUNES; WATANABE, 2020).

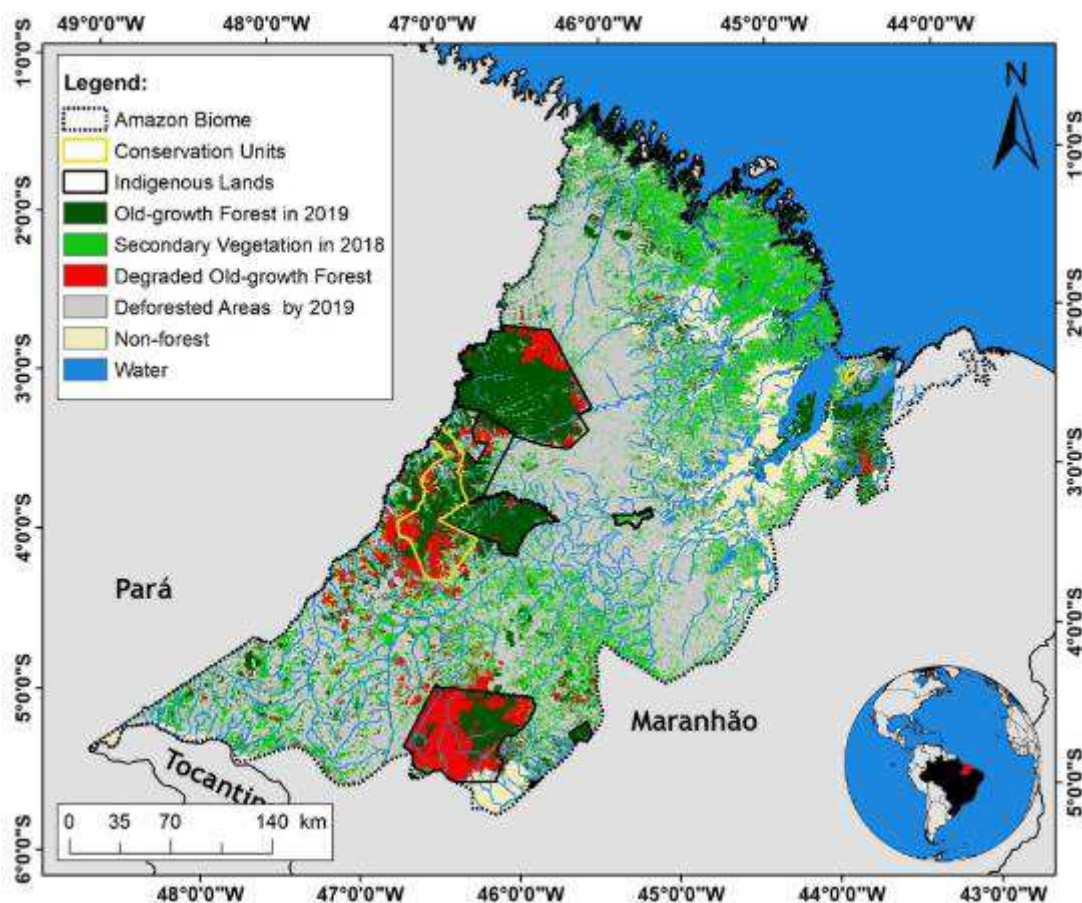


Figura 2. Cobertura florestal e degradação florestal actual na região amazônica do Maranhão (SILVA JUNIOR *et al.*, 2020a)

2.2 Mudanças no uso do solo: Desmatamento e Degradação florestal

A floresta amazônica está sendo ameaçada por atividades de grande impacto ambiental como resultado da conversão de áreas naturais preservadas em áreas agrícolas e pecuárias de grande escala (CELENTANO *et al.*, 2018; SCHIESARI *et al.*, 2013), sendo necessário entender como as mudanças no uso do solo influenciam os processos e a prestação de serviços ecossistêmicos nas poucas áreas conservadas do bioma.

O desmatamento e a degradação florestal são os principais eventos associados as mudanças do uso do solo. O desmatamento é a retirada da cobertura vegetal, total ou parcial, deixando o solo exposto, enquanto que a degradação florestal refere-se a atividades de exploração e queimadas que afetam a estrutura da floresta nativa e reduzem os serviços ecossistêmicos que estas proveem, mas sem

sofrer corte total da vegetação (ALMEIDA *et al.*, 2016; THOMPSON *et al.*, 2013). Na Amazônia oriental ambas atividades geralmente acontecem em sequência (corte e queima), mas em cortes seletivos de madeira sem eventos de queima a floresta pode apresentar menor perturbação e por conseguinte uma recuperação mais rápida.

A floresta amazônica fornece serviços ambientais como a manutenção da biodiversidade, armazenamento de carbono e regulação do clima e do ciclo de água (DAVIDSON *et al.*, 2012), mas estudos científicos tem demonstrado como a magnitude da degradação e o desmatamento acelerado nessas áreas, pode estar afetando a biodiversidade, a provisão de recursos, suas contribuições para o equilíbrio ambiental global e provocando danos irreversíveis no ecossistema (THOMAZ; NUNES; WATANABE, 2020).

A Amazônia oriental sofreu e ainda sofre uma intensa conversão de terras pelo desmatamento num curto período de tempo e além disso o fogo é amplamente usado como ferramenta de conversão e gerenciamento de terras e é frequentemente usado ao longo da fronteira agrícola amazônica (GERWING; VIDAL, 2002; SILVA JUNIOR *et al.*, 2020a).

O desmatamento contínuo da floresta amazônica e o estabelecimento de pastagens estão alterando drasticamente o funcionamento do ecossistema sendo a causa pela qual a mudança no uso do solo foi reconhecida como um fator regional e global para a regulamentação de muitos processos e serviços ecossistêmicos (FOLEY *et al.*, 2005).

Um outro uso do solo que tem se expandido no bioma amazônico, são as áreas de vegetação ou florestas secundárias, que passam por vários estágios de desenvolvimento até o estágio final de heterogeneidade e diversidade de espécies semelhante da floresta nativa primária, mas que pode surgir como resultado da rotação (pousio), da regeneração natural espontânea pelo abandono da área ou pelo reflorestamento (ALMEIDA *et al.*, 2016; POORTER *et al.*, 2016)

2.3 Fungos Micorrízicos Arbusculares

Os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) são atualmente conhecidos por apresentarem uma ampla distribuição mundial (DAVISON *et al.*, 2015) e por serem importantes nas relações ecológicas e econômicas. Estão incluídos dentro do filo Glomeromycota e atualmente existem aproximadamente 330 espécies morfológicamente descritas ou 700-1300 molecularmente reconhecidas (KIVLIN; HAWKES; TRESEDER, 2011; ÖPIK *et al.*, 2014; ÖPIK; DAVISON, 2016; TAYLOR; KRINGS; TAYLOR, 2015). Este baixo número de espécies forma relações simbióticas obrigatórias com aproximadamente 80% das plantas vasculares terrestres (SMITH; READ, 2008), sendo considerados por tanto como generalistas.

A origem dos FMA data aproximadamente do período Ordoviciano, 460 Milhões de anos atrás (REDECKER; KODNER; GRAHAM, 2000), quando plantas primitivas, carentes de sistema radicular desenvolvido e com pouco sucesso na captura de nutrientes e água, beneficiaram-se de relações simbióticas com os FMA primitivos (SCHÜBLER; SCHWARZOTT; WALKER, 2001). Alguns autores sugerem inclusive que as relações simbióticas poderiam ter acontecido antes, baseadas em evidências para a interação de grupos primitivos como *Geosiphon pyriforme* e cianobactérias, que são observados atualmente em ambientes aquáticos (REDECKER; MORTON; BRUNS, 2000).

Ao mesmo tempo em que as plantas avançaram na colonização dos diferentes ambientes terrestres os FMA acompanharam-nas invadindo os diferentes habitats, como pode ser evidenciado em recentes estimativas que indicam 34% dos táxons distribuídos cosmopolitamente. Estima-se também que 93% ocorre em mais de um continente e considera-se que existe baixo endemismo para estes grupos de fungos (DAVISON *et al.*, 2015).

2.4 Diversidade de Fungos Micorrízicos Arbusculares

Nos diferentes ramos da taxonomia a nível mundial têm existido grandes avanços na descrição de processos básicos que tentam explicar a distribuição espacial, refletido em áreas como a herpetologia, macrofauna do solo e ornitologia, e que tem reconhecido a existência de barreiras naturais que limitam a dispersão das

macroespécies. No caso dos microrganismos, estas barreiras não estão bem definidas, tendo reportes que relatam grande associação entre FMA com áreas específicas (KIVLIN; HAWKES; TRESEDER, 2011), enquanto outros relatam que podem ter distribuição cosmopolita (DAVISON *et al.*, 2015). No caso específico de FMA apesar de ter evidências recentes que a maioria dos taxa apresenta ocorrência em vários continentes, ainda existem autores que relatam uma possível relação endêmica com certas espécies de plantas nativas (KIVLIN; HAWKES; TRESEDER, 2011). Esta suposição cobra mais força em áreas antigas pouco estudadas como o caso de remanescentes florestais amazônicos, onde ainda existem grupos de plantas pouco estudadas que poderiam ter um papel fundamental como possíveis hospedeiros.

Um levantamento dos registros de FMA realizados em áreas de floresta tropical do mundo, mostra que das espécies conhecidas (330), um total de 228 espécies têm sido reportadas nessas áreas. Além disso, 204 espécies (65 exclusivas) foram registradas em áreas naturais e 173 espécies (22 exclusivas) foram registradas em áreas antropogênicas, sendo 141 espécies registradas em ambos os ambientes (MARINHO *et al.*, 2018).

O balanço de registros de FMA para o neotropico indica que o Brasil é o país com maior riqueza registrada (STÜRMER; KEMMELMEIER, 2021) com 182 espécies, 94 a mais do que o segundo na lista (Tabela 1). Já em áreas mais conservadas da região da Amazônia oriental a riqueza estimada é de 36 (REYES *et al.*, 2019), com os gêneros *Glomus* e *Acaulospora* como dominantes.

Em florestas tropicais *Glomus* e *Acaulospora* podem representar até 35% da riqueza total (MARINHO *et al.*, 2018), e isto pode ser devido à sua capacidade de adaptação a diferentes ambientes.

Estudos adicionais devem ser realizados, considerando áreas conservadas dentro deste bioma já que existem fortes suspeitas que fatores como clima, limitações de dispersão e a especificidade do hospedeiro dos FMA podem ser fatores que contribuem para uma alta diversidade de FMA nessas áreas (KIVLIN; HAWKES; TRESEDER, 2011).

Tabela 1: Registro de Glomeromycota para o neotropico segundo a categoria taxonômica e país (STÜRMER; KEMMELMEIER, 2021).

País	Registros	Espécies	Gêneros	Famílias	Ordens
Argentina	716	77	20	9	4
Bolívia	70	20	11	6	3
Brasil	2836	182	32	11	4
Chile	207	58	19	9	4
Colômbia	232	77	19	8	4
Equador	76	28	12	7	4
Peru	105	52	19	9	4
Venezuela	53	37	17	7	4
Belize	1	1	1	1	1
Costa Rica	85	42	18	7	3
Cuba	66	39	16	7	4
Guadalupe	22	22	15	7	4
Guatemala	8	8	4	3	2
Honduras	12	12	7	5	3
Jamaica	8	3	2	1	1
Martinica	3	3	3	2	2
México	463	87	21	10	4
Nicarágua	10	6	4	4	3
Panama	6	6	4	2	2

2.5 Mudanças no uso de solo e comunidade de FMA

Mudanças consideráveis no uso do solo podem modificar significativamente a composição da comunidade de FMA (BONFIM *et al.*, 2013). Principalmente no Brasil, onde existe uma forte pressão para o desmatamento de áreas conservadas (LAURANCE; ALBERNAZ; COSTA, 2002; SILVA JUNIOR *et al.*, 2020b, 2020a), é necessário compreender quais processos estão sendo afetados; quais modificações estão acontecendo na microbiota e se é possível aproveitar esse conhecimento para potencializar novas fases de restauração.

Uma vez iniciada a perturbação de uma área, a dinâmica comunitária dos FMA dependerá de diversos fatores: uso do solo, mudanças na vegetação, estresse hídrico, etc., e como resposta a estes fatores numa mesma localidade podem apresentar diferenças nos índices de riqueza e diversidade (Tabela 2). Alguns autores relatam que a densidade de glomerosporos de FMA e a riqueza de espécies diminuem após a conversão de savana para sítios agrícolas (FERNANDES *et al.*, 2016; FERREIRA; CARNEIRO; SAGGIN, 2012; PONTES *et al.*, 2017).

Tabela 2. Estimativa de índices de riqueza e diversidade para diferentes tipos de uso de solo no Brasil.

Uso do Solo	Época	Localidade	S	H	D	Referencia
Mata Ciliar Jovem	Seca	Piracicaba, SP	4.50	0.50	0.30	
	Chuva	Santa Bárbara, SP	3.00	0.30	0.50	
		Piracicaba, SP	4.40	0.50	0.30	
Mata Ciliar Média	Seca	Iracemápolis, SP	3.60	0.40	0.40	(BONFIM <i>et al.</i> , 2013)
		Iracemápolis, SP	3.60	0.40	0.40	
	Chuva	Iracemápolis, SP	3.80	0.40	0.30	
Mata Ciliar	Seca	Campinas, SP	7.70	0.70	0.20	
	Chuva	Campinas, SP	7.50	0.70	0.20	
Capoeira Jovem	-	Benjamin, AM	50	2.94	-	(STÜRMER; SIQUEIRA, 2011)
Capoeira Avançada	-	Benjamin, AM	33	2.41	-	
Pastagem	-	Benjamin, AM	23	1.84	-	
Floresta Conservada	Seca	Guarapiranga, SP	11	-	-	(GOMES; TRUFEM, 1999)
	Chuva	Guarapiranga, SP	10	-	-	
	-	Benjamin, AM	30	1.96	-	
Floresta Semidecídua	Seca	Nova Lima-Brumadinho, MG	20	-	-	(VIEIRA <i>et al.</i> , 2018)
	Chuva	Nova Lima-Brumadinho, MG	15	-	-	
Floresta Araucária	-	UPC-RS, RS	13	-	-	(BREUNINGER <i>et al.</i> , 2000)
Floresta Tropical Seca (Caatinga)	Seca	Missão Velha, CE	11.58	1.32	0.43	(DE ASSIS <i>et al.</i> , 2018)
Floresta Tropical Úmida	Seca	Barbalha, CE	14.08	1.51	0.31	(DE ASSIS <i>et al.</i> , 2018)

S: Riqueza de espécies; H: Índice de diversidade de Shannon, D: Índice dominância de Simpson.

Até agora existem identificados e reportados 50 gêneros de FMA incluídos dentro de 14 famílias, com *Glomus* (55 espécies) e *Acaulospora* (54 espécies) como gêneros dominantes nos diferentes usos do solo (GOTO, B. T.; JOBIM, K., 2021). Outros gêneros pertencentes inclusive à mesma ordem podem ter maior ou menor

sucesso dependendo do tipo de ecossistema, por exemplo, o gênero *Gigaspora* tem apresentado alta frequência (85%) em biomas de cerrado conservado, enquanto que *Racocetra* pode ser mais sucedido em áreas de agricultura convencional (PONTES *et al.*, 2017).

Outros autores enfatizam que a tendência é aumentar a diversidade na medida que aumenta o estresse ambiental. Isto é relatado para diversos tipos de florestas no Brasil incluindo florestas de Araucária, Restinga e Mangue (BONFIM *et al.*, 2013; BREUNINGER *et al.*, 2000; GOMES; TRUFEM, 1999; REYES *et al.*, 2019; STÜRMER; SIQUEIRA, 2011; VIEIRA *et al.*, 2018).

Geralmente não há relação fixa entre diversidade de plantas e diversidade de FMA, no entanto, um estudo sobre FMA associados a diferentes estados sucessionais em mata ciliar mostrou valores de riqueza e diversidade maior para ambientes conservados (BONFIM *et al.*, 2013). Estes suportam a ideia de que a composição dos FMA difere segundo o bioma, plantas invasivas e riqueza de espécies hospedeiras (KIVLIN; HAWKES; TRESEDER, 2011; ÖPIK *et al.*, 2014; TRESEDER; CROSS, 2006).

Um outro aspecto importante para considerar nas comunidades de FMA e do que não se tem muitos estudos é a história de vida (CHAGNON *et al.*, 2013). Este aspecto requer considerar os FMA não apenas como simbioses de plantas, mas também como organismos que podem responder com características próprias às condições do ambiente que possam causar estresse ou perturbação, sem que isso tenha alguma influência nas plantas associadas a ele.

De acordo com Chagnon *et al.* (2013) pode aplicar-se uma estrutura já utilizada em plantas e que identifica três estratégias principais de história de vida:

- Competidor (C): beneficiam-se de ambientes com pouco estresse e pouca perturbação onde podem ganhar uma vantagem competitiva atrasando a reprodução podendo investir em estruturas que otimizam a obtenção de recursos.
- Tolerantes ao estresse (S): suportam condições abióticas adversas no longo prazo (v. g. baixo teor de carbono, pH e etc.), sendo mais eficientes no uso dos recursos, como a produção de biomassa de longa

duração. Geralmente investem muita energia em estratégia de sobrevivência.

- Ruderais (r): que geralmente estão em ambientes onde tem distúrbios frequentes e contam com uma alta capacidade para colonizar, produzir biomassa de baixo custo e reproduzir-se rapidamente.

2.6 Glomalina como estimador de atividade micorrízica

A atividade dos FMA pode ser medida de diferentes formas, no entanto, o raio de expansão das hifas e a sua densidade representam basicamente o critério mais adequado para estimar o alcance do efeito que um indivíduo pode ter como simbionte e modificador das propriedades do solo (PREGER *et al.*, 2007). A dificuldade de observação direta destas estruturas se complica devido a longevidade das hifas que é relativamente curta com um tempo de vida de uns poucos dias e se complica ainda mais quando se soma o fator dessecação, sendo que estas estruturas ficam mais frágeis (RILLIG *et al.*, 2003; STEINBERG; RILLIG, 2003). Por tanto, análogos semelhantes aos metabólitos podem ser usados como fonte de informação para estimar a atividade dos FMA (WRIGHT; UPADHYAYA, 1998), indicando microhabitats favoráveis e até possíveis pressões fisiológicas que obrigaram a produzir tal composto.

Os FMA produzem grandes quantidades de uma proteína insolúvel, hidrofóbica e recalcitrante denominada glomalina, a qual tem um efeito direto na estabilização dos agregados do solo (RILLIG, 2004). Esta glicoproteína é produzida exclusivamente pelo filo *Glomeromycota* como resposta fisiológica do fungo (PURIN; RILLIG, 2007), devido principalmente ao estresse ambiental natural ou causado pela modificação do hábitat (RILLIG; STEINBERG, 2002). Por exemplo, tem sido relatado que o estresse osmótico não incentiva a produção significativa de glomalina, mas sim o estresse salino ou inclusive o pastoreio das hifas pela biota do solo, onde a produção de glomalina pode estar relacionada com a baixa palatabilidade dos FMA frente outros fungos para a mesofauna do solo (HAMMER; RILLIG, 2011).

Os FMA dependem do fornecimento de açúcares por parte da planta, portanto a disponibilidade de carbono e abundância de plantas também influencia diretamente a produção de glomalina (TRESEDER; TURNER, 2007a), suportando assim a ideia da relação direta entre glomalina e produtividade vegetal, mas do que com abundância dos FMA.

Uma vez no solo, a glomalina expressa várias propriedades moleculares entre elas a união com partículas minerais e húmus, incrementa a matéria orgânica e a capacidade de troca catiônica do solo (PAL; PANDEY, 2014). A facilidade para troca de cátions faz esta molécula efetiva no sequestro de metais pesados, como foi reportado para um estudo em solo contaminado com metais pesados onde houve valores de sequestro de 1,6-4,3 mg Cu, 0,02-0,08 mg Cd, e 0,62-1,12 mg Pb/g glomalina. Em outro experimento a glomalina isolada das hifas de *Gigaspora rosea* sequestraram mais de 28 mg Cu/g *in vitro*.(GONZALEZ-CHAVEZ *et al.*, 2004)

Apesar disto, os efeitos da glomalina podem diminuir com a profundidade e pode ser modificado significativamente segundo o uso do solo, que adicionalmente suporta a ideia do uso dos valores de teor de glomalina como indicadores de qualidade do solo (RILLIG *et al.*, 2003)..

Outro aspecto interessante desta macromolécula é a capacidade de sequestro de carbono, cuja taxa de fixação aumenta com o aumento das concentrações de CO₂ (TRESEDER; TURNER, 2007b; WRIGHT; RILLIG; NICHOLS, 2000) e pode representar até 20% do carbono orgânico do solo (NICHOLS, 2003). Esta fixação é de grande importância porque a taxa de degradação é diferenciada entre hifas (60%) e glomalina (25%) após 150 dias (STEINBERG; RILLIG, 2003).

3 HIPÓTESES

- Áreas da paisagem conservada apresentam maior abundância e diversidade de fungos micorrízicos arbusculares e conteúdo de glomalina no solo do que as áreas da paisagem degradada.
- Áreas altas apresentam uma maior abundância e diversidade de fungos micorrízicos arbusculares e conteúdo de glomalina no solo que áreas baixas.

- O desmatamento e a degradação florestal afetam a composição da comunidade de fungos micorrízicos arbusculares aumentando sua abundância, diversidade e o conteúdo de glomalina no solo.

4 OBJETIVO GERAL

- Caracterizar a comunidade de fungos micorrízicos arbusculares obtidos em diferentes sistemas de uso do solo na floresta amazônica do Maranhão.

5 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Determinar a composição e abundância de espécies para cada uso do solo mediante estudos morfológicos.
- Determinar se a abundância e diversidade de fungos micorrízicos arbusculares é influenciada pelo tipo de paisagem, tipo de topografia, e uso de solo.
- Estimar o conteúdo de glomalina no solo.
- Determinar se o conteúdo de glomalina é influenciada pelo tipo de paisagem, tipo de topografia, e uso de solo.
- Determinar quais fatores físicos e químicos são importantes no arranjo comunitário dos fungos micorrízicos arbusculares.

6 REFERÊNCIAS

- AGUILAR-FERNANDEZ, M.; JARAMILLO, V. J.; VARELA-FREGOSO, L.; GAVITO, M. E. Short-term consequences of slash-and-burn practices on the arbuscular mycorrhizal fungi of a tropical dry forest. **Mycorrhiza**, v. 19, n. 3, p. 179–186, 2009. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19169717>>. .
- ALMEIDA, C. A. DE; COUTINHO, A. C.; ESQUERDO, J. C. DALLA M.; et al. High spatial resolution land use and land cover mapping of the Brazilian legal Amazon in 2008 using Landsat-5/TM and MODIS data. **Acta Amazonica**, v. 46, n. 3, p. 291–302, 2016.
- DE ASSIS, D. M. A.; DE MELO, M. A. C.; DA SILVA, D. K. A.; OEHL, F.; DA SILVA, G. A. Assemblages of arbuscular mycorrhizal fungi in tropical humid and dry forests in the Northeast of Brazil. **Botany**, v. 96, n. 12, p. 859–871, 2018.
- BONFIM, J. A.; VASCONCELLOS, R. L. F.; STÜRMER, S. L.; CARDOSO, E. J. B. N. Arbuscular mycorrhizal fungi in the Brazilian Atlantic forest: A gradient of environmental restoration. **Applied Soil Ecology**, v. 71, p. 7–14, 2013. Elsevier B.V. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.04.005>>. .
- BREUNINGER, M.; EINIG, W.; MAGEL, E.; CARDOSO, E.; HAMPP, R. Mycorrhiza of Brazil Pine (*Araucaria angustifolia* [Bert. O. Ktze.]). **Plant Biology**, v. 2, p. 4–10, 2000.
- CAPOBIANCO, J. P. R. Amazônia Brasileira. In: I. Socioambiental (Org.); **Biodiversidade Brasileira: Avaliação e identificação de áreas e ações prioritárias para conservação, utilização sustentável e repartição dos benefícios da biodiversidade nos biomas brasileiros**. MMA/SBF ed., p.19–132, 2002. Brasília, DF.
- CELENTANO, D.; MIRANDA, M. V. C.; MENDONÇA, E. N.; et al. Desmatamento, degradação e violência no “Mosaico Gurupi” - A região mais ameaçada da Amazônia. **Estudos Avançados**, v. 32, p. 315–319, 2018.
- CHAGNON, P. L.; BRADLEY, R. L.; MAHERALI, H.; KLIRONOMOS, J. N. A trait-based framework to understand life history of mycorrhizal fungi. **Trends Plant Sci**, v. 18, n. 9, p. 484–491, 2013. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/23756036>>. .
- CHAZDON, R. L. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. **Science**, v. 320, n. 5882, p. 1458–1460, 2008. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18556551>>. .
- DAVIDSON, E. A.; DE ARAÚJO, A. C.; ARTAXO, P.; et al. The Amazon basin in transition. **Nature**, v. 481, n. 7381, p. 321–328, 2012.
- DAVISON, J.; MOORA, M.; ÖPIK, M.; et al. Global assessment of arbuscular mycorrhizal fungus diversity reveals very lowendemism. **Science**, v. 349, n. 6251, p. 970–973, 2015.

FERNANDES, R. A.; FERREIRA, D. A.; SAGGIN-JUNIOR, O. J.; et al. Occurrence and species richness of mycorrhizal fungi in soil under different land use. **Canadian Journal of Soil Science**, v. 96, n. 3, p. 271–280, 2016. Disponível em: <<http://www.nrcresearchpress.com/doi/10.1139/cjss-2015-0011>>. .

FERREIRA, D. A.; CARNEIRO, M. A. C.; SAGGIN, O. J. Arbuscular mycorrhizal fungi in an oxisol under managements and uses in Cerrado. **Revista Brasileira de Ciencia do Solo**, v. 36, n. 1, p. 51–61, 2012.

FILHO, P. F. M.; VASCONCELLOS, R. L. F.; DE PAULA, A. M.; CARDOSO, E. J. B. N. Evaluating the potential of forest species under “microbial management” for the restoration of degraded mining areas. **Water Air & Soil Pollution**, v. 208, p. 79–89, 2010.

FOLEY, J. A.; DEFRIES, R.; ASNER, G. P.; et al. Global consequences of land use. **Science**, v. 309, n. 5734, p. 570–574, 2005.

GAVITO, M. E.; PÉREZ-CASTILLO, D.; GONZÁLEZ-MONTEERRUBIO, C. F.; VIEYRA-HERNÁNDEZ, T.; MARTÍNEZ-TRUJILLO, M. High compatibility between arbuscular mycorrhizal fungal communities and seedlings of different land use types in a tropical dry ecosystem. **Mycorrhiza**, v. 19, n. 1, p. 47–60, 2008.

GEM. Plano De Ação Para Prevenção E Controle Do Desmatamento E Das Queimadas No Estado Do Maranhão. , 2011. Governo do Estado de Maranhão. Disponível em: <http://www.fundoamazonia.gov.br/FundoAmazonia/export/sites/default/site_pt/Galerias/Arquivos/Publicacoes/Plano_Estadual_do_Maranhxo.pdf>. .

GERWING, J.; VIDAL, E. **DEGRADAÇÃO DE FLORESTAS PELA EXPLORAÇÃO MADEIREIRA E FOGO NA AMAZÔNIA ORIENTAL BRASILEIRA**. Belém: Imazon, 2002.

GLOOR, E. Climate and the amazonian carbon balance. In: L. Nagy; B. R. Fosberg; P. Artaxo (Orgs.); **Interactions between biosphere, atmosphere and human land use in the Amazon Basin**. Springer ed., p.101–118, 2016. Berlin.

GOMES, S. DE P.; TRUFEM, S. F. B. Fungos micorrízicos arbusculares (glomales, zygomycota) na ilha dos eucaliptos, represa do Guarapiranga, São Paulo, SP. **Acta botânica brasileira**, v. 12, n. 3, p. 393–401, 1999.

GONZALEZ-CHAVEZ, M. C.; CARRILLO-GONZALEZ, R.; WRIGHT, S. F.; NICHOLS, K. A. The role of glomalin, a protein produced by arbuscular mycorrhizal fungi, in sequestering potentially toxic elements. **Environ Pollut**, v. 130, n. 3, p. 317–323, 2004. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15182965>>. .

HAMMER, E. C.; RILLIG, M. C. The influence of different stresses on glomalin levels in an arbuscular mycorrhizal fungus-salinity increases glomalin content. **PLoS ONE**, v. 6, n. 12, 2011.

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.

JOHNSON, N. C.; WEDIN, D. A. Soil carbon, nutrients, and mycorrhizae during conversion of dry tropical forest to grassland. **Ecological Applications**, v. 7, n. 1, p. 171–182, 1997.

KIVLIN, S. N.; HAWKES, C. V.; TRESEDER, K. K. Global diversity and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 43, n. 11, p. 2294–2303, 2011.

LAURANCE, W. F.; ALBERNAZ, A. K. M.; COSTA, C. DA. Is deforestation accelerating in the Brazilian Amazon? **Environmental Conservation**, v. 28, n. 4, p. 305–311, 2002.

LEAL, P. L.; SIQUEIRA, J. O.; STÜRMER, S. L. Switch of tropical Amazon forest to pasture affects taxonomic composition but not species abundance and diversity of arbuscular mycorrhizal fungal community. **Applied Soil Ecology**, v. 71, p. 72–80, 2013.

LOVELOCK, C. E.; ANDERSEN, K.; MORTON, J. B. Arbuscular mycorrhizal communities in tropical forests are affected by host tree species and environment. **Oecologia**, v. 135, n. 2, p. 268–279, 2003.

MANGAN, S. A.; EOM, A. H.; ADLER, G. H.; YAVITT, J. B.; HERRE, E. A. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi across a fragmented forest in Panama: Insular spore communities differ from mainland communities. **Oecologia**, v. 141, n. 4, p. 687–700, 2004.

MARINHO, F.; DA SILVA, I. R.; OEHL, F.; MAIA, L. C. Checklist of arbuscular mycorrhizal fungi in tropical forests. **Sydowia**, v. 70, p. 107–127, 2018.

MARTINS, M. B.; DE OLIVEIRA, T. G. **Amazônia Maranhense: diversidade e conservação**. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 2011.

MASON, P. A.; MUSOKO, M. O.; LAST, F. T. Short-term changes in vesiculararbuscular mycorrhizal spore populations in Terminalia plantations in Cameroon. In: D. J. Read; D. H. Lewis; H. J. Fitter; I. J. Alexander (Orgs.); **Mycorrhizas in Ecosystems**. CAB Intern ed., p.261–267, 1992. London.

NICHOLS, K. A. Characterization of glomalin, a glycoprotein produced by arbuscular mycorrhizal fungi. **College of Agriculture and Natural Resources**, v. Doctor of, p. 307, 2003. Disponível em: <<https://drum.umd.edu/dspace/handle/1903/86>>. .

OCTA. ORGANIZACIÓN DEL TRATADO DE COOPERACIÓN AMAZÓNICA. Amazonia: Nuestra Amazonia. , 2017.

OEHL, F.; LACZKO, E.; BOGENRIEDER, A.; et al. Soil type and land use intensity determine the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 42, p. 724–738, 2010.

ÖPIK, M.; DAVISON, J. Uniting species- and community-oriented approaches to understand arbuscular mycorrhizal fungal diversity. **Fungal Ecology**, v. 24, p. 106–113, 2016.

ÖPIK, M.; DAVISON, J.; MOORA, M.; ZOBEL, M. DNA-based detection and identification of Glomeromycota: the virtual taxonomy of environmental sequences. **Botany**, v. 92, n. 2, p. 135–147, 2014. Disponível em: <<http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/cjb-2013-0110>>. .

PAL, A.; PANDEY, S. Role of glomalin in improving soil fertility. **International Journal of Plant & Soil Science**, v. 3, n. 9, p. 112–129, 2014.

PEÑA-VEGAS, C. P.; CARDONA, G. I.; ARGUELLES, J. H.; ARCOS, A. L. Micorrizas arbusculares del sur de la Amazonia Colombiana y su relación con algunos factores fisicoquímicos y biológicos del suelo. **Acta Amazonica**, v. 37, n. 3, p. 327–336, 2007.

PICONE, C. Diversity and abundance of arbuscular-mycorrhizal fungus spores in tropical forest and pasture. **Biotropica**, v. 32, n. 4, p. 734, 2000.

PONTES, J. S.; OEHL, F.; PEREIRA, C. D.; et al. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the Brazilian's Cerrado and in soybean under conservation and conventional tillage. **Applied Soil Ecology**, v. 117–118, p. 178–189, 2017.

POORTER, L.; BONGERS, F.; AIDE, T. M.; et al. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. **Nature**, v. 530, n. 7589, p. 211–214, 2016. Nature Publishing Group. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1038/nature16512>>. .

PREGER, A. C.; RILLIG, M. C.; JOHNS, A. R.; et al. Losses of glomalin-related soil protein under prolonged arable cropping: A chronosequence study in sandy soils of the South African Highveld. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 39, n. 2, p. 445–453, 2007.

PURIN, S.; RILLIG, M. C. The arbuscular mycorrhizal fungal protein glomalin: Limitations, progress, and a new hypothesis for its function. **Pedobiologia**, v. 51, n. 2, p. 123–130, 2007.

REDECKER, D.; KODNER, R.; GRAHAM, L. E. Glomalean fungi from the Ordovician. **Science**, v. 289, n. 5486, p. 1920–1921, 2000.

REDECKER, DIRK; MORTON, J. B.; BRUNS, T. D. Ancestral lineages of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomales). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 14, p. 276–284, 2000.

REYES, H. A.; FERREIRA, P. F. A.; SILVA, L. C.; et al. Arbuscular mycorrhizal fungi along secondary forest succession at the eastern periphery of Amazonia: Seasonal variability and impacts of soil fertility. **Applied Soil Ecology**, v. 136, p. 1–10, 2019.

RILLIG, M. C. Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation. **Canadian Journal of Soil Science**, v. 84, n. 4, p. 355–363, 2004. Disponível em: <<http://pubs.aic.ca/doi/abs/10.4141/S04-003>>. .

RILLIG, M. C.; RAMSEY, P. W.; MORRIS, S.; PAUL, E. A. Glomalin, an arbuscular-mycorrhizal fungal soil protein, responds to land-use change. **Plant and Soil**, v. 253, n. 2, p. 293–299, 2003.

RILLIG, M. C.; STEINBERG, P. D. Glomalin production by an arbuscular mycorrhizal fungus: A mechanism of habitat modification? **Soil Biology and Biochemistry**, v. 34, n. 9, p. 1371–1374, 2002.

SCHIESARI, L.; WAICHMAN, A.; BROCK, T.; ADAMS, C.; GRILLITSCH, B. Pesticide use and biodiversity conservation in the Amazonian agricultural frontier. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 368, n. 1619, 2013.

SCHÜBLER, A.; SCHWARZOTT, D.; WALKER, C. A new fungal phylum, the *Glomeromycota*: phylogeny and evolution. **Mycological Research**, v. 105, n. 12, p. 1413–1421, 2001.

SILVA, J. M. C. DA; RYLANDS, A. B.; FONSECA, G. A. B. O destino das áreas de endemismo da Amazônia. **Megadiversidade**, v. 1, n. 1, p. 124–131, 2005.

SILVA JUNIOR, CELSO H L; CELENTANO, D.; ROUSSEAU, G. X.; et al. Amazon forest on the edge of collapse in the Maranhão State, Brazil. **Land Use Policy**, v. 97, n. January, p. 104806, 2020. Elsevier. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2020.104806>>. .

SILVA JUNIOR, CELSO H.L.; HEINRICH, V. H. A.; FREIRE, A. T. G.; et al. Benchmark maps of 33 years of secondary forest age for Brazil. **Scientific Data**, v. 7, n. 1, p. 1–9, 2020.

SILVA, K. D. A. DA; TOMIO GOTO, B.; OEHL, F.; et al. Arbuscular mycorrhizal fungi: new records in Northeast of Brazil. **Boletim do Museo de Biologia Mello Leitão**, v. 36, p. 35–50, 2014.

SMITH, S. E.; READ, D. The symbionts forming arbuscular mycorrhizas. In: S. E. Smith; D. Read (Orgs.); **Mycorrhizal Symbiosis**. 3^o ed, p.13–41, 2008. Theobald's Road, London, United Kingdom: Academic Press.

STEINBERG, P. D.; RILLIG, M. C. Differential decomposition of arbuscular mycorrhizal fungal hyphae and glomalin. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 35, n. 1, p. 191–194, 2003.

STÜRMER, S. L.; SIQUEIRA, J. O. Species richness and spore abundance of arbuscular mycorrhizal fungi across distinct land uses in Western Brazilian Amazon. **Mycorrhiza**, v. 21, n. 4, p. 255–267, 2011.

STÜRMER, S. L.; KEMMELMEIER, K. The Glomeromycota in the Neotropics. **Frontiers in Microbiology**, [s. l.], v. 11, n. January, p. 1–18, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.553679>

TAYLOR, T. N.; KRINGS, M.; TAYLOR, E. L. Glomeromycota. **Fossil Fungi**. p.103–128, 2015. Elsevier Inc.

THOMAZ, E. L.; NUNES, D. D.; WATANABE, M. Effects of tropical forest conversion on soil and aquatic systems in southwestern Brazilian Amazonia: A synthesis. **Environmental Research**, v. 183, n. June 2019, p. 109220, 2020. Elsevier Inc. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.envres.2020.109220>>. .

THOMPSON, I. D.; GUARIGUATA, M. R.; OKABE, K.; et al. An Operational Framework for Defining and Monitoring Forest Degradation. **Ecology and Society**, v. 18, n. 2, p. 20, 2013.

TRESEDER, K. K.; CROSS, A. Global distributions of arbuscular mycorrhizal fungi. **Ecosystems**, v. 9, p. 305–316, 2006.

TRESEDER, KATHLEEN K.; TURNER, K. M. Glomalin in Ecosystems. **Soil Science Society of America Journal**, v. 71, n. 4, p. 1257–1266, 2007. Disponível em: <<https://www.soils.org/publications/sssaj/abstracts/71/4/1257>>. .

TRESEDER, KATHLEEN K.; TURNER, K. M. Glomalin in Ecosystems. **Soil Science Society of America Journal**, v. 71, n. 4, p. 1257, 2007.

VASCONCELLOS, R. L. F.; BONFIM, J. A.; BARETTA, D.; CARDOSO, E. J. B. N. Arbuscular mycorrhizal fungi and Glomalin-Related Soil Protein as potential indicators of soil quality in a recuperation gradient of the Atlantic Forest in Brazil. **Land Degradation & Development**, v. 27, p. 325–334, 2016.

VIEIRA, C. K.; MARASCALCHI, M. N.; RODRIGUES, A. V.; DE ARMAS, R. D.; STÜRMER, S. L. Morphological and molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in revegetated iron-mining site has the same magnitude of adjacent pristine ecosystems. **Journal of Environmental Sciences (China)**, v. 67, p. 330–343, 2018.

VIOLI, H. A.; BARRIENTOS-PRIEGO, A. F.; WRIGHT, S. F.; et al. Disturbance changes arbuscular mycorrhizal fungal phenology and soil glomalin concentrations but not fungal spore composition in montane rainforests in Veracruz and Chiapas, Mexico. **Forest Ecology and Management**, v. 254, n. 2, p. 276–290, 2008.

WILSON, J.; INGLEBY, K.; MASON, P. A.; IBRAHIM, K.; LAWSON, G. J. Long-term changes in vesicular-arbuscular mycorrhizal spore populations in Terminalia plantations in Côte d'Ivoire. In: D. J. Read; D. H. Lewis; H. J. Fitter; I. J. Alexander (Orgs.); **Mycorrhizas in Ecosystems**. CAB Intern ed., p.268–275, 1992. London.

WRIGHT, S. F.; RILLIG, M. C.; NICHOLS, K. A. Glomalin: A soil protein important in carbon sequestration. **ACS Division of Fuel Chemistry, Preprints**, v. 45, n. 4, p. 721–725, 2000.

WRIGHT, S. F.; UPADHYAYA, A. A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. **Plant and Soil**, v. 198, n. 1, p. 97–107, 1998.

XIE, X.; WENG, B.; CAI, B.; DONG, Y.; YAN, C. Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation and phosphorus supply on the growth and nutrient uptake of *Kandelia obovata* (Sheue , Liu & Yong) seedlings in autoclaved soil. **Applied Soil Ecology**, v. 75, p. 162–171, 2014. Elsevier B.V. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.11.009>>. .

ZHAO, Z. W.; WANG, G. .; YANG, L. Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in tropical rainforests of Xishuangbanna, southwest China. **Fungal Diversity**, v. 13, n. June 2003, p. 233–242, 2003.

CAPÍTULO II

1 **Hongos micorrízicos arbusculares de la reserva biológica del Gurupí, Amazonía oriental**
2 **brasileña**

3
4 Lesbia Neyless Rodríguez Godoy^{1†}, Layla Gabrielle Silva Oliveira^{1†}, Camila Pinheiro Nobre¹, Luis
5 Manuel Hernández-García¹ & Guillaume Xavier Rousseau^{1*}

6 Programa de Pós-Graduação em Agroecologia, Universidade Estadual do Maranhão, Avenida
7 Lourenço Vieira da Silva 1000, Jardim São Cristovão, São Luís, Maranhão, Brasil. CEP 65055-310;
8 neyless68@gmail.com, laylagabrielle.silva@gmail.com, camilaenobre@yahoo.com.br,
9 hglm72@gmail.com, guilrrous@yahoo.ca

10 * Correspondencia

11 † Estos autores contribuyeron igualmente

12

13 **ABSTRACT. Arbuscular mycorrhizal fungi from the Gurupí biological reserve, eastern**
14 **Brazilian Amazon. Introduction:** The Brazilian Amazon biome is being deforested in a way
15 never seen before and the imminent destruction of the region may cause the loss of many
16 species. The plant communities, in what still remains of the forest in the Brazilian eastern
17 Amazonian periphery, present a symbiotic association with arbuscular mycorrhizal fungi
18 (AMF) communities, little-studied, which are affected by the existing forest degradation, but
19 which play an important role in the nutrient cycle and could assist in future recovery
20 processes in degraded areas. **Objective:** To determine the richness and composition of AMF
21 communities using morphological studies and evaluate the effect of different types of land use
22 in conserved and degraded regions on the morphospecies present in the Gurupí biological
23 reserve (GBR) in the eastern Brazilian Amazon. **Methods:** Considering two regions of the
24 GBR: conserved and degraded, and different land use: old conserved forest or conserved
25 forest fragment, forest with selective extraction of wood, secondary forest and pastures, the
26 samples were carried out in three stages, the conserved region of the GBR was sampled in
27 March 2015 and April 2016 and the degraded region in April 2017, totaling 48 soil samples.
28 The frequency of occurrence and relative abundance of spores, the richness and composition
29 of AMF morphospecies and the importance value index were calculated. **Results:** 48 AMF
30 morphospecies were identified, the Acaulospora and Glomus genera being the most frequent
31 and abundant. The highest species richness was obtained in the areas of the conserved region,
32 with a total of 42, while only 30 morphospecies were identified in the degraded region. In
33 both cases, the richness was higher in the pastures and secondary forests and, according to the
34 importance value index, 13 species were classified as indicators, eight in the conserved region
35 and five in the degraded region. **Conclusions:** In the GBR, the conservation or degradation
36 condition of the region and changes in land use act at different scales, creating conditions that
37 regulate the AMF community and define the dominance of species in this region of the
38 Brazilian Amazon. This study is a valuable contribution of information on AMF communities
39 that may be used in the future to establish conservation and recovery strategies for these
40 regions, taking into account the importance of their relationship with the establishment of the
41 plant component.

42

43 **Keywords:** Acaulospora, Glomeraceae, spore quantification, amazon, arbuscular mycorrhiza.

44

45 **Número total de palabras:**

46 La selva amazónica oriental brasileña yace sobre suelos de baja fertilidad natural
47 (Moreira & Fageria, 2009). Su estructura es el resultado de la articulación perfecta de
48 procesos donde se han ciclado todos los nutrientes acumulados durante años de desarrollo
49 (Vitousek & Sanford, 1986). Una compleja red de simbiosis facilita el ciclo de nutrientes,
50 siendo las asociaciones entre plantas y hongos micorrízicos arbusculares (HMA) el mejor
51 mecanismo evolutivo que refleja la optimización de beneficios en condiciones naturales
52 (Johnson et al., 1997). Los principales beneficios de estas relaciones simbióticas incluyen una
53 mejor absorción de nutrientes de baja movilidad (Xie et al., 2014), como es el caso del
54 fósforo, y un aumento de la absorción radicular de agua (Smith & Read, 2008).

55 En la fase clímax de los bosques existe un equilibrio entre la comunidad de HMA y las
56 comunidades de plantas, condición que cambia drásticamente después de eventos naturales o
57 antrópicos (Oehl et al., 2010; Vasconcellos et al., 2016). Estos cambios provocan la
58 disminución del estrés ambiental y generalmente van acompañados de un aumento de la
59 degradación del ambiente, donde se observa a corto plazo una disminución de la humedad del
60 suelo, aumento de nutrientes en la primera capa del suelo (cuando hay quemadas) y ausencia de
61 algunas plantas hospederas representativas de los bosques antiguos (Gomes & Trufem, 1999;
62 Breuninger et al., 2000; Stürmer & Siqueira, 2011; Bonfim et al., 2013; Vieira et al., 2018;
63 Reyes et al., 2019).

64 La respuesta inmediata de los HMA es un cambio en su actividad (Oehl et al., 2010;
65 Vasconcellos et al., 2016), los relacionados a ambientes estables con alto estrés (v. g. baja
66 disponibilidad de carbono) tienen dificultad para regenerar las hifas dañadas por la baja
67 eficiencia en la producción de biomasa, comprometiendo también la producción de esporas, y
68 por lo tanto, disminuyen su densidad (Chagnon et al., 2013). Por otra parte, los HMA
69 considerados estrategias “r” o ruderales se ven favorecidos en estas condiciones porque tienen
70 mejor eficiencia en el uso de carbono para la producción de biomasa y por consiguiente
71 expresan un aumento significativo en la esporulación (Chagnon et al., 2013).

72 Como la mayoría de las especies de HMA son de vida ruderal, eventos de perturbación
73 y cambios en el uso de los suelos, aumentan su esporulación y diversidad (Stürmer &
74 Siqueira, 2011; Leal et al., 2013), pudiendo este índice ser un indicador del estado de
75 degradación del ambiente. Sin embargo, existe un umbral de daño, que aún se desconoce, en
76 el cual la eliminación de las esporas restantes, o especies hospederas, podría afectar ese
77 aumento de la diversidad típico de áreas degradadas, como ha sido reportado previamente en
78 suelos afectados por las actividades mineras (Marinho et al., 2019).

79 La deforestación en la Amazonía oriental brasileña es cada vez mayor, restando
80 actualmente pocos fragmentos boscosos conservados dentro de una gran matriz de bosques
81 secundarios de diferentes edades (Silva Junior et al., 2020) y áreas agrícolas consolidadas. La
82 reserva biológica del Gurupí (RBG), localizada al oeste del estado de Maranhão es
83 considerada actualmente la única en su tipo dentro del área de endemismo de Belém (J. M. C.
84 da Silva et al., 2005), con restos de bosques conservados de importantes referencias para
85 futuros procesos de restauración de esas áreas.

86 Estudios previos en la RBG y áreas adyacentes muestran una importante diversidad de
87 taxones de macrofauna del suelo (Rousseau et al., 2014) incluyendo reportes de especies
88 nuevas de lombrices de tierra (Hernández-García, Bartz, et al., 2018; Hernández-García,
89 Burgos-Guerrero, Rousseau, et al., 2018; Hernández-García, Burgos-Guerrero, Silva Dos
90 Santos, et al., 2018; Sousa et al., 2020). Por lo tanto, urge inventariar la mayor cantidad de
91 taxones edáficos posibles, principalmente los HMA que están estrechamente relacionados a la

92 estructura comunitaria de plantas en los bosques (Lovelock et al., 2003). Maranhão cuenta
 93 con apenas dos estudios relacionados a la comunidad de HMA (Reyes et al., 2019; Nobre et
 94 al., 2021) y enfocados únicamente en bosques secundarios degradados o áreas agrícolas. No
 95 hay evidencia de estudios que hayan realizado inventarios sobre HMA en bosques antiguos
 96 conservados como los que se encuentran en la RBG.

97 Este estudio tuvo como objetivo realizar el primer inventario de riqueza y composición
 98 de comunidades de HMA en diferentes usos del suelo dentro de regiones conservadas y
 99 degradadas en la reserva biológica del Gurupí en la periferia de la Amazonía oriental
 100 brasileña. Para tal objetivo se plantearon las siguientes hipótesis: a) el tipo de uso de suelo
 101 provoca cambios en la composición de la comunidad de HMA aumentando la riqueza en áreas
 102 con mayor degradación forestal, b) hay mayor riqueza de HMA cuando los cambios de uso de
 103 suelo ocurren en las regiones conservadas.

104 Este estudio contribuirá a la generación de información útil para futuras estrategias de
 105 restauración y conservación de restos de bosques amazónicos y a la mitigación de los efectos
 106 negativos de las actividades de degradación forestal en estas áreas.

107

108

MATERIALES Y MÉTODOS

109 **Área de estudio:** El estudio se realizó en la Reserva Biológica del Gurupí (RBG), única en su
 110 tipo dentro de una gran área de bosque amazónico categorizada como endémica (área de
 111 endemismo de Belém, AEB) en el límite oriental del bioma Amazónico entre los estados Pará
 112 e Maranhão, Brasil. La historia de uso, intensidad de exploración y cantidad de restos de
 113 bosques conservados permiten categorizar dos grandes regiones: “Conservada (RC)”,
 114 localizada en la parte norte de la RBG (3°46’21.2” S; 46°46’49.1” W) en el municipio Centro
 115 Novo do Maranhão, y, “Degradada (RD)”, localizada en la intersección de los municipios
 116 Centro Novo do Maranhão (4°1’28.4” S; 46°52’47.7” W), Itinga do Maranhão (4°2’25.9” S;
 117 46°55’34.8” W) y Bom Jardim (4°5’23.1” S; 46°53’32.3” W), al sur de la RBG (Fig. 1). La
 118 región conservada fue muestreada en marzo de 2015 y abril de 2016, mientras que la
 119 degradada fue muestreada en abril de 2017. El clima regional varía entre tropical de sabana
 120 (Aw) y tropical lluvioso (Am), según la clasificación de Köppen (Alvares et al., 2013). La
 121 temperatura promedio anual varía entre 25.4-25.9 °C y la precipitación total anual entre 1
 122 555-1 725 mm (Fick & Hijmans, 2017). La región está localizada en la formación Itapecurú,
 123 con predominancia de suelos del tipo oxisol (Santos et al., 2011). La vegetación nativa es
 124 categorizada como bosque ombrófilo denso (Lima et al., 2014) con predominancia de las
 125 familias Rutaceae, Leguminoseae y Euphorbiaceae (Muniz, 2008).

126 **Diseño experimental y método de muestreo:** Fueron definidos cinco tipos de usos de
 127 suelos: bosque antiguo conservado continuo (BA) dentro de la región conservada, fragmento
 128 boscoso (FB), representando restos de áreas conservadas o semiconservadas dentro de la
 129 región degradada, bosque con historia de extracción selectiva de madera (BES) con último
 130 evento registrado hace 20 años, bosque secundario con aproximadamente 15 años de edad
 131 (BS) y pastos (P). Cada tipo de uso de suelo fue muestreado en sextuplicado dentro de cada
 132 región (RC, RD) totalizando 48 muestras independientes con separación mínima de 200 m de
 133 distancia (Tabla 1).

134 **Recolecta de suelo:** En cada sitio de muestreo fue delimitado un triángulo equilátero de 20 m
 135 y fueron extraídas tres muestras de suelo (en duplicado) en los vértices del triángulo con

136 cilindros metálicos de 6 cm de diámetro x 10 cm de largo, en las profundidades 0-10 y 10-20
137 cm. El suelo fue guardado en sacos plásticos y conservado manteniendo su estructura íntegra.

138 **Extracción y cuantificación de esporas de HMA:** Las esporas fueron extraídas a partir de
139 muestras de 50 g de suelo con la metodología de tamizado húmedo (Gerdemann & Nicolson,
140 1963) y centrifugación en sacarosa (Jenkins, 1964). Las esporas viables (que presentaron
141 contenido y coloración homogénea) fueron contadas en placa canaleta mediante el uso de
142 estereomicroscopio y aquellas con morfologías y colores similares se separaron y fueron
143 montadas en láminas permanentes con alcohol polivinílico/ ácido láctico /glicerol (PVLG) y
144 PVLG + reactivo de Melzer (1:1).

145 **Identificación de HMA:** En las láminas permanentes, con ayuda de un microscopio óptico,
146 fue verificada la forma, tipo y número de paredes, presencia o ausencia de cicatrices e hifas de
147 sustentación, presencia y forma del bulbo suspensor, estructuras de germinación y reacción al
148 Melzer de las esporas. La identificación fue realizada según la clasificación propuesta por
149 Oehl et al. (2011), usando adicionalmente otros trabajos sobre nuevos taxones descritos
150 posteriormente. En adelante, en este texto, el término "especie" se utiliza para referirse a estas
151 entidades morfológicas o morfoespecies de HMA.

152 **Composición de los HMA:** La comunidad de HMA se analizó mediante la abundancia
153 relativa, la riqueza de especies (S, número total de diferentes taxones de HMA presentes en
154 las muestras) y las curvas de acumulación de especies (Colwell & Coddington, 1994) y
155 rarefacción por uso de suelo y región, que fueron obtenidas mediante el paquete Rich (Rossi,
156 2011) y BiodiversityR (Kindt, 2016) en el Software R 4.0.4 (R Core Team, 2018). La
157 frecuencia de aislamiento de especies fue calculada y clasificada, según las recomendaciones
158 de Zhang et al. (2004), en 'dominante' (d; frecuencia > 50%), 'más común' (mc; frecuencia
159 31-50%), 'común' (c; frecuencia 10-30%) y 'rara' (r; frecuencia < 10%). Para identificar
160 potenciales especies indicadoras fue estimado el "índice de valor indicador", sugerido por
161 Dufrêne and Legendre (1997), mediante el uso del paquete "labdsv" (Roberts, 2019). Una
162 especie puede ser considerada indicadora para determinada categoría o condición cuando el
163 índice estimado es > 40% y $p < 0.05$ (Kubosova et al., 2010).

164

165 RESULTADOS

166 En total fueron recolectadas e identificadas 48 especies de HMA pertenecientes a
167 nueve familias, lo cual equivale a 64% del total de 14 familias conocidas a nivel mundial. Las
168 familias más dominantes fueron Glomeraceae (18 especies) y Acaulosporaceae (12 especies)
169 representando 9.5% y 21% del total de las especies pertenecientes a esas familias,
170 respectivamente (Tabla 2). Solo fue encontrada una especie representante de las familias
171 Ambisporaceae, Entrophosporaceae, Gigasporaceae e Intraornatosporaceae.

172 Cuatro especies fueron las más representativas (dominantes o muy comunes) en los
173 diferentes tipos de uso de suelo considerados: *Glomus glomerulatum* (37-47%), *Glomus*
174 *macrocarpum* (18-40%), *Glomus trufemii* (5-15%) y *Acaulospora morrowiae* (1-5%). Otras
175 especies como *Acaulospora reducta* y *Acaulospora scrobiculata* fueron más abundantes en
176 BS y P. Este mismo grupo de especies representaron la mayor abundancia relativa en las
177 diferentes regiones (RC y RD).

178 La condición de RC o RD afectó el grado de dominancia en algunas especies como
 179 *Glomus* sp1, *Glomus* sp3, *Glomus* sp4, *Glomus* sp8, *Glomus* sp9 y *Scutellospora calospora*,
 180 con presencia exclusiva de las pertenecientes a *Glomus* en la RC.

181 En total fueron identificadas 13 especies indicadoras, 8 de ellas asociadas a la RC y 5
 182 la RD (Tabla 3). *Acaulospora excavata*, *Acaulospora reducta*, *Acaulospora scrobiculata* e
 183 *Cetranspora pellucida* fueron especies indicadoras en los P dentro de la RD, mientras que
 184 *Gigaspora margarita*, *Funneliformis geosporum*, *Glomus glomerulatum*, *Glomus*
 185 *macrocarpum*, *Glomus trufemii*, *Glomus* sp3, *Glomus* sp6 fueron especies indicadoras en los
 186 P dentro de la RC. Ya *Funneliformis halonatum* fue considerada como una especie indicadora
 187 en los FB en la RD, mientras que *Acaulospora herrerae* lo fue en el BS de la RC.

188 La curva de acumulación de especies y rarefacción por tipo de uso de suelo mostró
 189 que no hubo saturación. Incluso considerando 25 parcelas en cada región, no se observó
 190 tendencia de estabilidad o asíntota característica de saturación (Fig. 2A). Los tipos de uso de
 191 suelo más degradados (BS y P) presentaron una mayor riqueza acumulada que los más
 192 conservados. Por otra parte, en la RC hubo mayor acumulación de especies que en la RD (Fig.
 193 2C) y las proyecciones (Jack2) mostraron una estimación de 60 especies máximo para RC y
 194 40 especies para RD (Fig. 2B, D).

195 DISCUSIÓN

196 Este estudio es el primero en presentar datos completos sobre el efecto que puede tener
 197 el cambio en el uso del suelo sobre la composición de la comunidad de HMA en regiones
 198 conservadas de la Amazonía oriental brasileña. Con excepción de *Intraornatospora*
 199 *intraornata* todas las especies encontradas ya han sido reportadas para diferentes condiciones
 200 de uso de suelo por diferentes autores para el bioma amazónico brasileño (Tabla 4).

201 *Funneliformis*, *Rhizoglosum* y *Acaulospora* fueron los géneros dominantes, como ya
 202 han sido reportados en diferentes usos de suelo dentro de los Biomas Amazonas (Caproni,
 203 Franco, Berbara, Trufem, et al., 2003; Leal et al., 2009; Stürmer & Siqueira, 2011; Reyes et
 204 al., 2019), Cerrado (Pontes et al., 2017), Caatinga (de Assis et al., 2018; Marinho et al., 2019)
 205 y Mata atlántica (Bonfim et al., 2013, 2016; Pereira, Silva, Ferreira, Goto, & Maia, 2014; D.
 206 K. A. da Silva et al., 2015) en Brasil.

207 Para el Bioma Amazónico brasileño ya han sido reportadas 103 especies (Tabla 4), de
 208 las cuales 46% coinciden con las reportadas en este nuevo estudio para la RBG, siendo el
 209 segundo más alto ya reportado para el Bioma y que incluso puede ser mayor en la época seca,
 210 que no fue posible muestrear en este inventario, y lo que ciertamente constituye una
 211 subestimación de la riqueza real.

212 Para la región amazónica del estado de Maranhão han sido recomendadas solo seis
 213 especies como indicadoras asociadas a florestas secundarias con diferentes edades (Reyes et
 214 al., 2019). No obstante, los resultados para la RBG sugieren trece especies indicadoras, de las
 215 cuales tres especies y dos morfoespecies pertenecientes al género *Glomus* son indicadoras de
 216 los pastizales dentro de la región conservada, mientras que tres *Acaulospora* son indicadoras
 217 de los pastizales dentro de la región degradada. *Funneliformis halonatus* que no había tenido
 218 importancia para los bosques secundarios de Alcántara, evaluados por Reyes et al. (2019),
 219 aparece en la RBG como representante de los bosques secundarios y *Acaulospora herrerae* es
 220 reportada por primera vez como especie indicadora de bosques conservados en la Amazonía
 221 oriental.

222 Ha sido demostrado que la dominancia de los géneros cambia poco con la estación, a
223 pesar de que la composición de especies es afectada significativamente (Vasconcellos et al.,
224 2016). No obstante, Reyes et al. (2019) encontraron que en la estación lluviosa hay menos
225 especies indicadoras que en la estación seca, donde hay justamente un aumento importante de
226 la esporulación dentro de los bosques secundarios con 3-9 años de edad que puede incluso
227 cuadruplicar (v. g. *Glomus glomerulatum*) el valor obtenido en la estación lluviosa. Por lo
228 tanto, es de esperar que haya cambios notables en la esporulación de las especies dependiendo
229 del bioma, por lo que no recomendamos realizar comparaciones con áreas muy diferentes a
230 las estudiadas. Por ejemplo, *Gigaspora margarita* ha sido asociada a condiciones de
231 estabilidad en la Caatinga (de Assis et al., 2018) y al cultivo convencional de soja en el
232 Cerrado (Pontes et al., 2017), pero en este estudio (v. g. Bioma Amazónico) está relacionado a
233 los pastizales.

234 De todos los efectos que influyen mayoritariamente la comunidad de HMA los
235 cambios en el uso del suelo son los mayores responsables de influenciar los índices de
236 diversidad (Pereira, Silva, Ferreira, Goto, & Maia, 2014; D. K. A. da Silva et al., 2015) y
237 riqueza (Leal et al., 2009), con un aumento significativo de estos índices justo después de
238 eventos de corte y quema, sugiriendo entonces que hay una relación positiva entre
239 esporulación, riqueza y degradación ambiental. Esto fue evidenciado en los cambios de uso de
240 suelo en la región conservada, pero con menor efecto en la región degradada.

241 Eventualmente, también las quemaduras recurrentes pueden causar pérdida de la
242 diversidad de HMA (Longo et al., 2014) por afectar directamente las plantas hospederas (He
243 et al., 2019). Por ejemplo, *Funneliformis geosporum*, *Glomus macrocarpum*,
244 *Claroideoglomus ettunicatum*, *Acaulospora foveata* e *Acaulospora mellea* se asocian
245 preferiblemente con gramíneas (Souchie et al., 2006; Vasconcellos et al., 2016) o especies de
246 crecimiento rápido (Lovelock et al., 2003). Es necesario, por lo tanto, incluir para estudios
247 futuros en la RBG muestreos durante la estación seca que permitan una mejor estimación de
248 los valores de riqueza de especies para los diferentes tipos de uso de suelo.

249 Los resultados, al igual que en otras investigaciones realizadas en los biomas Mata
250 Atlántica (Pereira, Silva, Ferreira, Goto, & Costa, 2014), Caatinga (de Assis et al. 2018) y
251 Amazonas (Stürmer & Siqueira, 2011) muestran que no fue posible coleccionar todas las especies
252 presentes en los diferentes usos de suelo. Se estima que el valor real para la estación lluviosa
253 sea de 30% por encima del observado (Stürmer & Siqueira, 2011; Pereira, Silva, Ferreira,
254 Goto, & Maia, 2014) y tal vez sea mayor en la estación seca. Según lo estimado para los
255 diferentes tipos de regiones (RC y RD) la degradación del área causó probablemente una
256 pérdida de 33% de la riqueza, confirmando lo expuesto por Marinho et al., 2019 donde
257 enfatiza que la intensidad de antropización encima de los límites soportados por las plantas
258 hospederas puede disminuir la riqueza de los HMA.

259 En conclusión, la transformación de áreas boscosas para pastos, aumenta la riqueza y
260 abundancia de esporas de las especies, sin embargo, esos valores disminuyen en las regiones
261 degradadas respecto a las regiones conservadas. Este estudio arroja informaciones importantes
262 a ser consideradas en el futuro para la adecuada implantación de estrategias de restauración de
263 áreas en la amazonia oriental brasileña.

264

AGRADECIMIENTOS

265 A la Coordinación de Perfeccionamiento de Personal de Nivel Superior (CAPES) por
 266 la beca concedida. A la Fundación de Amparo a la Investigación y Desarrollo Científico y
 267 Tecnológico del Maranhão (FAPEMA) por el financiamiento del proyecto de investigación.
 268

269

RESUMEN

270 **Introducción:** El bioma amazónico brasileño está siendo deforestado de una forma
 271 nunca antes vista y la inminente destrucción de la región puede provocar pérdida de muchas
 272 especies de seres vivos. Las comunidades de plantas, en lo que aún resta de selva en la
 273 periferia amazónica oriental brasileña, presentan una asociación simbiótica con comunidades
 274 de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) poco estudiadas, que son afectadas por la
 275 degradación forestal existente, pero que tienen un papel importante en el ciclo de nutrientes y
 276 podrían auxiliar en futuros procesos de recuperación de áreas degradadas. **Objetivo:**
 277 Determinar la riqueza y composición de las comunidades de HMA usando estudios
 278 morfológicos y evaluar el efecto de diferentes tipos de uso de suelo en regiones conservadas y
 279 degradadas sobre las morfoespecies presentes en la reserva biológica de Gurupí (RBG) en la
 280 amazonia oriental brasileña. **Métodos:** Considerando dos regiones de la RBG: conservada y
 281 degradada, y diferentes tipos de uso del suelo: bosque antiguo conservado o fragmento
 282 boscoso conservado, bosque con extracción selectiva de madera, bosque secundario y pastos,
 283 la recolección de muestras fue realizada en tres etapas, la región conservada de la RBG fue
 284 muestreada en marzo de 2015 y abril de 2016 y la región degradada en abril de 2017,
 285 totalizando 48 muestras de suelos. Se calculó la frecuencia de ocurrencia y abundancia
 286 relativa de esporas, la riqueza y composición de morfoespecies de HMA y el índice de valor
 287 indicador. **Resultados:** Se identificaron 48 morfoespecies de HMA, siendo más frecuentes y
 288 abundantes los géneros *Acaulospora* y *Glomus*. La mayor riqueza de especies se obtuvo en las
 289 áreas de la región conservada siendo 42 en total mientras que en las áreas de la región
 290 degradada se identificaron apenas 30 morfoespecies. Em ambos casos la riqueza fue mayor en
 291 los pastos y bosques secundarios y de acuerdo al índice de valor de indicador se catalogaron
 292 13 especies como indicadores, ocho en la región conservada y cinco en la región degradada.
 293 **Conclusiones:** En la RBG la condición de conservación o degradación de la región y los
 294 cambios en el uso del suelo, actúan en diferentes escalas, creando condiciones que regulan la
 295 comunidad de los HMA y definen la dominancia de especies en esta región del Amazonas
 296 brasileño. Este estudio es un aporte valioso de información sobre las comunidades de HMA
 297 que podrá ser utilizado en el futuro para establecer estrategias de conservación y recuperación
 298 de estas regiones, teniendo en cuenta la importancia de su relación con el establecimiento del
 299 componente vegetal.

300 **Palabras claves:** *Acaulospora*, *Glomus*, cuantificación de esporas, amazonas,
 301 micorriza arbuscular.

302

REFERENCIAS

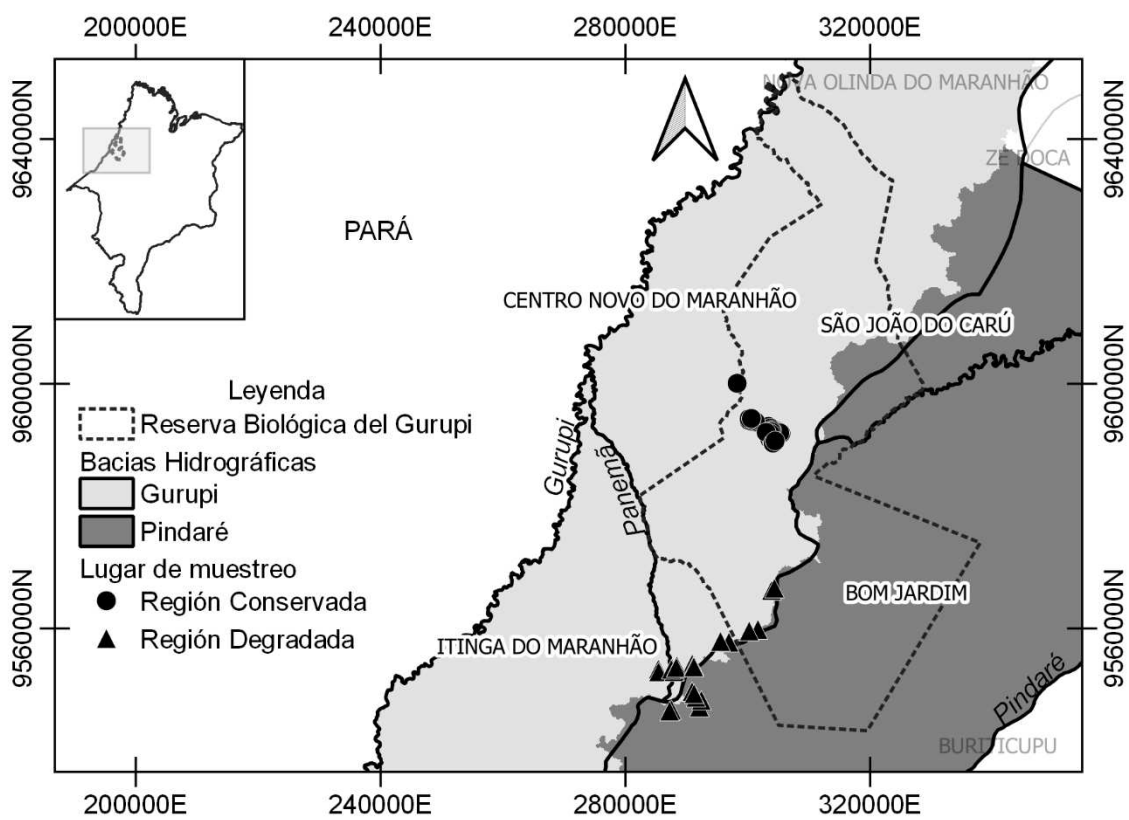
- 303 Alvares, C. A., Stape, J. L., Sentelhas, P. C., Gonçalves, J. L. M., & Sparovek, G. (2013).
 304 Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22(6), 711–
 305 728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
 306 Bonfim, J. A., Vasconcellos, R. L. F., Gumiere, T., Mescolotti, D. de L. C., Oehl, F., &
 307 Cardoso, E. J. B. N. (2016). Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a Brazilian
 308 Atlantic Forest toposequence. *Microbial Ecology*, 71, 164–177.

- 309 <https://doi.org/10.1007/s00248-015-0661-0>
- 310 Bonfim, J. A., Vasconcellos, R. L. F., Stürmer, S. L., & Cardoso, E. J. B. N. (2013).
 311 Arbuscular mycorrhizal fungi in the Brazilian Atlantic forest: A gradient of
 312 environmental restoration. *Applied Soil Ecology*, 71, 7–14.
 313 <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.04.005>
- 314 Breuninger, M., Einig, W., Magel, E., Cardoso, E., & Hampp, R. (2000). Mycorrhiza of
 315 Brazil Pine (*Araucaria angustifolia* [Bert. O. Ktze.]). *Plant Biology*, 2, 4–10.
- 316 Caproni, A. L., Franco, A. A., Berbara, R. L. L., Granha, J. R. D. de O., & Marinho, N. F.
 317 (2005). Fungos micorrízicos arbusculares em estéril revegetado com *Acacia mangium*,
 318 após mineração de bauxita. *Revista Árvore*, 29(3), 373–381.
 319 <https://doi.org/10.1590/s0100-67622005000300004>
- 320 Caproni, A. L., Franco, A. A., Berbara, R. L. L., Granha, J. R. D. de O., Ribeiro, E. M. da S.,
 321 & Saggin Júnior, O. J. (2003). Capacidade infectiva de fungos micorrízicos arbusculares
 322 em áreas reflorestadas após mineração de bauxita no Pará. *Pesquisa Agropecuária*
 323 *Brasileira*, 38(8), 937–945. <https://doi.org/10.1590/s0100-204x2003000800006>
- 324 Caproni, A. L., Franco, A. A., Berbara, R. L. L., Trufem, S. B., Granha, J. R. D. de O., &
 325 Monteiro, A. B. (2003). Ocorrência de fungos micorrízicos arbusculares em áreas
 326 revegetadas após mineração de bauxita em Porto Trombetas, Pará. *Pesquisa*
 327 *Agropecuária Brasileira*, 38(12), 1409–1418. <https://doi.org/10.1590/s0100-204x2003001200007>
- 329 Chagnon, P. L., Bradley, R. L., Maherali, H., & Klironomos, J. N. (2013). A trait-based
 330 framework to understand life history of mycorrhizal fungi. *Trends in Plant Science*,
 331 18(9), 484–491. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.05.001>
- 332 Colwell, R., & Coddington, J. (1994). Estimating terrestrial biodiversity through
 333 extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 345, 101–118.
- 334 da Silva, D. K. A., Coutinho, F. P., Escobar, I. E. C., de Souza, R. G., Oehl, F., Silva, G. A.,
 335 Cavalcante, U. M. T., & Maia, L. C. (2015). The community of arbuscular mycorrhizal
 336 fungi in natural and revegetated coastal areas (Atlantic Forest) in northeastern Brazil.
 337 *Biodiversity and Conservation*, 24(9), 2213–2226. <https://doi.org/10.1007/s10531-015-0968-7>
- 339 de Assis, D. M. A., de Melo, M. A. C., da Silva, D. K. A., Oehl, F., & da Silva, G. A. (2018).
 340 Assemblages of arbuscular mycorrhizal fungi in tropical humid and dry forests in the
 341 Northeast of Brazil. *Botany*, 96(12), 859–871.
- 342 Dufrière, M., & Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: The need for
 343 flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67(3), 345–366.
- 344 Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate
 345 surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*.
 346 <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- 347 Freitas, R. de O., Buscardo, E., Nagy, L., Santos Maciel, A. B. dos, Carrenho, R., & Luizão,
 348 R. C. C. (2014). Arbuscular mycorrhizal fungal communities along a pedo-hydrological
 349 gradient in a Central Amazonian terra firme forest. *Mycorrhiza*, 24(1), 21–32.
 350 <https://doi.org/10.1007/s00572-013-0507-x>
- 351 Gerdemann, J. W., & Nicolson, T. H. (1963). Spores of mycorrhizal *Endogone* species
 352 extracted from soil by wet sieving and decanting. *Transactions of the British*
 353 *Mycological Society*, 46(2), 235–244. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(63\)80079-0](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(63)80079-0)
- 354 Gomes, S. de P., & Trufem, S. F. B. (1999). Fungos micorrízicos arbusculares (glomales,
 355 zygomycota) na ilha dos eucaliptos, represa do Guarapiranga, São Paulo, SP. *Acta*
 356 *Botânica Brasileira*, 12(3), 393–401.
- 357 He, F., Chen, H., & Tang, M. (2019). Arbuscular mycorrhizal fungal communities are
 358 influenced by host tree species on the Loess Plateau, Northwest China. *Forests*, 10(10),

- 359 1–16. <https://doi.org/10.3390/f10100930>
- 360 Hernández-García, L. M., Bartz, M. L., Burgos-Guerrero, J. E., Sousa, S. C., Rousseau, G. X.,
 361 & James, S. W. (2018). Additions to *Andiorrhinus* (*Turedrilus*) (Rhinodrilidae,
 362 Clitellata) from Eastern Amazonia. *Zootaxa*, 4496(1), 481–491.
 363 <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4496.1.37>
- 364 Hernández-García, L. M., Burgos-Guerrero, J. E., Rousseau, G. X., & James, S. W. (2018).
 365 *Brasilisia* n. gen. and *Arraia* n. gen., two new genera of Ocnodrilidae (Annelida,
 366 Clitellata, Oligochaeta) from Eastern Amazonia, Brazil. *Zootaxa*, 4496(1), 472–480.
 367 <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4496.1.36>
- 368 Hernández-García, L. M., Burgos-Guerrero, J. E., Silva Dos Santos, B. T., Rousseau, G. X.,
 369 & James, S. W. (2018). Three new species of *Holoscolex* (Clitellata, Glossoscolecidae)
 370 from the Gurupi Biological Reserve, last forest remnant of the Belém Endemism Area,
 371 Eastern Amazon. *Zootaxa*, 4496(1), 459–471.
 372 <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4496.1.35>
- 373 Jenkins, R. (1964). A rapid centrifugal-flotation technique for separating nematodes from soil.
 374 *Plant Disease Report*, 48, 692.
- 375 Johnson, N. C., Graham, J. H., & Smith, F. A. (1997). Functioning of mycorrhizal
 376 associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytologist*, 135(4), 575–
 377 586. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00729.x>
- 378 Kindt, R. (2016). *BiodiversityR: Package for community ecology and suitability analysis* (2.7-
 379 1).
- 380 Kubosova, K., Brabec, K., Jarkovsky, J., & Syrovatka, V. (2010). Selection of indicative taxa
 381 for river habitats: A case study on benthic macroinvertebrates using indicator species
 382 analysis and the random forest methods. *Hydrobiologia*, 651(1), 101–114.
 383 <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0280-1>
- 384 Leal, P. L., Siqueira, J. O., & Stürmer, S. L. (2013). Switch of tropical Amazon forest to
 385 pasture affects taxonomic composition but not species abundance and diversity of
 386 arbuscular mycorrhizal fungal community. *Applied Soil Ecology*, 71, 72–80.
 387 <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.05.010>
- 388 Leal, P. L., Stürmer, S. L., & Siqueira, J. O. (2009). Occurrence and diversity of arbuscular
 389 mycorrhizal fungi in trap cultures from soils under different land use systems in the
 390 Amazon, Brazil. *Brazilian Journal of Microbiology*, 40, 111–121.
- 391 Lima, D. M., Martínez, C., & Raíces, D. S. L. (2014). An avifaunal inventory and
 392 conservation prospects for the Gurupi biological reserve, Maranhão, Brazil. *Revista*
 393 *Brasileira de Ornitologia*, 22(4), 317–340.
- 394 Longo, S., Nouhra, E., Goto, B. T., Berbara, R. L. L., & Urcelay, C. (2014). Effects of fire on
 395 arbuscular mycorrhizal fungi in the Mountain Chaco Forest. *Forest Ecology and*
 396 *Management*, 315, 86–94. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.12.027>
- 397 Lovelock, C. E., Andersen, K., & Morton, J. B. (2003). Arbuscular mycorrhizal communities
 398 in tropical forests are affected by host tree species and environment. *Oecologia*, 135(2),
 399 268–279. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1166-3>
- 400 Marinho, F., Oehl, F., da Silva, I. R., Coyne, D., Veras, J. S. da N., & Maia, L. C. (2019).
 401 High diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in natural and anthropized sites of a
 402 Brazilian tropical dry forest (Caatinga). *Fungal Ecology*, 40, 82–91.
 403 <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2018.11.014>
- 404 Moreira, A., & Fageria, N. K. (2009). Soil chemical attributes of Amazonas State, Brazil.
 405 *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 40(17–18), 2912–2925.
 406 <https://doi.org/10.1080/00103620903175371>
- 407 Muniz, F. H. (2008). Padrões de floração e frutificação de árvores da Amazônia Maranhense.
 408 *Acta Amazonica*, 38(4), 617–626. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672008000400004>

- 409 Nobre, C. P., Reyes, H. A., Ferreira, P. F. A., Silva, L. C., & Gehring, C. (2021). Fungos
 410 Micorrízicos Arbusculares no Maranhão. In R. M. R. Gualter & A. R. L. Miranda (Eds.),
 411 *A ciência do solo no progresso técnico-científico e sustentável no Maranhão: um*
 412 *panorama das pesquisas em seus agroecossistemas* (1st ed., pp. 84–101). Acadêmica
 413 Editorial.
- 414 Oehl, F., Laczko, E., Bogenrieder, A., Stahr, K., Bösch, R., van der Heijden, M., &
 415 Sieverding, E. (2010). Soil type and land use intensity determine the composition of
 416 arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Soil Biology and Biochemistry*, *42*, 724–
 417 738. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.01.006>
- 418 Pereira, C. M. R., Silva, D. K. A. da, Ferreira, A. C. de A., Goto, B. T., & Costa, L. M.
 419 (2014). Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in Atlantic forest areas under different
 420 land uses. *“Agriculture, Ecosystems and Environment,”* *185*, 245–252.
 421 <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.01.005>
- 422 Pereira, C. M. R., Silva, D. K. A. da, Ferreira, A. C. de A., Goto, B. T., & Maia, L. C. (2014).
 423 Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in Atlantic forest areas under different land
 424 uses. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *185*, 245–252.
 425 <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.01.005>
- 426 Pontes, J. S., Oehl, F., Pereira, C. D., Machado, C. T. T., Coyne, D., da Silva, D. K. A., Maia,
 427 L. C., de Pontes, J. S., Oehl, F., Pereira, C. D., de Toledo Machado, C. T., Coyne, D., da
 428 Silva, D. K. A., & Maia, L. C. (2017). Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the
 429 Brazilian’s Cerrado and in soybean under conservation and conventional tillage. *Applied*
 430 *Soil Ecology*, *117–118*, 178–189. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.04.023>
- 431 R Core Team. (2018). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R
 432 *Foundation for Statistical Computing*. <https://doi.org/3-900051-14-3>
- 433 Reyes, H. A., Ferreira, P. F. A., Silva, L. C., da Costa, M. G., Nobre, C. P., & Gehring, C.
 434 (2019). Arbuscular mycorrhizal fungi along secondary forest succession at the eastern
 435 periphery of Amazonia: Seasonal variability and impacts of soil fertility. *Applied Soil*
 436 *Ecology*, *136*, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.12.013>
- 437 Roberts, D. W. (2019). *Package “labdsv”: ordination and multivariate analysis for ecology*
 438 (Issue R package version 2.0-1). <http://ecology.msu.montana.edu/labdsv/R>
- 439 Rossi, J. P. (2011). Rich: An R package to analyse species richness. *Diversity*, *3*(1), 112–120.
 440 <https://doi.org/10.3390/d3010112>
- 441 Rousseau, G. X., Silva, P. R. dos S., Celentano, D., & Carvalho, C. J. (2014). Soil macrofauna
 442 in a Chronosequence of fallows, old-growth forests and pastures in the Belem Endemism
 443 Center, Eastern Amazon. *Acta Amazonica*, *44*(4), 499–511. <https://doi.org/10.1590/1809-4392201303245>
- 444 Santos, H. G., Carvalho-Júnior, W., Dart, R. de O., Áglio, M. L. D., Sousa, J. S. de, Pares, J.
 445 G., Fontana, A., Martins, A. L. S., & de Oliveira, A. P. (2011). *O novo mapa de solos do*
 446 *Brasil: legenda atualizada*. Embrapa Solos.
- 447 Silva, J. M. C. da, Rylands, A. B., & Fonseca, G. A. B. (2005). O destino das áreas de
 448 endemismo da Amazônia. *Megadiversidade*, *1*(1), 124–131.
- 449 Silva Junior, C. H. L., Celentano, D., Rousseau, G. X., de Moura, E. G., Varga, I. van D.,
 450 Martinez, C., & Martins, M. B. (2020). Amazon forest on the edge of collapse in the
 451 Maranhão State, Brazil. *Land Use Policy*, *97*(January), 104806.
 452 <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2020.104806>
- 453 Smith, S. E., & Read, D. (2008). The symbionts forming arbuscular mycorrhizas. In S. E.
 454 Smith & D. Read (Eds.), *Mycorrhizal Symbiosis* (3rd ed., pp. 13–41). Academic Press.
 455 <https://doi.org/10.1016/B978-012370526-6.50003-9>
- 456 Souchie, E. L., Saggin-Júnior, O. J., Silva, E. M. R., Campello, E. F. C., Azcón, R., & Barea,
 457 J. M. (2006). Communities of P-solubilizing bacteria, fungi and arbuscular mycorrhizal
 458

- 459 fungi in grass pasture and secondary forest of Paraty, RJ – Brazil. *Anais Da Academia*
460 *Brasileira de Ciências*, 78(1), 183–193.
- 461 Sousa, S. C., Hernandez-Garcia, L. M., & Rousseau, G. X. (2020). A new species of
462 *Pontoscolex* earthworm (Rhinodrilidae, Clitellata) from the Gurupi Biological Reserve,
463 along with records of earthworm species from the Amazon region of Maranhão, Brazil.
464 *Zootaxa*, 4801(1), 105–114. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4801.1.4>
- 465 Stürmer, S. L., & Siqueira, J. O. (2011). Species richness and spore abundance of arbuscular
466 mycorrhizal fungi across distinct land uses in Western Brazilian Amazon. *Mycorrhiza*,
467 21(4), 255–267. <https://doi.org/10.1007/s00572-010-0330-6>
- 468 Vasconcellos, R. L. F., Bonfim, J. A., Baretta, D., & Cardoso, E. J. B. N. (2016). Arbuscular
469 mycorrhizal fungi and Glomalin- Related Soil Protein as potential indicators of soil
470 quality in a recuperation gradient of the Atlantic Forest in Brazil. *Land Degradation &*
471 *Development*, 27, 325–334.
- 472 Vieira, C. K., Marascalchi, M. N., Rodrigues, A. V., de Armas, R. D., & Stürmer, S. L.
473 (2018). Morphological and molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in
474 revegetated iron-mining site has the same magnitude of adjacent pristine ecosystems.
475 *Journal of Environmental Sciences (China)*, 67, 330–343.
476 <https://doi.org/10.1016/j.jes.2017.08.019>
- 477 Vitousek, P. M., & Sanford, R. L. (1986). Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual*
478 *Review of Ecology and Systematics*, 17, 137–167.
479 <https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.001033>
- 480 Xie, X., Weng, B., Cai, B., Dong, Y., & Yan, C. (2014). Effects of arbuscular mycorrhizal
481 inoculation and phosphorus supply on the growth and nutrient uptake of *Kandelia*
482 *obovata* (Sheue , Liu & Yong) seedlings in autoclaved soil. *Applied Soil Ecology*, 75,
483 162–171. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.11.009>
- 484 Zhang, Y., Guo, L.-D., & Liu, R.-J. (2004). Survey of arbuscular mycorrhizal fungi in
485 deforested and natural forestland in the subtropical region of Dujiangyan, southwest
486 China. *Plant and Soil*, 261, 257–263.
- 487
488
489



490
491

Fig. 1. Área de estudio mostrando los sitios de recolección de las muestras.
Fig. 1. Study area with sampling sites.

492
493
494
495
496
497
498
499
500
501
502
503
504
505
506
507
508
509
510
511
512
513
514
515
516
517

TABLA 1
Ubicación y descripción de sitios de muestreo.
TABLE 1
Location and description of sampling sites.

Código	Local	Tipo de Uso de Suelo	Muestras (numero)	Lat. S	Long. W	Altitud (msnm)
Centro Novo do Maranhão						
BA		Bosque Antigo Conservado	6	3°41'18.8"	46°45'32.4"	185
BES		Bosque Antigo Conservado (registro de extracción selectiva de madera)	6	3°41'13.3"	46°46'08.7"	167
BES	Reserva Biológica del Gurupí	Bosque Antigo (registro de extracción selectiva de madera) *	4	3°58'50.5"	46°47'10.0"	250
BS		Bosque Secundario con aproximadamente 15 años	6	3°42'4.06"	46°45'56.7"	130
P		Pasto	6	3°40'16.6"	46°47'39.3"	137
FB	Asentamiento Horizonte Azul	Fragmento Boscoso	4	4°02'16.3"	46°54'25.8"	220
BS	Finca Galetti	Bosque Secundario con aproximadamente 15 años	3	4°02'01.7"	46°52'52.9"	297
P	Asentamiento Horizonte Azul	Pasto	1	4°2'18.0"	46°54'45.5"	158
BES	Estación Biológica Instituto Chico Mendes	Bosque Antigo (registro de extracción selectiva de madera) *	2	3°59'53.7"	46°50'28.5"	285
Bom Jardim						
FB	Asentamiento Horizonte Azul	Fragmento Boscoso	2	4°5'57.6"	46°54'48.8"	229
BS		Bosque secundario con aproximadamente 20 año	3	4°04'49.9"	46°52'32.9"	145
P	Rio dos Bois	Pasto	2	4°5'43.0"	46°52'21.1"	160
Itínga do Maranhão						
P	Asentamiento Horizonte Azul	Pasto	3	4°2'28.5"	46°55'23.2"	210

* Quemado previo al muestreo

* Previous burning event

Scuteloporaceae																	
43	<i>Orbispora pernambucana</i> Oehl, G.A. Silva & D.K. Silva	mc	-	mc	mc	-	-	c	c	1.3	0.0	0.5	0.1	0.0	0.0	0.1	0.1
44	<i>Scutellospora calospora</i> (T.H. Nicolson & Gerdermann) C. Walker & F.E. Sanders	-	-	-	c	-	mc	mc	c	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.6	0.5	0.1
45	<i>Scutellospora</i> sp1 C. Walker & F.E. Sanders	-	-	c	c	-	-	-	-	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
46	<i>Scutellospora</i> sp2 C. Walker & F.E. Sanders	c	mc	c	-	-	-	-	c	0.2	0.5	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1
47	<i>Scutellospora</i> sp3 C. Walker & F.E. Sanders	-	-	c	-	-	-	-	-	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
48	<i>Scutellospora</i> sp4 C. Walker & F.E. Sanders	-	-	-	-	c	-	-	-	0.0	0.0	0.0	0.0	1.5	0.0	0.0	0.0

RC: región conservada. RD: región degradada. BA: bosque antiguo conservado, FB: fragmento boscoso, BES: bosque con registro de extracción selectiva de madera. BS: bosque secundario. P: pasto

RC: conserved region. RD: degraded region. BA: conserved old growth forest, FB: fragmented old growth forest, BES: logged forest. BS: secondary forest. P: pasture.

Frecuencia de aislamiento clasificada como 'dominante' (d) (FA>0.5), 'más común' (mc) (0.31<FA<0.5), 'común' (c) (0.1<FA<0.3) y 'rara' (r) (FA<0.1) según Zhang et al. (2004)

Isolation frequency classified as 'dominant' (d) (IF> 0.5), 'most common' (mc) (0.31 <IF <0.5), 'common' (c) (0.1 <IF <0.3) and 'rare' (r) (IF <0.1) according to Zhang et al. (2004).

TABLA 3

Índice de valor indicador de las especies y estrategias de vida de encontrados en diferentes tipos de usos de suelo dentro de regiones conservada y degradada en la Reserva Biológica del Gurupi, Amazonía Oriental.

TABLE 3

Species-indicator value index and life history strategy by land use in conserved and degraded regions from the Gurupí Biological Reserve, Eastern Amazon.

Familia-Especie	% Índice de Valor Indicador								Grupo	Estrategia de Historia de vida
	RC				RD					
	BA	BES	BS	P	FB	BES	BS	P		
Acaulosporaceae										
<i>Acaulospora bireticulata</i> F.M. Rothwell & Trappe	0	0	0	16.7	0	0	0	0	-	Ø
<i>Acaulospora elegans</i> Trapper & Gerdermann	0	0	0	16.7	0	0	0	0	-	Ø
<i>Acaulospora excavata</i> Ingleby & C. Walker	0	0	0	0	2	0	0	58.9**	RD.P	Ø
<i>Acaulospora herrerae</i> Furrázola, B.T. Goto, G.A. Silva, Sieverding & Oehl	0	0	47.9**	0	0.7	0	0	0	RC.BS	Ø
<i>Acaulospora morrowiae</i> Spain & N.C. Schenck	0	0.1	17.9	26.6	14.9	1.1	4.2	8	-	Ø
<i>Acaulospora reducta</i> Oehl, B.T. Goto & C.M.R. Pereira	0	0	26.7	0	0	0	0	38.8*	RD.P	Ø
<i>Acaulospora rehmii</i> Sieverd & Toro	0	0	16.7	0	0	0	0	0	-	Ø
<i>Acaulospora scrobiculata</i> Trappe	0	0	0.3	0.4	1.9	0	1.4	89.2***	RD.P	Ø
<i>Acaulospora tuberculata</i> Janos & Trappe	0	0	0	0	0	0	5.6	11.1	-	Ø
<i>Acaulospora</i> sp1 Gerdermann & Trappe	0	0	0	12.5	0	0	8.3	2.1	-	Ø
<i>Acaulospora</i> sp2 Gerdermann & Trappe	0	0	33.3	0	0	0	0	0	-	Ø
<i>Kuklospora spinosa</i> B.P. Cai, Jun Y. Chen, Q.X. Zhang & L.D. Guo	0	0	27.8	5.1	0.5	0	0	3.7	-	Ø
Ambisporaceae										
<i>Ambispora</i> sp C. Walker, Vestberg & A. Schüßler	0	0	25.9	1.9	0	0	0	1.9	-	Ø
Dentiscutataceae										
<i>Dentiscutata scutata</i> (C. Walker & Diederichs) Sieverding, F.A. Souza & Oehl	0	0	8.3	8.3	0	0	0	0	-	Ø
<i>Fuscutata heterogama</i> Oehl, F.A. Souza, L.C. Maia & Sieverding	0	0	0	16.7	0	0	0	0	-	S
<i>Fuscutata rubra</i> (Stürmer & J.B. Morton) Oehl, F.A. Souza & Sieverding	0	0	0	16.7	0	0	0	0	-	Ø

Scutelloporaceae

<i>Orbispora pernambucana</i> Oehl, G.A. Silva & D.K. Silva	22.2	0	13.9	5.6	0	0	0.9	0.9	-	S
<i>Scutellospora calospora</i> (T.H. Nicolson & Gerdermann) C. Walker & F.E. Sanders	0	0	0	3.7	0	7.4	14.8	1.9	-	S
<i>Scutellospora</i> sp1 C. Walker & F.E. Sanders	0	0	8.3	8.3	0	0	0	0	-	Ø
<i>Scutellospora</i> sp2 C. Walker & F.E. Sanders	3.3	13.3	3.3	0	0	0	0	3.3	-	Ø
<i>Scutellospora</i> sp3 C. Walker & F.E. Sanders	0	0	16.7	0	0	0	0	0	-	Ø
<i>Scutellospora</i> sp4 C. Walker & F.E. Sanders	0	0	0	0	16.7	0	0	0	-	Ø

RC: región conservada. RD: región degradada. BA: bosque antiguo conservado, FB: fragmento boscoso, BES: bosque con registro de extracción selectiva de madera. BS: bosque secundario. P: pasto

RC: conserved region. RD: degraded region. BA: conserved old growth forest, FB: fragmented old growth forest, BES: logged forest. BS: secondary forest. P: pasture.

Ø Historia de vida sin información, ruderales (r), competidoras (C) y tolerantes al estrés (S)

Ø Life history without information, ruderal (r), competitive (C) and stress-tolerant (S)

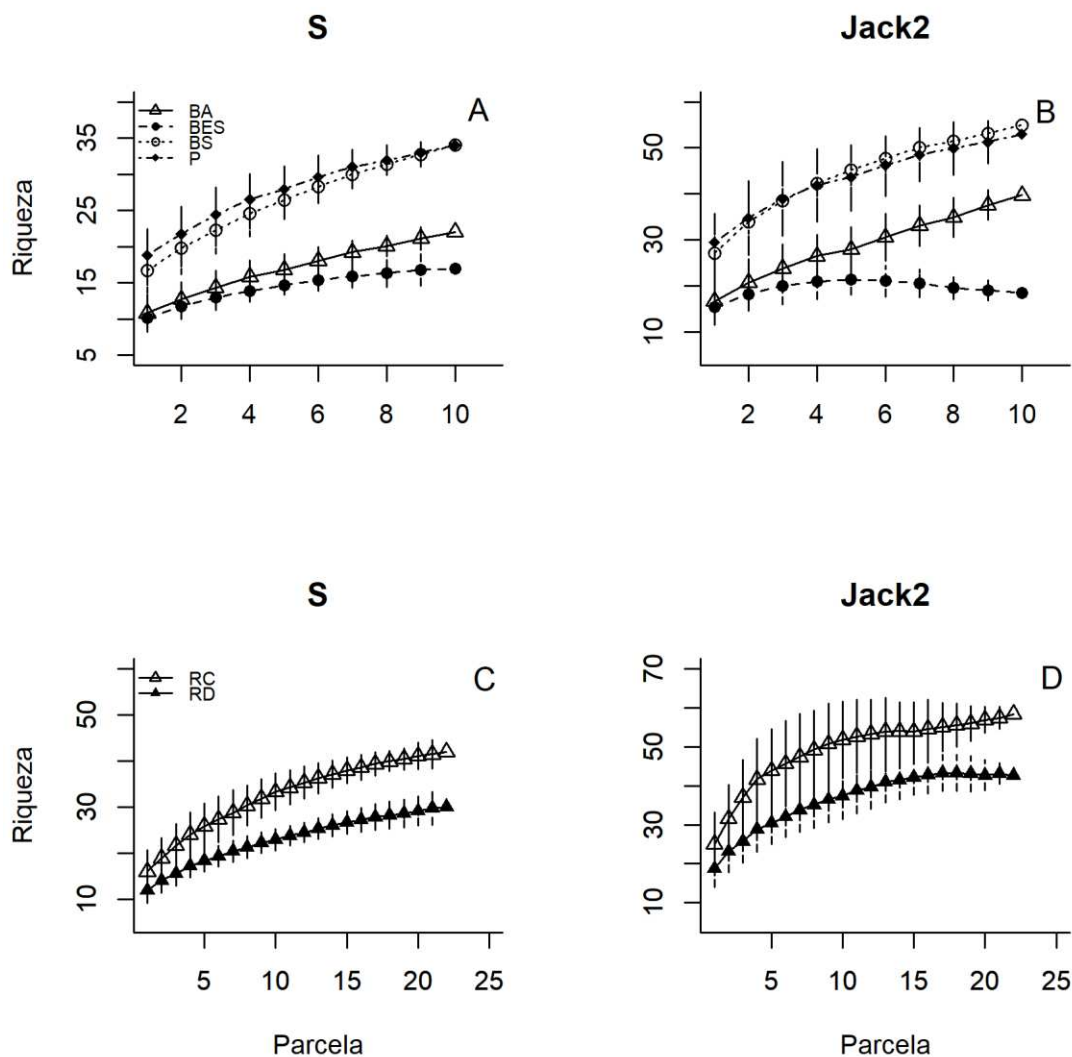


Fig. 2. Curva de acumulación de especies (A y C) y rarefacción (B y D) para diferentes tipos de usos de suelo y categoría de degradación en la Amazonía oriental brasileña. BA: bosque antiguo conservado o fragmento boscoso, BES: bosque con registro de extracción selectiva de madera. BS: Bosque secundario. P: Pasto. RC: región conservada. RD: región degradada.

Fig. 2. Species accumulation curve (A and C) and rarefaction (B and D) for different types of land use and degradation category in the eastern Brazilian Amazon. BA: conserved old growth forest or fragmented old growth forest, BES: logged forest. BS: secondary forest. P: pasture. RC: conserved region. RD: degraded region.

TABLA 4

Lista de especies de hongos micorrízicos arbusculares reportados en diferentes tipos de usos del suelo y hospederos dentro del bioma amazónico brasileño.

TABLE 4

Arbuscular mycorrhizal fungal species list found in different land use and specific host in brazilian amazon.

No	Familia-Especie	Tipo de uso del suelo										Referencia			
		P	CA	SAF	BSJ	BSA	BA	Corte y quema	A. speciosa	M. caesalpiniaefolia	A. mangium		A. micrantha	E. grandiflora	Zygia racemosa
Acaulosporaceae															
1	<i>Acaulospora bireticulata</i> F.M. Rothwell & Trappe	X													4
2	<i>Acaulospora cavernata</i> Błaszk.							X	X						10
3	<i>Acaulospora delicata</i> C. Walker, C.M. Pfeiffer & Bloss	X	X	X	X	X	X								4, 5, 8, 9
4	<i>Acaulospora denticulata</i> Sieverd. & S. Toro	X	X	X	X	X			X						4, 10
5	<i>Acaulospora dilatata</i> J.B. Morton								X						10
6	<i>Acaulospora elegans</i> Trappe & Gerdermann	X	X		X	X			X						5, 8, 9, 10
7	<i>Acaulospora endographis</i> B.T.Goto									X					10
8	<i>Acaulospora excavata</i> Ingleby & C. Walker		X	X	X	X			X						5, 10
9	<i>Acaulospora foveata</i> Trappe & Janos	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X			1, 3, 6, 8, 9, 10
10	<i>Acaulospora gedanensis</i> Błaszk.	X	X	X	X	X	X								5, 8
11	<i>Acaulospora lacunosa</i> J.B. Morton								X						10
12	<i>Acaulospora laevis</i> Gerd. & Trappe	X			X		X								5, 8, 9
13	<i>Acaulospora mellea</i> Spain & N.C. Schenck		X	X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 10
14	<i>Acaulospora morrowiae</i> Spain & N.C. Schenck		X		X	X		X	X	X		X	X	X	5, 6, 9, 10

15	<i>Acaulospora paulinae</i> Blaszk.			X	X															5
16	<i>Acaulospora polonica</i> Blaszk.	X	X	X																5
17	<i>Acaulospora reducta</i> Oehl, B.T. Goto & C.M.R. Pereira					X		X		X										9, 10
18	<i>Acaulospora rehmi</i> Sieverd & Toro	X	X	X	X	X			X	X		X	X	X						2, 4, 5, 6, 8, 9, 10
19	<i>Acaulospora scrobiculata</i> Trappe		X	X	X	X	X	X	X	X			X							2, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 10
20	<i>Acaulospora tuberculata</i> Janos & Trappe	X	X	X	X	X	X		X	X	X									1, 2, 3, 5, 8, 10
21	<i>Acaulospora walkerii</i> Kramad. & Hedger	X		X	X	X	X													4, 5, 8
22	<i>Kuklospora colombiana</i> (Spain & N.C. Schenck) Oehl & Sieverd.	X	X	X	X	X						X	X	X	X					1, 2, 3, 4, 5, 6, 8
23	<i>Kuklospora kentinensis</i> (Wu & Liu) Oehl & Sieverd.				X															2
24	<i>Kuklospora spinosa</i> B.P. Cai, Jun Y. Chen, Q.X. Zhang & L.D. Guo	X	X	X	X	X	X	X	X	X										2, 4, 5, 8, 9, 10
Ambisporaceae																				
25	<i>Ambispora appendicula</i> (Spain, Sieverd., N.C. Schenck) C. Walker	X			X	X	X	X	X	X		X								6, 8, 9, 10
26	<i>Ambispora brasiliensis</i> B.T. Goto, L.C. Maia & Oehl												X	X						6
	<i>Ambispora leptoticha</i> (N.C. Schenck & T.H. Nicolson) Walker, Vestberg & A. Schüssler	X	X		X		X					X	X	X	X					1, 2, 3, 4, 5, 6
Archaeosporaceae																				
28	<i>Archaeospora trappei</i> (Ames and Linderman) Morton and Redecke	X	X	X	X	X	X					X	X	X						4, 5, 6, 8
Dentiscutataceae																				
29	<i>Dentiscutata biornata</i> (Spain, Sieverd. & S. Toro) Sieverd., F.A. de Souza & Oehl	X								X										5, 8, 10
30	<i>Dentiscutata cerradensis</i> (Spain & J. Miranda) Sieverd., F.A. de Souza & Oehl												X							6
31	<i>Dentiscutata scutata</i> (C. Walker & Diederichs) Sieverding, F.A. Souza & Oehl				X	X	X		X	X										5, 8, 9, 10
32	<i>Fuscutata aurea</i> Oehl, C.M. Mello & G.A. Silva									X										10
33	<i>Fuscutata heterogama</i> Oehl, F.A. de Souza, L.C. Maia & Sieverd.				X		X		X	X										1, 2, 9, 10
34	<i>Fuscutata rubra</i> (Stürmer & J.B. Morton) Oehl, F.A. de Souza & Sieverd.									X										10
35	<i>Fuscutata savannicola</i> (R.A Herrera & Ferrer) Oehl, F.A. de Souza & Sieverd.								X											10
36	<i>Quatunica erythropha</i> (Koske & C. Walker) F.A. de Souza Sieverd. & Oehl				X															1
Diversisporaceae																				
37	<i>Corymbiglomus corymbiforme</i> (Błaszk.) Błaszk. & Chwat	X	X	X	X	X	X													5, 8
38	<i>Diversispora eburnea</i> (L.J. Kenn., J.C. Stutz & J.B. Morton) C. Walker &											X	X	X						6

Schüssler													
39	<i>Diversispora pustulata</i> (Koske, Fries, C. Walker & Dalpé) Oehl, G.A. Silva & Sieverd.									X	X	X	6
40	<i>Diversispora spurca</i> (C.M. Pfeifer, C. Walker & Bloss) C. Walker & Schüssler	X	X	X	X	X							5, 8
41	<i>Diversispora trimurales</i> (Koske & Halvorson) C. Walker & A. Schüssler					X							5
	<i>Diversispora versiformis</i> (P. Karst.) Oehl, G.A. Silva & Sieverd.									X	X	X	6
	<i>Pacispora robigina</i> Sieverd. & Oehl									X	X	X	6
	<i>Sieverdingia tortuosum</i> (N.C. Schenck & G.S. Sm.) Błaszk., Niezgodą & B.T. Goto							X					5, 7
Entrophosporaceae													
42	<i>Albahypha drummondii</i> (Błaszk. & Renker) Sieverd., Oehl, B.T. Goto & G.A. Silva									X	X	X	6
43	<i>Claroideoglomerus claroideum</i> (N.C. Schenck & G.S. Smith) C. Walker & A. Schüßler				X	X			X	X	X	X	1, 2, 3, 4, 6
44	<i>Claroideoglomerus etunicatum</i> (W.N. Becker & Gerd.) C. Walker & A. Schüssler				X	X		X		X	X	X	1, 2, 6, 9, 10
45	<i>Claroideoglomerus luteum</i> (L.J. Kenn., J.C. Stutz & J.B. Morton) C. Walker & A. Schüssler											X	6
46	<i>Entrophospora infrequens</i> (I.R. Hall) R.N. Ames & R.W. Schneid.	X	X		X								4, 5
Gigasporaceae													
47	<i>Gigaspora gigantea</i> (T.H. Nicholson & Gerd.) Gerd. & Trappe				X	X							1, 2
48	<i>Gigaspora margarita</i> W.N. Becker & I.R. Hall				X	X	X						1, 2, 9, 10
49	<i>Gigaspora rosea</i> T.H. Nicolson & N.C. Schenck				X					X	X	X	2, 6
Glomeraceae													
50	<i>Dominikia minuta</i> (Błaszk., Tadych & Madej) Błaszk., Chwat & Kovác									X	X	X	6
51	<i>Funneliformis geosporum</i> (T.H. Nicholson & Gerd.) C. Walker & A. Schüssler	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	1,2,3,5, 6, 9, 10
52	<i>Funneliformis halonatum</i> (S.L. Rose & Trappe) Oehl, G.A. Silva & Sieverding				X	X		X	X	X			9, 10
53	<i>Glomus ambisporum</i> G.S. Smith & N.C. Schenck	X		X	X		X	X	X				5, 9, 10
54	<i>Glomus atrouva</i> McGee & Pattinson									X	X	X	6
55	<i>Glomus australe</i> (Berck.) S.M. Berch	X	X	X	X	X				X	X	X	5, 6, 8
56	<i>Glomus badium</i> Oehl, D. Redecker & Sieverd.									X	X	X	6
57	<i>Glomus brohultii</i> Sieverd. & Herrera									X	X	X	6
58	<i>Glomus caledonium</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) Trappe & Gerd.				X					X			2, 3

	<i>Paraglomus occultum</i> (C. Walker) J.B. Morton & D. Redecker					X	X											1, 4	
Racocetraceae																			
82	<i>Cetraspora gilmorei</i> (Trappe & Gerd.) Oehl, F.A. de Souza & Sieverd.										X								2, 9
83	<i>Cetraspora pellucida</i> (T.H. Nicolson & N.C. Schenck) Oehl, F.A. de Souza & Sieverd.	X	X	X	X	X	X						X						5, 7, 9
84	<i>Cetraspora spinosissima</i> (C. Walker & Cuenca) Oehl, F.A. de Souza & Sieverd.							X					X						8, 9
85	<i>Racocetra castanea</i> (C. Walker) Oehl, F.A. de Souza & Sieverd.													X	X	X			6
86	<i>Racocetra fulgida</i> (Koske & C. Walker) Oehl, F.A. de Souza & Sieverd.												X	X					9
86	<i>Racocetra gregaria</i> (N.C. Schenck & T.H. Nicolson) Oehl, F.A. de Souza & Sieverd.										X								2
87	<i>Racocetra persica</i> (Koske & C. Walker) Oehl, F.A. de Souza & Sieverd.	X	X				X												5
	<i>Racocetra weresubiae</i> (Koske & C. Walker) Oehl, F.A. de Souza & Sieverd.							X											2
Scutelloporaceae																			
88	<i>Orbispora pernambucana</i> Oehl, G.A. Silva & D.K. Silva					X	X			X	X	X							8, 9
90	<i>Scutellospora arenicola</i> Koske & Halvorson													X	X	X			6
91	<i>Scutellospora calospora</i> (T.H. Nicolson & Gerdermann) C. Walker & F.E. Sanders					X							X		X				1, 2, 6, 8, 9
93	<i>Scutellospora dipurpurescens</i> J.B. Morton & Koske													X	X	X			6

(Caproni, Franco, Berbara, Granha, et al., 2003)¹, (Caproni, Franco, Berbara, Trufem, et al., 2003)², (Caproni et al., 2005)³, (Leal et al., 2009)⁴, (Stürmer & Siqueira, 2011)⁵, (Freitas et al., 2014)⁶, (Leal et al., 2013)⁷, (Reyes et al., 2019)⁸, (Nobre et al., 2021)⁹

P: pasto, CA: cultivos agrícolas, SAF: sistemas agro forestales, BSJ: bosque secundario joven, BSA: bosque secundario antiguo, BA: bosque antiguo conservado.

P: pasture, CA: crop. SAF, agroforestry system, BSJ: young secondary forest, BSA: old secondary forest, B: old-growth forest.

CAPÍTULO III

DIFERENTES USOS DE SOLO EM DIFERENTES PAISAGENS ALTERAM A COMUNIDADE DE FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES NA AMAZÔNIA ORIENTAL

Lesbia Neyless Rodríguez Godoy*[†], Layla Gabrielle Silva Oliveira[†], Camila Pinheiro Nobre, Luis Manuel Hernández-García, Guillaume Xavier Rousseau*

Programa de Pós-Graduação em Agroecologia, Universidade Estadual do Maranhão (UEMA), Avenida Lourenço Vieira da Silva 1000, Jardim São Cristóvão, 65055-310, São Luís, Maranhão, Brasil.

* Corresponding author. e-mail addresses: neyless68@gmail.com (L.N.R. Godoy), guilrous@yahoo.com.br (G.X. Rousseau).

[†]Estes autores contribuíram igualmente

RESUMO

A Amazônia oriental brasileira está atualmente sob ameaça iminente de colapso pelas altas taxas de desmatamento registrada na última década. As comunidades de plantas presentes na região apresentam uma associação simbiótica com as comunidades de fungos micorrízicos arbusculares (FMAs) pouco estudadas nos remanescentes florestais da Amazônia oriental. Atualmente é aceito que a transformação das florestas em pastagens aumenta a diversidade de FMAs e produção de glomalina, mas dependendo intensidade da degradação, esta resiliência também pode sofrer impacto. O objetivo deste trabalho foi avaliar o efeito da paisagem, topografia e uso do solo nas comunidades de FMA na Amazônia oriental brasileira e sua relação com parâmetros físicos e químicos do solo. Nossos resultados mostraram que há tendência de aumento na densidade de glomerosporos nas pastagens e florestas secundárias, mas que a resposta é atenuada se os usos do solo estão dentro de uma paisagem degradada. A topografia só teve diferença significativa nas florestas secundárias. Os resultados indicam que o teor de glomalina facilmente extraível muda segundo as condições da paisagem e do uso do solo ($p < 0.05$) havendo uma queda no teor em florestas secundárias e florestas com extração seletiva que estão dentro da paisagem degradada. Já o teor da glomalina total foi mais estável com diferenças contrastantes só entre florestas com extração seletiva (menor teor) e as pastagens ($p < 0.05$). Espécies dos gêneros *Funneliformis*, *Rhizoglosum* e *Acaulospora* foram mais frequentes, com maior incidência de *Acaulospora* nas pastagens da paisagem degradada enquanto *Funneliformis* e *Rhizoglosum* spp. abundaram nas pastagens da paisagem conservada. A transformação de florestas para pastagens aumentou a riqueza e diversidade das espécies. Variações nos teores de P, Mg, K e a elevação explicaram a composição da comunidade de FMA para a região estudada ($p < 0.05$), sendo o componente químico (P, K e Mg) mais importante que a elevação.

Keywords: Gurupi, Amazônia, Topografia, Glomalina, Glomerosporos

INTRODUÇÃO

A floresta amazônica brasileira, representa uma extensa área de floresta tropical com mosaicos de áreas endêmicas (J. M. C. da Silva et al., 2005) que hospedam espécies essenciais para a manutenção de alguns serviços ecossistêmicos como a regulação do clima, estoque de carbono e suprimento de água (Capobianco, 2002).

Devido ao bioma Amazônia apresentar solos de baixa fertilidade natural (Moreira & Fageria, 2009) as plantas precisam de relações simbióticas que otimizem os processos de ciclagem de nutrientes e absorção radicular da água (Smith & Read, 2008).

A principal ameaça da floresta são as queimas frequentes, o desmatamento e o subsequente efeito da fragmentação do habitat (Silva Junior et al., 2020). O efeito da fragmentação varia segundo o tipo de taxa em florestas da Amazônia ocidental brasileira (Laurence et al., 2002). Em fungos micorrízicos arbusculares (FMA) tem sido mostrado que quanto menor for o tamanho do fragmento menor será a diversidade (Grilli et al., 2012).

Os FMA são organismos simbiontes que dependem da alocação de carbono por parte da planta hospedeira para sobrevir (Smith & Read, 2008). Em solos com baixa disponibilidade de fósforo, e eventualmente outros nutrientes, a planta hospedeira beneficia-se desta relação porque o fungo facilita a sua obtenção e absorção (Collins & Foster, 2009), maximiza o uso eficiente da água (Birhane et al., 2012) e, como efeito secundário no longo prazo, melhora as propriedades físicas do solo mediante a formação de agregados estáveis (Fokom et al., 2012; Rillig et al., 2001; Wright et al., 1999; Wright & Upadhyaya, 1998).

O aumento da disponibilidade de estes nutrientes mediante adição de produtos químicos aumenta a perturbação pela queda na taxa de alocação de carbono por parte da planta hospedeira ao fungo (Rillig et al., 2002; Treseder, 2004). Condições de máxima perturbação podem ser causadas também pela substituição da cobertura vegetal (e.g. florestas para pastagens, Stürmer and Siqueira 2011, Leal et al. 2013a), queimas (Longo et al., 2014) e déficit hídrico prolongado após mudanças estacionais (Reyes et al., 2019).

Os FMA respondem a condições de máxima perturbação (e.g. transformação de florestas para pastagens e aumento do estresse hídrico) aumentando a

esporulação (Leal et al., 2013; Reyes et al., 2019; Stürmer & Siqueira, 2011) e produção de glomalina (Nobre et al., 2015). A glomalina é uma glicoproteína (Gadkar & Rillig, 2006), associada a parede da hifa (Driver et al., 2005) cuja finalidade principal é a sobrevivência do fungo (Purin & Rillig, 2007).

A glomalina está composta por 56% C e 5% N (Lovelock et al., 2004; Schindler et al., 2007), estando geralmente associada com o teor desses nutrientes no solo, favorecendo significativamente a estabilidade de agregados do solo (Fokom et al., 2012).

O aumento do pH do solo afeta negativamente a produção de glomalina total e facilmente extraível (Rillig et al., 2003), enquanto que a acidificação do solo aumenta a degradação da proteína (Wright et al., 1996). A diminuição do tamanho das partículas do solo (e.g. argila) (Rillig & Steinberg, 2002; Wright & Upadhyaya, 1998) e o aumento nos teores de Ca^{+2} e Mg^{+2} causam também aumento da produção de glomalina (Rillig et al., 2003) e, eventualmente, um maior teor de argila está associado à diminuição na densidade de glomerosporos de *Gigaspora margarita*, *Orbispora pernambucana*, *Scutellospora calospora* e algumas espécies dentro dos gêneros *Acaulospora* e *Glomus* (Vieira et al., 2020).

Mudanças no teor de nutrientes podem estar associadas indiretamente ao fator topográfico, sendo que as áreas elevadas apresentam uma tendência de queda no teor de nutrientes (Posada et al., 2008) e disponibilidade de água, indispensáveis para os organismos do solo (Ayres & Guerra, 1981).

No entanto, as mudanças do uso de solo tem sido considerado indicadas como principais responsáveis das variações nas propriedades físicas e químicas do solo (D. K. A. da Silva et al., 2015; Pereira et al., 2014; Rillig et al., 2003), associadas portanto ao incremento significativo da riqueza (Leal et al., 2009) e diversidade (D. K. A. da Silva et al., 2015; Pereira et al., 2014) dos FMA, podendo eventualmente (Rillig et al., 2003), ou não (Reyes et al., 2019), afetar a produção de glomalina.

A resposta das comunidades de FMAs às mudanças de uso de solo varia nos diferentes biomas (e.g. Amazônia, Mata atlântica, Stürmer and Siqueira 2011, Pereira et al. 2014b) ou regiões, criando uma necessidade de explorar o efeito sinérgico ou antagônico do tipo paisagem nas mudanças do uso do solo.

Tem sido mostrado que a heterogeneidade da paisagem é mais importante que o tipo de culturas (Redlich et al., 2018), provavelmente porque podem sustentar

mais diversidade pela disponibilidade de mais nichos ecológicos (Holt & Gaines, 1992). A influência antrópica em mosaicos trabalhados menos intensamente pode aumentar a heterogeneidade espacial, causando um aumento da riqueza ou diversidade em alguns organismos do solo (Holt & Gaines, 1992).

No entanto, se a intensificação do uso e ocupação da paisagem por atividades antrópicas suprime as condições mínimas de manutenção dos FMA, causando uma queda significativa na escala da paisagem (Marinho et al., 2019).

Atualmente não há informação sobre a caracterização das comunidades de FMA em remanescentes de florestas amazônicas antigas conservadas no Maranhão. Apesar da proteção legal, a Reserva Biológica do Gurupi (RBG) está sob constante ameaça de possível colapso pela fragmentação causada pelo desmatamento (Silva Junior et al., 2020). Informações relevantes às áreas conservadas são prioritárias para incentivar propostas de políticas públicas e no caso mais trágico podem ser usadas como linha base nos futuros processos de restauração.

O objetivo deste trabalho foi avaliar o efeito da paisagem, topografia e uso do solo nas comunidades de fungos micorrízicos arbusculares na Amazônia oriental brasileira e determinar quais fatores físicos e químicos são mais importantes no arranjo comunitário.

Para isto definimos três hipóteses: a) Áreas mais elevadas teriam maior esporulação de espécies de FMA e maior produção de glomalina que as áreas baixas. b) Diferentes condições da paisagem influenciam (mediante sinergismo ou inibição) as mudanças no uso do solo. c) Transformação de florestas em pastagem causa aumento da diversidade e riqueza de FMA.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado na Reserva Biológica do Gurupi (RBG), única em seu tipo dentro de uma grande área de floresta amazônica categorizada como endêmica (área de endemismo de Belém, AEB) e que representa o limite oriental do bioma Amazônia entre os estados do Pará e Maranhão, Brasil, Figura 1. O histórico de uso, intensidade de exploração e quantidade de remanescentes florestais conservados permitiram categorizar previamente dois tipos de paisagens: “*Conservada (CL)*”,

localizada na área norte da RBG (3°46'21.2" S; 46°46'49.1" O) no município Centro Novo do Maranhão, e, “*Degradada* (DL)”, na interseção dos municípios Centro Novo do Maranhão (4°1'28.4" S; 46°52'47.7" O), Itinga do Maranhão (4°2'25.9" S; 46°55'34.8" O) e Bom Jardim (4°5'23.1" S; 46°53'32.3" O) no sul da RBG (Garcia, 2019). A amostragem foi realizada em três etapas, a área conservada foi amostrada em março de 2015 e abril de 2016, já a área degradada foi amostrada em abril de 2017. A região apresenta um clima tropical úmido (Aw), segundo a classificação de Köppen (Alvares et al., 2013). A temperatura média anual e a média total de precipitação anual durante 30 anos oscila entre 25.4-25.9 °C e 1555-1725 mm, respectivamente (Fick & Hijmans, 2017). A região está localizada na formação Itapecurú com predomínio de latossolo amarelo e plintosolo. No entanto podem ser observados pequenos mosaicos de vertisolos (Santos et al., 2011). O relevo é ondulado mostrando dois tipos de topografias (*Landforms*) dominantes *terras altas* (Top) e *terras baixas* (Low). A vegetação nativa é considerada como floresta ombrófila densa (Lima et al., 2014) com predominância das famílias Rutaceae, Leguminosae, e Euphorbiaceae (Muniz, 2008).

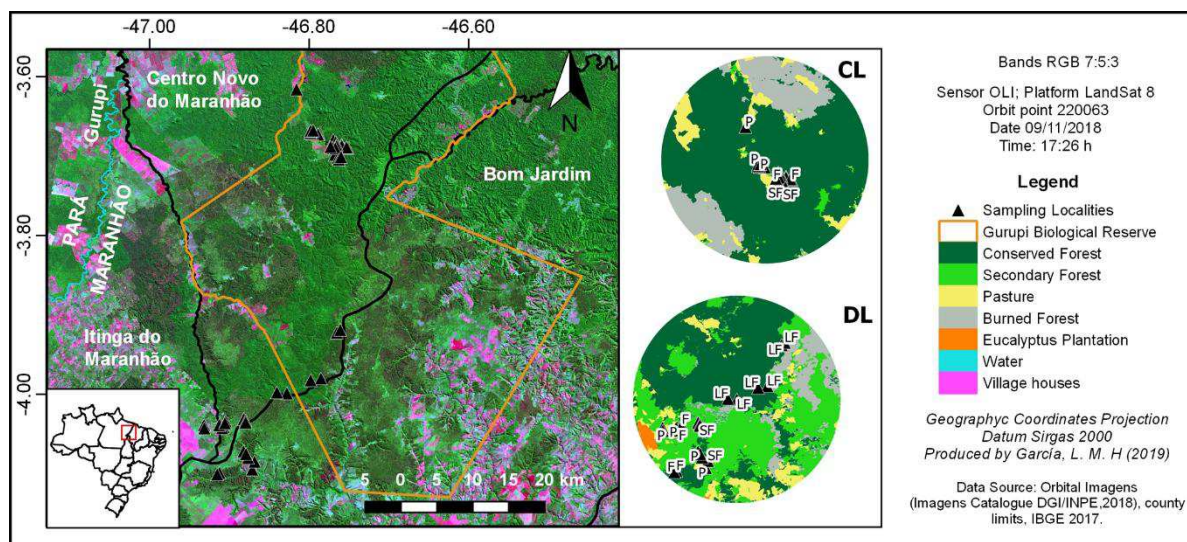


Figura 1. Localidade de amostragem entre os municípios Centro Novo do Maranhão, Bom Jardim, e Itinga do Maranhão, na Amazônia oriental (Garcia, 2019).

Desenho experimental

Foram definidos cinco tipos de usos do solo: Floresta conservada contínua (F), Fragmento Florestal (FF), que incluiu áreas remanescentes conservadas ou semiconservadas dentro da paisagem degradada, Floresta com histórico de

extração seletiva de madeira (LF) com último evento registrado há 20 anos, Floresta Secundária com aproximadamente 15 anos ou mais (SF) e Pastagens (P). Para termos de análises nos modelos balanceados FF e F foram considerados como pertencentes à mesma categoria florestal e considerado posteriormente como F. Cada tipo de uso de solo (F, LF, SF, P) foi avaliado em triplicata dentro de cada tipo de paisagem (CL, DL) e em duas categorias de topografia (Top, Low), resultando em um modelo com arranjo tri-fatorial (4x2x2) com três repetições totalizando 48 amostras (Tabela 1).

Tabela 1: Localidade de amostragem dos FMA dentro dos municípios Centro Novo do Maranhão, Bom Jardim e Itinga do Maranhão, na Amazônia oriental.
* fogo recente.

Código	Local	Tipo de Uso de Solo	Amostras (Número)	Topografia	Lat. S	Long. W	Altitude (msnm)
Centro Novo do Maranhão							
F		Floresta Antiga Conservada	3	Alto	3°41'18.8"	46°45'32.4"	185
F		Floresta Antiga Conservada	3	Baixo	3°41'26.6"	46°45'36.2"	170
LF		Floresta Antiga com extração seletiva de madeira	3	Alto	3°41'13.3"	46°46'08.7"	167
LF		Floresta Antiga com extração seletiva de madeira	3	Baixo	3°41'08.7"	46°46'07.4"	149
LF		Floresta Antiga com extração seletiva de madeira*	1	Alto	3°58'50.5"	46°47'10.0"	250
LF	Reserva Biológica do Gurupi	Floresta Antiga com extração seletiva de madeira*	1	Baixo	3°55'23.4"	46°45'57.7"	212
LF		Floresta Antiga com extração seletiva de madeira*	1	Alto	3°55'11.0"	46°45'42.2"	224
LF		Floresta Antiga com extração seletiva de madeira*	1	Baixo	3°58'59.0"	46°47'56.4"	181
SF		Floresta Secundária com aproximadamente 15 anos	3	Alto	3°42'4.06"	46°45'56.7"	130
SF		Floresta Secundária com aproximadamente 15 anos	3	Baixo	3°42'8.33"	46°45'43.6"	123
P		Pastagem	3	Alto	3°40'16.6"	46°47'39.3"	137
P		Pastagem	3	Baixo	3°39'10.0"	46°48'12.8"	105
FF	Assentamento Horizonte Azul	Fragmento Florestal	2	Alto	4°02'16.3"	46°54'25.8"	220
FF		Fragmento Florestal	2	Baixo	4°02'23.3"	46°54'29.9"	170
SF	Fazenda Galetti	Floresta Secundária com aproximadamente 15 anos	3	Alto	4°02'01.7"	46°52'52.9"	297
P	Assentamento Horizonte Azul	Pastagem	1	Baixo	4°2'18.0"	46°54'45.5"	158
LF	Base ICMBio	Floresta Antiga com extração seletiva de madeira*	1	Alto	3°59'53.7"	46°50'28.5"	285
LF		Floresta Antiga com extração seletiva de madeira*	1	Baixo	3°59'57.7"	46°49'43.8"	262
Bom Jardim							
FF	Assentamento Horizonte Azul	Fragmento Florestal	1	Alto	4°5'57.6"	46°54'48.8"	229
FF		Fragmento Florestal	1	Baixo	4°6'04.0"	46°54'59.0"	185
SF		Floresta Secundária com aproximadamente 20 anos	3	Baixo	4°04'49.9"	46°52'32.9"	145
P	Rio dos Bois	Pastagem	1	Baixo	4°4'20.8"	46°52'59.8"	139
P		Pastagem	1	Alto	4°5'43.0"	46°52'21.1"	160
Itinga do Maranhão							
P	Assentamento Horizonte Azul	Pastagem	2	Alto	4°2'28.5"	46°55'23.2"	210
P		Pastagem	1	Baixo	4°2'20.6"	46°55'58.0"	196

Coleta de solo

Dentro de cada parcela foi delimitado um triângulo equilátero de 20 m e foram obtidas três amostras de solo (em duplicata) nos vértices do triângulo com cilindros metálicos de 6 cm de diâmetro x 10 cm de altura nas profundidades do solo 0-10 e 10-20 cm, Figura 2. O solo foi guardado em sacos plásticos e foi dividido em duas porções: 200 g para análises microbiológicas e o restante foi usado para as análises físicos e químicos. O solo para análises microbiológico foi conservado mantendo a estrutura íntegra, enquanto que o restante foi homogeneizado, peneirado e guardado até análises finais.

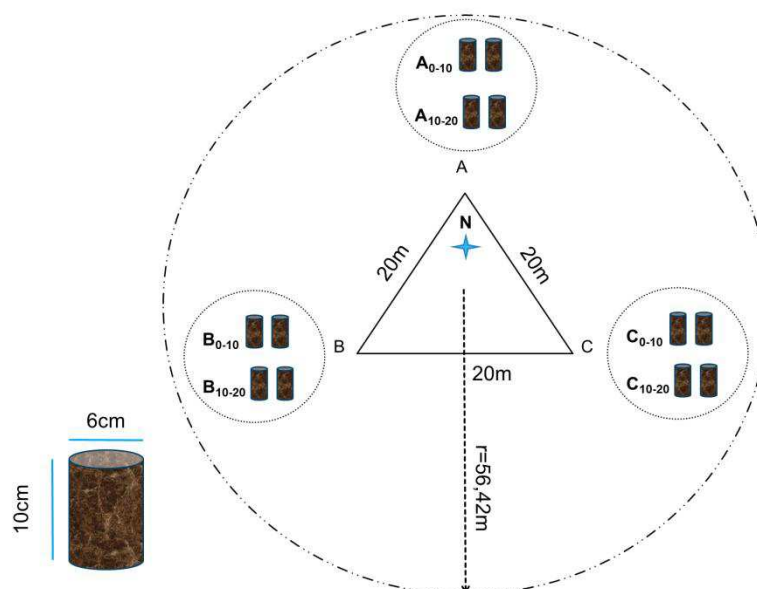


Figura 2. Esquema da coleta das amostras do solo nas áreas.

Métricas da paisagem e variáveis ambientais

As métricas da paisagem, assim como outras variáveis de importância usadas para categorizar as áreas, foram obtidas do García (2019). No material suplementar García (2019) disponibilizou uma matriz de dados físicos e químicos para cada ponto de amostragem usado neste trabalho. As variáveis físicas e químicas consideradas relevantes neste trabalho foram: densidade aparente, granulometria (%areia, %argila, %silte), pH, P, K, Ca, Mg, Al, Matéria orgânica e C. A matriz de coordenadas geográficas (UTM) e a elevação também foram incluídas como componentes importantes para explicar a variabilidade total da comunidade de FMA.

Extração e quantificação de Glomerosporos.

Os glomerosporos dos fungos micorrízicos arbusculares foram extraídos de amostras de 50g de solo segundo a metodologia de peneiramento úmido (Gerdemann & Nicolson, 1963) e centrifugação com sacarose (Jenkins, 1964). Os glomerosporos viáveis foram contados em placa canaleta com auxílio de estereomicroscópio e montados em lâminas sob resina polivinil lacto-glicerol (PVLG) e PVLG+Reagente de Melzer (1:1). Posteriormente, foi verificada a forma, tipo e número de paredes, presença ou ausência de cicatrizes e hifas de sustentação, presença e forma do bulbo suspensor, número de hifas no glomerosporo, estruturas de germinação e reação ao Melzer. A identificação foi realizada segundo a classificação proposta por (Oehl et al., 2011) complementando com os novos táxons descritos posteriormente.

Extração e Quantificação de Glomalina

A glomalina foi quantificada tanto na fração facilmente extraível (EE-BRSP, i.e. Easy Extratable Bradford Reactive Soil Proteins) quanto na fração total (BRSP, i.e. Bradford Reactive Soil Proteins) (Wright et al., 1996). Para obtenção da EE-BRSP foram pesados 200 mg de solo e logo adicionou-se 1,6 ml de citrato de sódio (20 mM a pH 7,0), seguidamente, a amostra foi aquecida a 120°C durante 15 minutos, esfriada e centrifugada a 5000rpm durante 15min para obter o sobrenadante. Para a BRSP foram pesados 200 mg de solo e logo adicionou-se 1,6 ml de citrato de sódio (50 mM a pH 8,0), seguidamente, a amostra foi aquecida a 120°C durante 1 hora, esfriada e centrifugada por 10 min a 5000rpm, o extrato foi coletado e o processo foi repetido no *pellet* até obtenção da cor amarelo claro no extrato. O volume total do extrato da fração total consistiu na soma dos volumes dos extratos coletados por amostra. Finalmente, o teor de glomalina foi quantificado como o equivalente em teor de proteína estimados a partir do método de Bradford (Bradford, 1976).

Diversidade e Composição dos FMA

A riqueza de espécies (S) e os índices ecológicos de Shannon (H) e Simpson (D) foram obtidos a partir de métricas diretas sobre a matriz de espécies mediante o uso do pacote “vegan” (Oksanen et al., 2019).

Análises Estatísticas

Análises de Variância

As variáveis foram analisadas para determinar as condições de homocedasticidade e normalidade e transformações logarítmicas foram realizadas quando necessário. A continuação, foi realizado um ANOVA de três vias e foi analisada prioritariamente a significância da interação. Quando significativa, a interação foi desdobrada e a análises de diferença de médias foi testado mediante o teste *pos-hoc* HSD-Tukey ($\alpha \leq 0.05$). Todas as análises foram realizadas no *Software* R 3.4.1 (R Core Team, 2018) com auxílio de pacotes Car (Fox et al., 2020) e Agricolae (de Mendiburu, 2020).

Estrutura da Comunidade

A matriz de variáveis ambientais foi agrupada em três componentes preditores: geográfico, topografia (i.e. elevação) e variáveis físicas e químicas, que foram usados primeiramente como grupos isolados para determinar a sua importância na explicação da variabilidade da matriz de espécies (resposta) mediante análises de redundância canônica, RDA (Borcard et al., 2018).

Os componentes preditores foram estandardizados para excluir o efeito da dimensionalidade e a matriz de espécies foi transformada (i.e. Hellinger) prévio à análises, mediante o uso do pacote Vegan (Oksanen et al., 2019).

A significância do componente geográfico na explicação da variabilidade da estrutura comunitária dos FMA foi avaliada mediante um modelo de tendência de superfície gerado a partir de uma função polinômica de terceiro grau, não ortogonal, sobre as coordenadas geográficas centradas segundo as sugestões do Borcard et al. (2018).

O modelo para cada grupo foi posteriormente reduzido aos componentes significativos mediante o uso da seleção automática (“forward selection”) (Pinel-Alloul et al., 1995). As variáveis selecionadas ($P \leq 0.05$), não colineares, foram mantidas no modelo final e testada com uma segunda seleção automática. Seguidamente, foi testada a significância do modelo final e dos eixos canônicos mediante 999 permutações de Monte Carlo (ter Braak & Šmilauer, 2002).

A variância total dos dados foi particionada segundo as sugestões do Borcard et al. (1992) e Peres-Neto et al. (2006) e foi estimada a influência de cada

componente na explicação da variabilidade total dos dados, expressada como percentagem da variância explicada por efeitos puros.

RESULTADOS

Métricas da paisagem e variáveis ambientais

A estimativa de parâmetros físicos e químicos mais relevantes como determinadores da composição da comunidade dependeram da interação dos três fatores considerados neste estudo. O fator mais determinante na variabilidade dos parâmetros foi o uso do solo, quem esteve também influenciado pelo tipo da paisagem e em ocasiões inclusive dependeu do tipo de topografia (Tabela 2).

Tabela 2: Parâmetros físicos e químicos do solo por paisagem, topografia e uso de solo na Amazônia oriental maranhense, Brasil. F: Floresta Antiga conservada ou fragmentos florestais remanescentes, LF: Floresta antiga com extração seletiva, SF: Floresta Secundária, P: Pastagem. CL: Paisagem conservado, DL: Paisagem degradada. N= 3. Valores representam a média \pm desvio padrão.

Parâmetro	Uso do solo	CL		DL	
		Low	Top	Low	Top
Densidade aparente (g.cm ⁻³)	F	1.52 \pm 0.07aA ^a	1.34 \pm 0.06bA ^a	1.38 \pm 0.08abA ^a	1.27 \pm 0.13aA ^a
	LF	1.59 \pm 0.08aA ^a	1.46 \pm 0.21abA ^a	1.16 \pm 0.22cB ^a	1.14 \pm 0.21abB ^a
	SF	1.41 \pm 0.1aA ^a	1.37 \pm 0.13bA ^a	1.52 \pm 0.07aA ^a	0.97 \pm 0.01bB ^b
	P	1.6 \pm 0.03aA ^a	1.63 \pm 0.06aA ^a	1.19 \pm 0.28bcB ^a	1.23 \pm 0.16aB ^a
Areia (%)	F	52.03 \pm 1.89aA ^a	31.19 \pm 15aA ^b	54.5 \pm 6.54aA ^a	37.17 \pm 12.09aA ^a
	LF	36.94 \pm 2.8aA ^a	32.27 \pm 10.06aA ^a	17.67 \pm 25.84bA ^a	9.5 \pm 9.18bB ^a
	SF	48.97 \pm 9.44aA ^a	41.17 \pm 11.73aA ^a	58.33 \pm 3.62aA ^a	12.33 \pm 16.6bB ^b
	P	45.89 \pm 3.2aA ^a	43.32 \pm 2.87aA ^a	22.5 \pm 26.96bB ^a	16.5 \pm 13.26bB ^a
Ca (mmol _c .dm ⁻³)	F	5 \pm 1.8bA ^a	4 \pm 1.32aA ^a	18.17 \pm 15.09bA ^a	8.17 \pm 6.33bA ^a
	LF	5.67 \pm 2.84bB ^a	6.5 \pm 3.5aA ^a	37 \pm 15.5abA ^a	19.5 \pm 11.17bA ^a
	SF	19.5 \pm 6.73aA ^a	19.67 \pm 15.89aB ^a	18.67 \pm 7.82bA ^b	59.67 \pm 17.96aA ^a
	P	14.5 \pm 7.94aB ^a	11.17 \pm 4.54aB ^a	48.5 \pm 24.78aA ^a	48.5 \pm 32.6aA ^a
Na (mmol _c .dm ⁻³)	F	4.53 \pm 0.57aA ^a	4.78 \pm 0.62aA ^a	3.51 \pm 0.25cA ^a	2.95 \pm 0.33bB ^a
	LF	4.32 \pm 0.77aA ^a	4.77 \pm 0.78aA ^a	4.93 \pm 0.68abA ^a	3.57 \pm 0.54bA ^b
	SF	4.32 \pm 0.67aA ^a	4.51 \pm 0.7aA ^a	4.41 \pm 0.62bcA ^a	5.43 \pm 1.17aA ^a
	P	3.79 \pm 0.54aB ^a	3.83 \pm 0.79aB ^a	6.08 \pm 1.16aA ^a	6.42 \pm 0.8aA ^a
K (mmol _c .dm ⁻³)	F	1.8 \pm 0.18a	1.91 \pm 0.13a	1.49 \pm 0.3b	1.18 \pm 0.17c
	LF	1.76 \pm 0.07a	1.85 \pm 0.19a	2.3 \pm 0.36ab	1.71 \pm 0.23bc
	SF	2.09 \pm 0.39a	2.29 \pm 0.62a	1.76 \pm 0.36b	2.38 \pm 0.6ab
	P	2.04 \pm 0.41a	2.12 \pm 0.41a	3.19 \pm 1.05a	3.31 \pm 0.49a
P (mg.dm ⁻³)	F	3.12 \pm 0.72cA ^a	4.4 \pm 0.63aA ^a	9.15 \pm 5.89bA ^a	7.65 \pm 4.02aA ^a
	LF	3.62 \pm 1.11bcA ^a	3.6 \pm 0.66bA ^a	5.71 \pm 5.31cA ^a	2.73 \pm 1.24cA ^a
	SF	4.52 \pm 2.53aA ^a	3.17 \pm 1.29bcA ^a	3.65 \pm 1.01dA ^a	6.16 \pm 2.47bA ^a
	P	3.87 \pm 1.02abB ^a	2.6 \pm 0.3cA ^a	19.77 \pm 21.63aA ^a	7.64 \pm 4.12aA ^b
MO (g.cm ⁻³)	F	17.88 \pm 1.46aA ^b	26.48 \pm 3.17aA ^a	20.61 \pm 3.64aA ^a	23.92 \pm 1.84aA ^a
	LF	16.73 \pm 1.21aB ^a	23.5 \pm 8.86abA ^a	29.01 \pm 9.49aA ^a	24.32 \pm 3.7aA ^a
	SF	21.15 \pm 4.35aA ^a	24.7 \pm 3.77abA ^a	17.85 \pm 3.67aA ^b	29.62 \pm 4.71aA ^a
	P	20.67 \pm 4.8aA ^a	19.52 \pm 1.28bB ^a	30.45 \pm 10.12aA ^a	27.11 \pm 4.68aA ^a

Letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p < 0,05$) entre o uso do solo (para a mesma topografia e paisagem).

Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p < 0,05$) entre paisagens (para a mesma topografia e uso do solo).

Letras sobrescritas diferentes indicam diferença significativa ($p < 0,05$) entre topografias (para o mesmo paisagem e uso do solo).

Densidade de glomerosporos

A densidade de glomerosporos esteve influenciada pelos três fatores considerados relevantes para o modelo (tipo de paisagem, topografia e uso do solo) com interação significativa ($p < 0,05$), (Figura 3). Mudanças na densidade responderam ao tipo de paisagem e topografia dependendo do uso do solo. As F não apresentaram mudanças nos valores de densidade de glomerosporos em diferentes condições de paisagem e topografia.

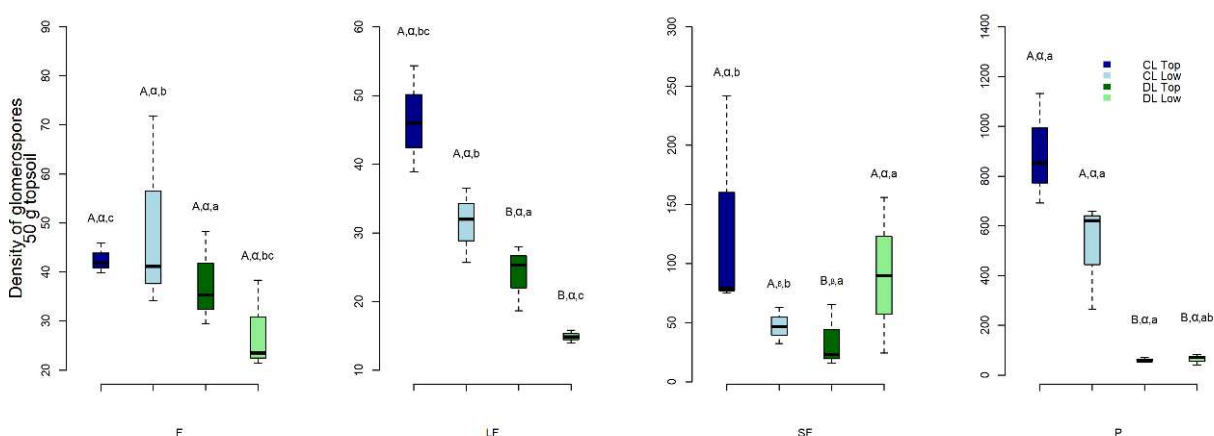


Figura 3. Densidade de glomerosporos em 50 g de solo para diferentes paisagens, topografia e usos do solo na Amazônia Maranhense. CL: Paisagem conservada. DL: Paisagem degradada. F: Floresta natural ou fragmento florestal conservado. LF: Floresta com histórico de extração seletiva. SF: Floresta secundária. P: Pastagem. Top: Terras altas. Low: Terras baixas. Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p < 0,05$) entre paisagens (para a mesma topografia e uso do solo). Letras gregas diferentes indicam diferença significativa ($p < 0,05$) entre topografias (para o mesmo paisagem e uso do solo). Letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p < 0,05$) entre o uso do solo (para a mesma topografia e paisagem).

Já a densidade de glomerosporos em LF foi afetada negativamente com a mudança na condição da paisagem tanto em áreas altas quanto em baixas. O efeito da topografia só foi significativo nas SF onde áreas altas em DL apresentaram valores mínimos de densidade de glomerosporos. As mudanças mais significativas foram observadas nas P onde a média da densidade de glomerosporos teve uma queda de mais de 500% ao passar de uma CL à DL.

Quando comparados os usos do solo isolados, observou-se que houve um aumento significativo ($p < 0,05$) da densidade de glomerosporos nas SF e P.

Riqueza e Diversidade de FMA

Os índices de diversidade, dominância e a riqueza de espécies responderam as mudanças do tipo de uso de solo e a paisagem ($p < 0,05$, Fig. 4A-C), enquanto que

o fator topográfico não teve influência nesta propriedade da comunidade. Na CL, as florestas com pouco ou nenhum impacto antrópico (F e LF) apresentaram menor diversidade de glomerosporos do que as florestas secundárias, SF (Figura 4A).

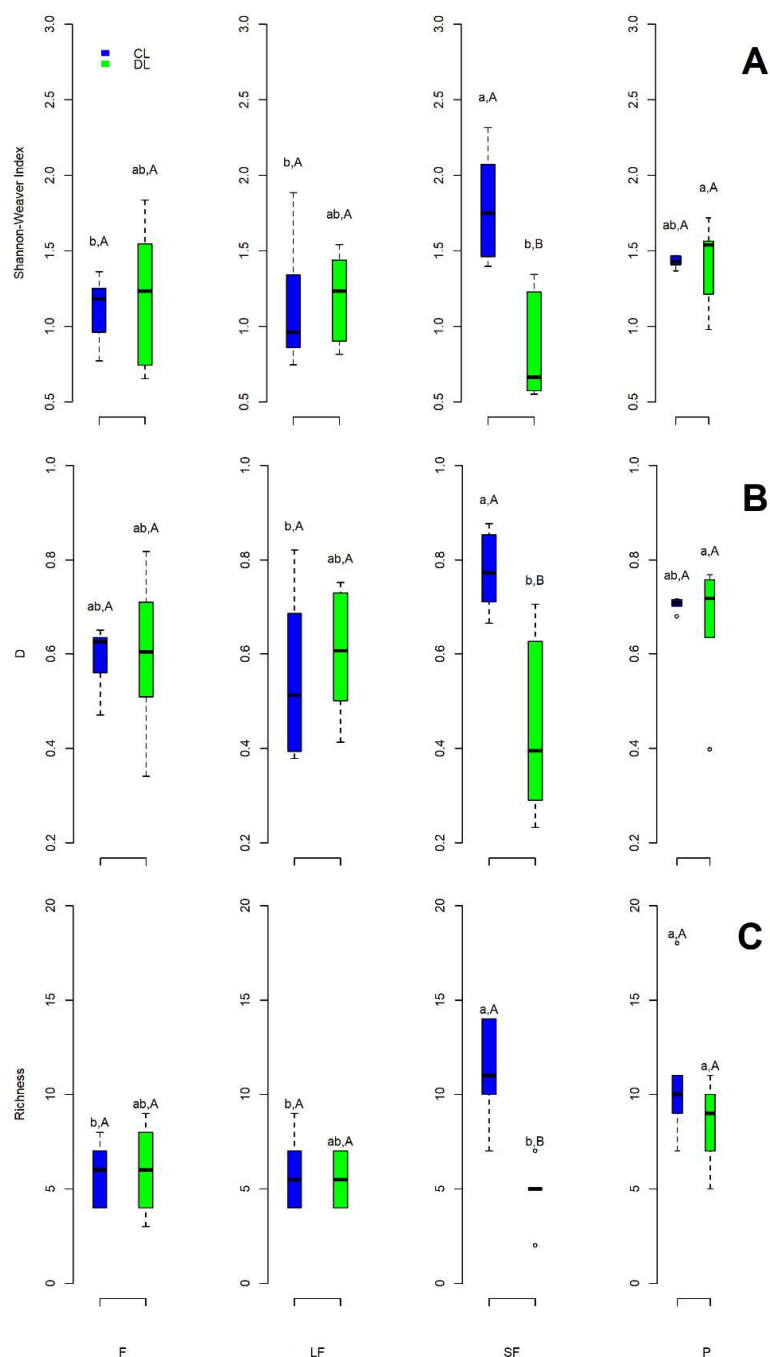


Figura 4. Índices de diversidade, dominância e riqueza para a comunidade de FMA segundo o efeito da paisagem e uso do solo na Amazônia oriental brasileira. A. Shannon-Weaver (H). B. Simpson. C. Riqueza. CL: Paisagem conservada. DL: Paisagem degradada. F: Floresta natural ou fragmento florestal conservado. LF: Floresta com histórico de extração seletiva. SF: Floresta secundária. P: Pastagem. Letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p < 0,05$) entre o uso do solo (para o mesmo tipo paisagem). Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p < 0,05$) entre paisagens (para o mesmo uso do solo).

O índice de dominância também foi maior nas SF quando comparado às LF (Figura 4B). Já os valores de riqueza de espécies de glomerosporos foram significativamente maiores em áreas menos conservadas como as SF e P (Figura 4C).

A mudança na condição da paisagem (e.g. CL) afetou significativamente estes padrões com estimativas menores e muito semelhantes entre os diferentes tipos de solo ($p > 0.05$ entre F, LF e P) e com inversão da resposta das SF, que nesta condição de paisagem passaram a ter os menores valores de diversidade, dominância e riqueza de espécies.

Conteúdo de Glomalina: Proteína total do solo (BRSP) e facilmente extraível (EE-BRSP) reativas ao Bradford

Os teores de EE-BRSP não apresentaram diferenças nos diferentes níveis topográficos considerados ($p > 0,05$), mas houve uma interação significativa entre os tipos de uso do solo e a paisagem (Figura 5). As SF e LF localizadas na DL apresentam o menor teor de EE-BRSP ($p < 0.05$). Já dentro da CL não houve efeito significativo entre os diferentes usos de solo.

O Na^+ e a percentagem de areia foram as variáveis mais importantes associadas ao teor de EE-BRSP. O efeito do Na^+ foi mais intenso e esteve relacionado negativamente com o teor de EE-BRSP ($p < 0.01$, Suplementar 1). Já o teor de areia teve uma relação positiva com o teor de EE-BRSP ($p < 0.01$, Suplementar. 2).

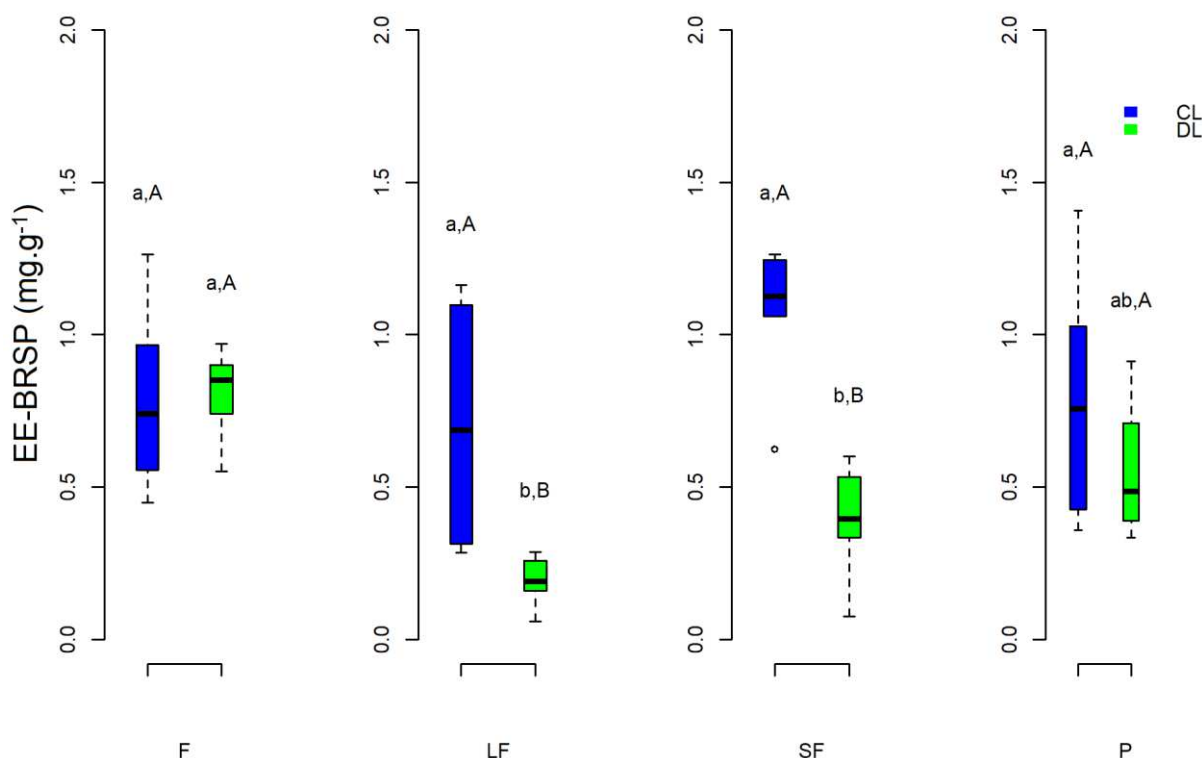


Figura 5. Glomalina facilmente extraível (EE-BRSP) para diferentes paisagens e usos de solo na Amazônia Maranhense. CL: Paisagem conservada. DL: Paisagem degradada. F: Floresta natural ou fragmento florestal conservado. LF: Floresta com histórico de extração seletiva. SF: Floresta secundária. P: Pastagem. Letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p < 0,05$) entre o uso do solo (para o mesmo tipo paisagem). Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p < 0,05$) entre paisagens (para o mesmo uso do solo).

O teor de BRSP não esteve influenciado pela topografia, nem pelo tipo de paisagem, respondendo só ao uso do solo $p < 0,05$ (Figura 6). As LF diferenciaram-se dos outros tipos de uso do solo por apresentarem os menores valores. Duas variáveis estiveram associadas positivamente ao aumento do teor de BRSP; o conteúdo de matéria orgânica e o teor de Ca^{+2} . O conteúdo de matéria orgânica teve o efeito principal ($p < 0.001$, Suplementar 3), enquanto que o teor de Ca^{+2} teve um efeito secundário ($p < 0.01$, Suplementar 4).

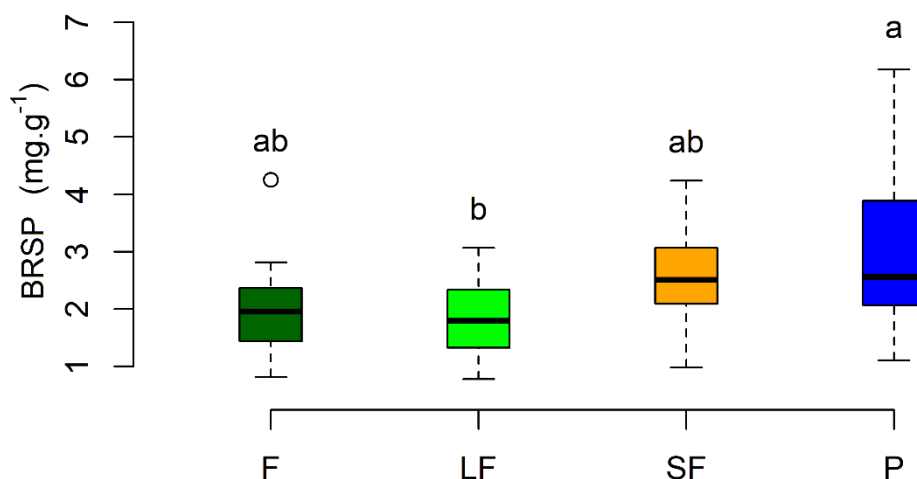


Figura 6. Glomalina total (BRSP) para diferentes usos de solo na Amazônia Maranhense. F: Floresta natural ou fragmento florestal conservado; LF: Floresta com histórico de extração seletiva; SF: Floresta secundária; P: Pastagem. Letras diferentes indicam diferença significativa ($p < 0,05$).

Estrutura da comunidade

Apenas quatro variáveis ambientais tiveram efeito significativo para o modelo de redundância canônica; Mg, P, K e a elevação, explicando 19% da variabilidade total dos dados da comunidade (Figura 7, $p < 0,05$). O Mg e P foram as variáveis com maior fator de inflação da variância (VIF) estando associadas na construção do primeiro componente (Suplementar 5), enquanto que a elevação foi responsável pela variabilidade expressada no componente 2.

Os usos de solo dentro da DL estiveram relacionados ao gradiente de Mg, P e K com maior teor nas P seguido das SF e já com menos efeito nas florestas mais conservadas. Já na CL os usos de solo estiveram associados a elevação e ao gradiente químico com um acúmulo de nutrientes em áreas degradadas (SF e P) e com menor altitude.

Não houve destaque de espécies relevantes ($\text{scores} > 0,5$) nas análises de ordenação por causa da abundância moderada, ou alta, nas diferentes categorias de uso de solo. Portanto foram representadas só as espécies com “scores” $> 0,1$. As mais representativas pertenceram aos gêneros *Acaulospora* e *Glomus*, sendo que *Ac. scrobiculata*, *Ac. excavata* e *Ac. reducta* estiveram associadas as pastagens

dentro da DL com maiores teores de P, K e Mg, enquanto que *Gl. macrocarpum* e *Gl. trifemii* estiveram associadas às áreas mais degradadas dentro da CL no outro extremo do gradiente químico.

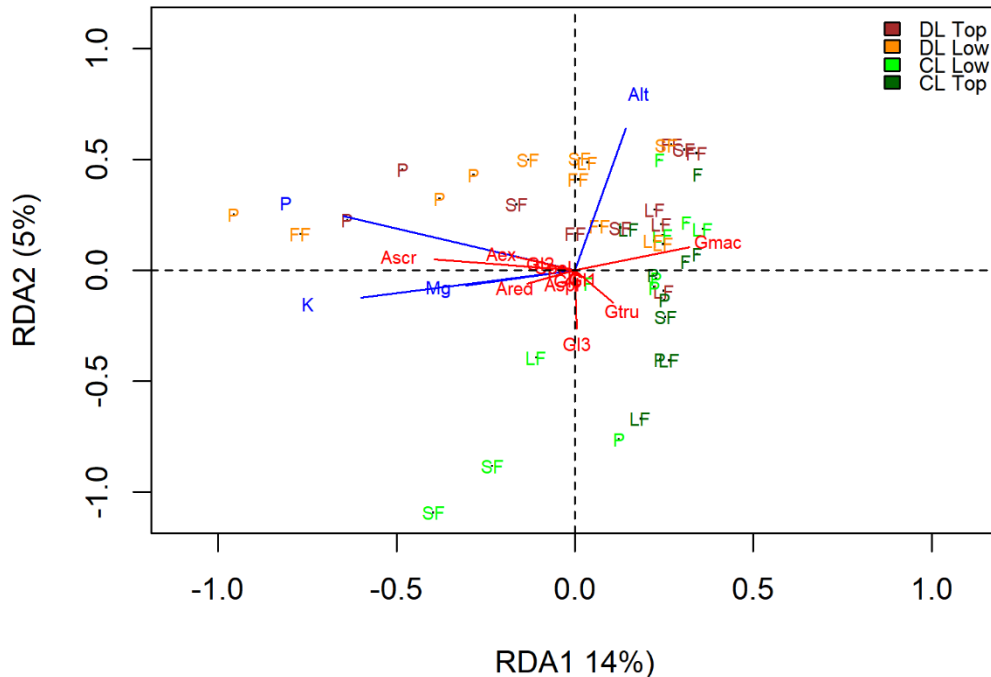


Figura 7. Resposta da comunidade de FMA a diferentes condições de Paisagem, topografia e usos do solo. As espécies representadas correspondem aos “scores” com pontuação superior ao 10%. DL, CL: Paisagem degradada e conservada. Top e Low: Terras altas e baixas. F: Floresta antiga. FF: Fragmento florestal remanescente. LF: Floresta com histórico de extração seletiva. SF: Floresta secundária. P: Pastagem.

Do grupo de variáveis selecionadas, aquelas associadas ao componente químico foram mais importantes ($p < 0.001$) explicando 14% da variabilidade, enquanto que a elevação explicou 3.3% ($p < 0.05$), Figura 8.

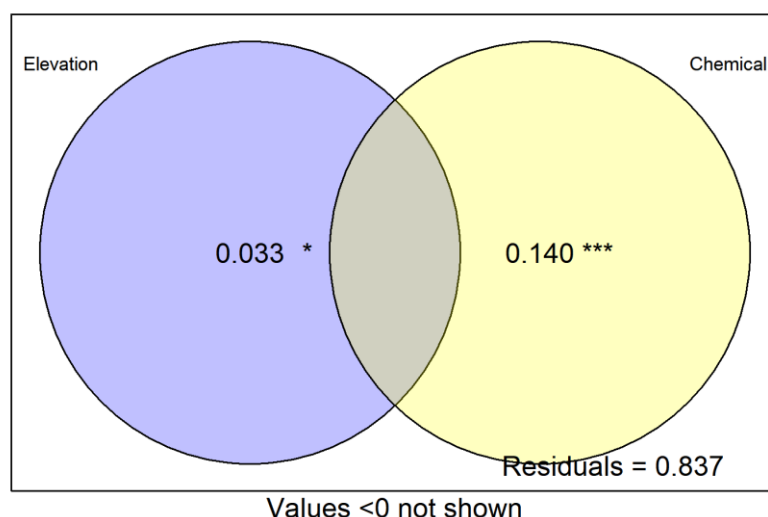


Figura 8. Partição da variância total explicada pelos conjuntos de variáveis significativas selecionadas no modelo do RDA.

DISCUSSÃO

Os fatores ambientais e espaciais são os principais determinantes do arranjo comunitário e a diversidade local dos FMA (Davison et al., 2015). Na escala local, o fator ambiental geralmente é uma consequência das atividades antrópicas como mudanças no uso do solo, que tem se tornado o alvo principal de pesquisa nos últimos anos e são consideradas responsáveis por mudanças significativas nas comunidades de FMA (Leal et al., 2013; Nobre et al., 2010; Oehl et al., 2010; Pereira et al., 2014; Reyes et al., 2019). Contudo, outros fatores menos estudados, como o tipo de topografia (Bothe et al., 2010; Gibson & Hetrick, 1988; Snyder et al., 2002; Xu et al., 2020) e efeito da paisagem (Marinho et al., 2019) também poderiam ser responsáveis por atenuar ou intensificar as respostas dos FMA em determinadas condições porque as mudanças de parâmetros físicos e químicos do solo geralmente respondem ao tipo de topografia (Posada et al., 2008).

Densidade de glomerosporos

A transformação de florestas antigas para pastagem causa um aumento significativo na abundância de glomerosporos (Leal et al., 2013; Stürmer & Siqueira, 2011) como resposta à disponibilidade de recursos. Algumas espécies generalistas com altas taxa de esporulação, são favorecidas em pastagens (Caproni, Franco,

Berbara, Trufem, et al., 2003). Os FMA podem ser classificados em três categorias de história de vida; ruderais, competidoras e tolerantes ao estresse, sendo as espécies ruderais as mais sucedidas na colonização de áreas perturbadas, e as tolerantes ao estresse as mais favorecidas em ambientes conservados (Chagnon et al., 2013).

Contudo, as respostas podem variar segundo o tipo e intensidade da perturbação porque a esporulação dos FMA pode ser reduzida significativamente pelo corte e queima da vegetação hospedeira (Longo et al., 2014), a substituição da vegetação por culturas agrícolas (Fokom et al., 2012), uso de produtos químicos (Treseder, 2004) e pastoreio (Yang et al., 2020).

O nosso estudo mostrou que além do tipo de uso de solo a densidade de glomerosporos em florestas da Amazônia oriental depende do tipo de paisagem e classe de topografia. Segundo Caproni et al. (2003) solos estéreis ou muito perturbados dificilmente são colonizados por FMA. Portanto, consideramos que a degradação ao nível da paisagem poderia afetar negativamente a colonização de espécies ruderais. A matriz da paisagem é determinante para as análises de comunidades dos FMA, como já foi evidenciado por Marinho et. al. (2019) em área de floresta tropical seca (Caatinga) considerando paisagem natural e antropizado.

Em uma matriz de paisagem conservada, a transformação de florestas em pastagem aumenta a esporulação em 10 ou 20 vezes, respaldando a hipóteses que o desmatamento pode aumentar a abundância dos FMA, devido ao incremento dos fatores de estresse ambiental nessas áreas (Longo et al., 2014; Pontes et al., 2017; Trejo et al., 2016). No entanto, esta resposta nas pastagens pode ser reduzida drasticamente (400-1000%) se as mudanças do uso acontecem dentro de uma matriz de paisagem degradada que poderia estar afetando a produção por carência de outros elementos não mensurados neste estudo.

Nossos resultados mostram que o efeito topográfico tem uma tendência de queda para um mesmo uso do solo, relacionado com a intensidade da degradação e estresse. Os FMA respondem positivamente ao efeito do relevo (Bothe et al., 2010), sendo este um efeito vertical de estresse, que pode aumentar a diversidade, em condições ideais (Xu et al., 2020). No entanto, áreas muito elevadas também podem

ter o efeito contrário (Posada et al., 2008) por limitar algumas condições básicas (e.g. nutrientes, temperatura) para o hospedeiro. Segundo Snyder et al (2002) o efeito topográfico pode ser temporal, com alguns anos sendo mais importantes do que outros, tal vez pelas mudanças climáticas globais.

Mudanças na produção de esporos podem, portanto, estar relacionadas com o sucesso de certas espécies às respostas das pressões ambientais causadas pelo estresse em determinados usos do solo. Por exemplo *F. geosporum* esporula mais em áreas altas, enquanto que *Cl. etunicatum*, *Se. constrictum* e *Rh. fasciculatum* produzem mais esporos nas áreas mais baixas (Gibson & Hetrick, 1988).

Riqueza e Diversidade de FMA

Para o Bioma Amazônia o número de espécies reportado varia entre 23-61 (Leal et al., 2009; Stürmer & Siqueira, 2011) sendo o número de morfoespécies totais encontrados neste estudo (48) o segundo mais alto já reportado para o Bioma.

Geralmente altos valores de riqueza e diversidade estão associados as perturbações das florestas antigas (Vasconcellos et al., 2016). Nossos resultados ao igual que os reportados por Reyes *et al.* (2019) e Stürmer e Siqueira (2011) mostram que florestas menos perturbadas apresentam menor riqueza de espécies (13-15) e diversidade.

A transformação de florestas para pastagens aumento em um 50% a riqueza total de FMA. Valores aproximados aos encontrados neste estudo para áreas de pastagens também tem sido reportado por Stürmer e Siqueira (2011) para pastagens na Amazônia ocidental brasileira.

Já as florestas secundárias dentro da paisagem conservada da ReBio do Gurupi apresentaram os maiores valores de riqueza de espécies de FMA (29), bem diferente do valor para o mesmo tipo de floresta na paisagem degradada (13). Florestas secundárias jovens e avançadas da Amazônia ocidental podem duplicar o valor da riqueza observada nas pastagens (Stürmer & Siqueira, 2011), no entanto nesta região mais seca a riqueza máxima já reportada para florestas secundárias jovens foi 23 (Reyes et al., 2019).

Ac. morrowiae, *Gl. glomerulatum*, *Gl. macrocarpum* e *Gl. trufemii* estiveram presentes em todos os tipos de uso de solo, coincidindo com os resultados de Reyes et al. (2019) para a mesma região, no entanto estes resultados diferem dos reportados por Stürmer e Siqueira (2011) que mostram maior especificidade para certos tipos de uso de solo.

Em florestas tropicais as famílias Acaulosporaceae e Glomeraceae apresentam as taxas mais comuns em diferentes usos de solo, seguido pelo gênero *Gigaspora* e as famílias Racocetraceae e Scutellosporaceae (Tabela 3).

Tabela 3: Riqueza de principais taxa de FMA para diferentes usos de solo da região tropical. F: floresta antiga, FS: floresta secundária, P: pastagem. *Coleta em paisagem degradada.

Localidade	Uso do solo	Acaulosporaceae	Glomeraceae	<i>Gigaspora</i>	Racocetraceae	Scutellosporaceae	Outras famílias
Asia							
China ¹	F	9	13	1		0	2
África							
Costa do Marfim ²	F	4	4		2		2
Camarões ³	F	5	5		2		2
Camarões ⁴	FS	5	5		2		2
América Central							
Costa Rica/Nicaragua ⁵	F	9	6	1	2	1	3
Costa Rica/Nicaragua ⁵	P	9	6		1	1	3
Costa Rica ⁶	F	4	5	1	1	1	3
Costa Rica ⁶	P	5	5	1	1		4
Costa Rica ⁷	F	5	0	1	2		1
México ⁸	F	4	6	3			3
México ⁸	P	3	6	1			2
México ⁹	F	2	5	2		1	0
México ⁹	P	2	5	3	1	1	0
México ¹⁰	F	10	6	3	3	1	4
México ¹¹	F	2	3	1			0
México ¹¹	FS	2	3				0
Panama ¹²	F	0	4	0			0
Sul América							
Colômbia ¹³		3	2	1			1
Brasil ¹⁴	F	2	4				1
Brasil ¹⁴	FS	2	6	2		1	5
Brasil ¹⁵	F	2		1			
Brasil ¹⁵	FS	6	1				3

Tabela 3. Continuação

Localidade	Uso do solo	Acaulosporaceae	Glomeraceae	<i>Gigaspora</i>	Racocetraceae	Scutellosporaceae	Outras famílias
Brasil ¹⁵	P	4					2
Brasil ¹⁶	F	9	6		1		6
Brasil ¹⁶	FS	15	11		1		2
Brasil ¹⁶	P	9	2		1		5
Brasil ¹⁷	F	8	2	0			6
Brasil ¹⁷	P	9	2		1		5
Brasil (Este estudo)	F	0	4	1	1	1	
Brasil (Este estudo)	F*	5	6	1			
Brasil (Este estudo)	FS	7	6		1	1	2
Brasil (Este estudo)	FS*	4	5			2	2
Brasil (Este estudo)	P	6	4	1		1	2
Brasil (Este estudo)	P*	7	6	1	1	2	2

(Zhao et al., 2003)¹, (Wilson et al., 1992)², (Mason et al., 1992)³, (Musoko et al., 1994)⁴, (Picone, 2000)⁵, (Johnson & Wedin, 1997)⁶, (Lovelock et al., 2003)⁷, (Gavito et al., 2008)⁸, (Aguilar-Fernández et al., 2009)⁹, (Violi et al., 2008)¹⁰, (Guadarrama & Álvarez-Sánchez, 1999)¹¹, (Mangan et al., 2004)¹², (Peña-Venegas et al., 2007)¹³, (Caproni, Franco, Berbara, Trufem, et al., 2003)¹⁴, (Leal et al., 2009)¹⁵, (Stürmer & Siqueira, 2011)¹⁶, (Leal et al., 2013)¹⁷

No continente africano, Centro América e Algumas florestas de sul América a família Racocetraceae tem mais relevância do que o achado no nosso estudo. Já taxa dentro da família Scutellosporaceae teve mais relevância na composição de FMA para a Amazônia oriental brasileira.

O tipo de topografia mostrou não ser importante como determinador da diversidade, riqueza e composição de espécies, a pesar de vários estudos mostrarem que os FMA respondem a mudanças no fator elevação (Bothe et al., 2010; Gibson & Hetrick, 1988; Posada et al., 2008; Xu et al., 2020).

A pesar dos parâmetros físicos e químicos estarem relacionados com o relevo (Posada et al., 2008), o efeito do uso do solo influencia mais significativamente os índices de diversidade (D. K. A. da Silva et al., 2015; Pereira et al., 2014) e riqueza (Leal et al., 2009) com tendência de aumento em áreas desmatadas e/ou, eventualmente, degradadas. Este efeito foi evidenciado na paisagem conservada, mas foi atenuado na paisagem degradada mostrando uma diminuição das respostas de esporulação das espécies em condições mais extremas.

Eventos de degradação significativos podem causar também perda da riqueza e diversidade (Bonfim et al., 2013), principalmente quando há fogo frequente (Longo et al., 2014). O mecanismo que provoca isto pode ser a eliminação da planta hospedeira ou pela alta importância da diversidade de árvores hospedeiras nas florestas conservadas (He et al., 2019). Nesse caso considerasse que as plantas poderiam ser inclusive mais importantes que os parâmetros físicos e químicos (Mendoza et al., 2002).

Conteúdo de Glomalina: Proteína total do solo (BRSP) e facilmente extraível (EE-BRSP) reativas ao Bradford

Em florestas tropicais 50% da glomalina recalitra após 400 dias (Rillig et al., 2001). A lenta taxa de substituição (6-42, anos, Rilling et al. 2001) pode estar relacionada a sua toxicidade (Purin & Rillig, 2007), adesão ao solo (Rillig, 2004) e/ou ao seu comportamento análogo às hidrofobinas (Rillig, 2005). Eventualmente, a transformação de florestas em pastagens não causa mudanças no teor de glomalina (Rillig, 2004), inclusive em ambientes tropicais (Reyes et al., 2019), onde a elevada

temperatura e precipitação, poderiam afetar mais as áreas com menor cobertura vegetal.

A idade e tipo de substrato, clima, composição de espécies de FMA e tipo de hospedeiro podem ser os principais fatores que influenciam a produção de glomalina (Rillig et al., 2001). A glomalina facilmente extraível, de produção mais recente (Koide & Peoples, 2013; Lovelock et al., 2004), apresenta ligações menos forte ao solo (Staunton et al., 2020) e, portanto, sendo mais vulnerável as mudanças do que à glomalina total. Nossos resultados mostram que os teores de EE-BRSP só respondem a mudanças no uso do solo em paisagens relativamente degradadas. Já a BRSP só é significativamente menor nas florestas com extração seletiva.

Neste estudo não foi possível estimar a diversidade de plantas hospedeiras relacionadas aos FMA, por tanto carecemos de análises que determinem quanto da variabilidade dos dados é explicada por esse componente. A estimativa da diversidade de glomerosporos coletados para essa época mostram dominância dos gêneros *Glomus*, *Funneliformis* e *Acaulospora*, três dos principais gêneros dominantes em florestas tropicais (Reyes et al., 2019; Stürmer & Siqueira, 2011; Vasconcellos et al., 2016).

A produção de glomalina varia segundo o gênero e a espécie (Bedini et al., 2009; Wright et al., 1996). Tem sido mostrado que espécies pertencentes ao gênero *Glomus* produzem mais glomalina total por terem mais biomassa de hifas (Wright et al. 1996). Em florestas tropicais de Costa Rica *Ac. morrowiae* foi considerada a espécie dominante e com maior rendimento em produção de glomalina total (Lovelock et al., 2004). Nossos resultados mostram que *Acaulospora* spp. dominam as pastagens dentro de paisagem degradadas, enquanto *Glomus* e *Funneliformis* são mais dominantes nas pastagens da paisagem conservadas. A intensificação do tipo de manejo pode favorecer a dominância de *Acaulospora* spp. nas áreas de pastagem (Stürmer & Siqueira, 2011).

A glomalina total e facilmente extraível respondem positivamente ao aumento de Ca^{+2} , Mg^{+2} (Rillig et al., 2003). O aumento no teor de Ca^{+2} está associado à alcalinidade do solo, retardando o tempo de degradação da glomalina (Wright et al., 1996) mas causando uma queda da produção (Rillig et al., 2003). Por outro lado,

tamanho de partículas menores incentivam a produção de glomalina total em detrimento da produção de hifas (Rillig & Steinberg, 2002). Portanto, solos argilosos (Wright & Upadhyaya, 1998) e com agregados maiores (Wright et al., 2007) apresentam maior teor de glomalina total.

A glomalina está constituída por aproximadamente 60% de carboidratos (Wright & Upadhyaya, 1998), relacionada diretamente com o teor de carbono do solo (Rillig et al., 2003; Wright et al., 2007) sendo responsável pelo principal aporte para o sistema (Bedini et al., 2009). Nossos resultados confirmam uma relação significativa da BRSP com o conteúdo do C do solo.

Por outro lado, a queda no teor de EE-BRSP esteve relacionada com aumento do Na^+ , indicando um possível aumento da toxicidade. Apesar de pequenas concentrações de Na^+ incentivam a produção de glomalina, quantidades elevadas tornam-se tóxicas (Hammer & Rillig, 2011). Em florestas de Alcântara (Maranhão, Brasil) é o Al^{+3} o principal responsável pela queda no teor de glomalina (Reyes et al., 2019).

O efeito aparente do uso pode surgir de outras propriedades do solo (Staunton et al., 2020), portanto é também provável observar mudanças nos teores de Na^+ , Ca^{+2} e areia numa mesma categoria de uso do solo que podem afetar a produção de glomalina, limitando a observação das respostas aos filtros ambientais mais do que às categorias de fatores selecionados para o nosso modelo de análises de variância.

Estrutura da comunidade

Em florestas da Amazônia oriental poucas variáveis explicam significativamente o arranjo comunitário dos FMA (Reyes et al., 2019). A melhor competitividade de algumas espécies em determinadas condições de nutrientes causa uma diferenciação significativa nas análises. O efeito da disponibilidade de nutrientes sobre os FMA pode ser determinante para a proliferação de certos grupos funcionais (Treseder, 2005). Espécies dentro do gênero *Rhizoglossus* são sucedidas em condições de baixo carbono, enquanto as do *Acaulospora* estão associadas a maior disponibilidade de fósforo (Treseder, 2005). Já os gêneros *Gigaspora* e *Scutellospora* são mais sucedidos em ambientes com menor teor de N (Treseder, 2005).

A família Acaulosporaceae é quem apresenta a maior quantidade de espécies generalistas na Amazônia brasileira, com espécies como *Ac. foveata*, *Ac. rehmi*, *Ac. tuberculata*, *K. colombiana* e *K. spinosa* reportadas em diferentes usos de solo e associadas a vários hospedeiros (Caproni et al., 2005; Caproni, Franco, Berbara, Granha, et al., 2003; Caproni, Franco, Berbara, Trufem, et al., 2003; Freitas et al., 2014; Leal et al., 2009, 2013; Nobre et al., 2021; Reyes et al., 2019; Stürmer & Siqueira, 2011). Outras espécies como *Am. leptoticha* e *Ar. trappei* também tem sido reportadas tanto em ambientes conservados como perturbados da Amazônia brasileira (Caproni et al., 2005; Caproni, Franco, Berbara, Granha, et al., 2003; Freitas et al., 2014; Leal et al., 2009; Reyes et al., 2019; Stürmer & Siqueira, 2011).

Dentro da família Glomeraceae *Rh. clarum* e *Rh. intraradices* destacam pela sua ocorrência tanto em áreas de pastagem, SAF, culturas, florestas secundárias e florestas antigas. Estudos anteriores também indicaram uma alta capacidade de colonização que tem *C. corymbiforme* e *D. spurca*, ambas pertencentes a família Diversisporaceae e sendo reportados em diferentes usos de solo da Amazônia brasileira (Caproni et al., 2005; Caproni, Franco, Berbara, Granha, et al., 2003; Freitas et al., 2014; Leal et al., 2009, 2013; Reyes et al., 2019; Stürmer & Siqueira, 2011).

Na Amazônia oriental brasileira, seis espécies pertencentes à família Glomeraceae dominam florestas com diferentes idades, elas são *F. geosporum*, *F. halonatum*, *Gl. ambisporum*, *Gl. glomerulatum*, *Gl. macrocarpum* e *Gl. trufemii* (Reyes et al., 2019). Na ReBio do Gurupi são exatamente essas mesmas espécies as que apresentam ocorrência em todos os usos do solo avaliado, no entanto, *Gl. glomerulatum*, *Gl. macrocarpum* e *Gl. trufemii* proliferaram melhor nas pastagens.

Estas espécies generalistas (Jefwa et al., 2012; Reyes et al., 2019) caracterizam-se pela rápida propagação e adaptabilidade (Daniell et al., 2001). Contudo, nossos resultados mostram que *A. scrobiculata*, *A. reducta* e *A. excavata* estão associadas a maior conteúdo de Mg, P e K. Enquanto *Gl. macrocarpum* e *Gl. trufemii* e *Glomus* sp3 preferem áreas com teores moderados ou mais baixos desses nutrientes. Isto mostra a importância do componente químico na determinação da composição e estrutura da comunidade.

Um gradiente de nutrientes pode ser criado após o processo de desmatamento, principalmente quando há transformação das florestas para áreas de pastagem mediante corte e uso do fogo (Fearnside & Barbosa, 1998). Após um mês do evento de queima há um aumento significativo nos teores de Ca, Mg e P nos primeiros 10cm do solo (Neto et al., 2019).

Tem sido mostrado que o fogo não tem efeito significativo na densidade de *Rh. aggregatum* e *Sc. coremoides*, mas tem um efeito negativo causando uma diminuição de 30% da densidade de *A. scrobiculata* e aumentou em 100% a densidade de *Se. constrictum* (Longo et al., 2014). Vilariño and Arines (1993) indicaram que o fogo favoreceu também a produção de esporos de *A. scrobiculata* em 63%, enquanto que eventuais cortes (pastoreio) podem até duplicar a densidade. Algumas espécies de *Acaulospora* ocorrem exclusivamente na fase regenerativa, onde o teor de P duplica o teor da floresta nativa (D. K. A. da Silva et al., 2015).

Na Reserva Biológica do Gurupi as mudanças de uso de solo e o tipo de paisagem parecem atuar em diferentes escalas criando condições de nichos e disponibilidade de nutrientes que regulam a estrutura comunitária. O uso do solo tem mostrado, adicionalmente, ser mais importante na regulação de parâmetros de riqueza e diversidade que o efeito da paisagem e o tipo de topografia só.

CONCLUSÃO

O desmatamento e degradação florestal afetam a composição da comunidade de fungos micorrízicos arbusculares aumentando sua abundância e diversidade.

O efeito topográfico foi verificado apenas nas florestas secundárias relacionando-se positivamente com a densidade de glomerosporos e a presença de certas espécies FMA.

A degradação a nível de paisagem acentua os efeitos das mudanças de uso de solo podendo inclusive suprimir as respostas de produção de glomerosporos e causando aumentos atípicos no teor de glomalina para certos usos de solo.

REFERÊNCIAS

- Aguilar-Fernández, M., Jaramillo, V. J., Varela-Fregoso, L., & Gavito, M. E. (2009). Short-term consequences of slash-and-burn practices on the arbuscular mycorrhizal fungi of a tropical dry forest. *Mycorrhiza*, 19(3), 179–186. <https://doi.org/10.1007/s00572-009-0229-2>
- Alvares, C. A., Stape, J. L., Sentelhas, P. C., Gonçalves, J. L. M., & Sparovek, G. (2013). Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22(6), 711–728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- Ayres, I., & Guerra, R. A. T. (1981). Água como fator limitante na distribuição de minhocas (Annelida, Oligochaeta) da Amazônia central. *Acta Amazonica*, 11(1), 77–86.
- Bedini, S., Pellegrino, E., Avio, L., Pellegrini, S., Bazzoffi, P., Argese, E., & Giovannetti, M. (2009). Changes in soil aggregation and glomalin-related soil protein content as affected by the arbuscular mycorrhizal fungal species *Glomus mosseae* and *Glomus intraradices*. *Soil Biology and Biochemistry*, 41(7), 1491–1496. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.04.005>
- Birhane, E., Sterck, F. J., Fetene, M., Bongers, F., & Kuyper, T. W. (2012). Arbuscular mycorrhizal fungi enhance photosynthesis, water use efficiency, and growth of frankincense seedlings under pulsed water availability conditions. *Oecologia*, 169(4), 895–904. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2258-3>
- Bonfim, J. A., Vasconcellos, R. L. F., Stürmer, S. L., & Cardoso, E. J. B. N. (2013). Arbuscular mycorrhizal fungi in the Brazilian Atlantic forest: A gradient of environmental restoration. *Applied Soil Ecology*, 71, 7–14. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.04.005>
- Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2018). *Numerical ecology with R* (2nd ed.). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-71404-2>
- Borcard, D., Legendre, P., & Drapeau, P. (1992). Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73(3), 1045–1055. <https://doi.org/10.2307/1940179>
- Bothe, H., Turnau, K., & Regvar, M. (2010). The potential role of arbuscular mycorrhizal fungi in protecting endangered plants and habitats. *Mycorrhiza*, 20(7), 445–457. <https://doi.org/10.1007/s00572-010-0332-4>
- Bradford, M. M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72(1–2), 248–254. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(76\)90527-3](https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3)
- Capobianco, J. P. R. (2002). Amazônia Brasileira. In I. Socioambiental (Ed.), *Biodiversidade Brasileira: Avaliação e identificação de áreas e ações prioritárias para conservação, utilização sustentável e repartição dos benefícios da biodiversidade nos biomas brasileiros* (MMA/SBF, pp. 19–132).

- Caproni, A. L., Franco, A. A., Berbara, R. L. L., Granha, J. R. D. de O., & Marinho, N. F. (2005). Fungos micorrízicos arbusculares em estéril revegetado com *Acacia mangium*, após mineração de bauxita. *Revista Árvore*, *29*(3), 373–381. <https://doi.org/10.1590/s0100-67622005000300004>
- Caproni, A. L., Franco, A. A., Berbara, R. L. L., Granha, J. R. D. de O., Ribeiro, E. M. da S., & Saggin Júnior, O. J. (2003). Capacidade infectiva de fungos micorrízicos arbusculares em áreas reflorestadas após mineração de bauxita no Pará. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, *38*(8), 937–945. <https://doi.org/10.1590/s0100-204x2003000800006>
- Caproni, A. L., Franco, A. A., Berbara, R. L. L., Trufem, S. B., Granha, J. R. D. de O., & Monteiro, A. B. (2003). Ocorrência de fungos micorrízicos arbusculares em áreas revegetadas após mineração de bauxita em Porto Trombetas, Pará. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, *38*(12), 1409–1418. <https://doi.org/10.1590/s0100-204x2003001200007>
- Chagnon, P. L., Bradley, R. L., Maherali, H., & Klironomos, J. N. (2013). A trait-based framework to understand life history of mycorrhizal fungi. *Trends in Plant Science*, *18*(9), 484–491. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.05.001>
- Collins, C. D., & Foster, B. L. (2009). Community-level consequences of mycorrhizae depend on phosphorus availability. *Ecology*, *90*(9), 2567–2576. <https://doi.org/10.1890/08-1560.1>
- da Silva, D. K. A., Coutinho, F. P., Escobar, I. E. C., de Souza, R. G., Oehl, F., Silva, G. A., Cavalcante, U. M. T., & Maia, L. C. (2015). The community of arbuscular mycorrhizal fungi in natural and revegetated coastal areas (Atlantic Forest) in northeastern Brazil. *Biodiversity and Conservation*, *24*(9), 2213–2226. <https://doi.org/10.1007/s10531-015-0968-7>
- Daniell, T. J., Husband, R., Fitter, A. H., & Young, J. P. W. (2001). Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi colonising arable crops. *FEMS Microbiology Ecology*, *36*(2–3), 203–209. [https://doi.org/10.1016/S0168-6496\(01\)00134-9](https://doi.org/10.1016/S0168-6496(01)00134-9)
- Davison, J., Moora, M., Öpik, M., Adholeya, A., Ainsaar, L., Bâ, A., Burla, S., Diedhiou, A. G., Hiiesalu, I., Jairus, T., Johnson, N. C., Kane, A., Koorem, K., Kochar, M., Ndiaye, C., Pärtel, M., Reier, Ü., Saks, Ü., Singh, R., ... Zobel, M. (2015). Global assessment of arbuscular mycorrhizal fungus diversity reveals very low endemism. *Science*, *349*(6251), 970–973. <https://doi.org/10.1126/science.aab1161>
- de Assis, D. M. A., de Melo, M. A. C., da Silva, D. K. A., Oehl, F., & da Silva, G. A. (2018). Assemblages of arbuscular mycorrhizal fungi in tropical humid and dry forests in the Northeast of Brazil. *Botany*, *96*(12), 859–871.
- de Mendiburu, F. (2020). Package ‘agricolae’: Statistical procedures for agricultural research. In *R package version 1.3-3*. <http://tarwi.lamolina.edu.pe/~fmendiburu>
- Driver, J. D., Holben, W. E., & Rillig, M. C. (2005). Characterization of glomalin as a hyphal wall component of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry*, *37*(1), 101–106. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.06.011>

- Fearnside, P. M., & Barbosa, R. I. (1998). Soil carbon changes from conversion of forest to pasture in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 108(1–2), 147–166. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00222-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00222-9)
- Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Fokom, R., Adamou, S., Teugwa, M. C., Begoude Boyogueno, A. D., Nana, W. L., Ngonkeu, M. E. L., Tchameni, N. S., Nwaga, D., Tsala Ndzomo, G., & Amvam Zollo, P. H. (2012). Glomalin related soil protein, carbon, nitrogen and soil aggregate stability as affected by land use variation in the humid forest zone of south Cameroon. *Soil and Tillage Research*, 120, 69–75. <https://doi.org/10.1016/j.still.2011.11.004>
- Fox, J., Weisberg, S., Price, B., Adler, D., Bates, D., Baud-bovy, G., Bolker, B., Ellison, S., Firth, D., Friendly, M., Gorjanc, G., Graves, S., Heiberger, R., Krivitsky, P., Laboissiere, R., Maechler, M., Monette, G., Murdoch, D., Nilsson, H., ... R-Core. (2020). Companion to Applied Regression Depends. In *R package version 3.0-8* (pp. 1–149). <https://cran.r-project.org/package=car>
- Freitas, R. de O., Buscardo, E., Nagy, L., Santos Maciel, A. B. dos, Carrenho, R., & Luizão, R. C. C. (2014). Arbuscular mycorrhizal fungal communities along a pedo-hydrological gradient in a Central Amazonian terra firme forest. *Mycorrhiza*, 24(1), 21–32. <https://doi.org/10.1007/s00572-013-0507-x>
- Gadkar, V., & Rillig, M. C. (2006). The arbuscular mycorrhizal fungal protein glomalin is a putative homolog of heat shock protein 60. *FEMS Microbiol Lett*, 263(1), 93–101. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2006.00412.x>
- Garcia, L. M. H. (2019). *β-Diversidade das comunidades de oligoquetas da Área de Endemismo de Belém* [Teses (Doutorado em Agroecologia)-Centro de Ciências Agrárias, Universidade Estadual do Maranhão]. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Gavito, M. E., Pérez-Castillo, D., González-Monterrubio, C. F., Vieyra-Hernández, T., & Martínez-Trujillo, M. (2008). High compatibility between arbuscular mycorrhizal fungal communities and seedlings of different land use types in a tropical dry ecosystem. *Mycorrhiza*, 19(1), 47–60. <https://doi.org/10.1007/s00572-008-0203-4>
- Gerdemann, J. W., & Nicolson, T. H. (1963). Spores of mycorrhizal Endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Transactions of the British Mycological Society*, 46(2), 235–244. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(63\)80079-0](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(63)80079-0)
- Gibson, D. J., & Hetrick, B. A. D. (1988). Topographic and fire effects on the composition and abundance of Va-mycorrhizal fungi in tallgrass prairie. *Mycologia*, 80(4), 433–441. <https://doi.org/10.1080/00275514.1988.12025564>
- Grilli, G., Urcelay, C., & Galetto, L. (2012). Forest fragment size and nutrient availability: Complex responses of mycorrhizal fungi in native-exotic hosts. *Plant Ecology*, 213(1), 155–165. <https://doi.org/10.1007/s11258-011-9966-3>

- Guadarrama, P., & Álvarez-Sánchez, F. J. (1999). Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest, Veracruz, Mexico. *Mycorrhiza*, *8*, 267–270.
- Hammer, E. C., & Rillig, M. C. (2011). The influence of different stresses on glomalin levels in an arbuscular mycorrhizal fungus-salinity increases glomalin content. *PLoS ONE*, *6*(12). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028426>
- He, F., Chen, H., & Tang, M. (2019). Arbuscular mycorrhizal fungal communities are influenced by host tree species on the Loess Plateau, Northwest China. *Forests*, *10*(10), 1–16. <https://doi.org/10.3390/f10100930>
- Holt, R. D., & Gaines, M. S. (1992). Analysis of adaptation in heterogeneous landscapes: Implications for the evolution of fundamental niches. *Evolutionary Ecology*, *6*(5), 433–447. <https://doi.org/10.1007/BF02270702>
- Jefwa, J. M., Okoth, S., Wachira, P., Karanja, N., Kahindi, J., Njuguni, S., Ichami, S., Mung'atu, J., Okoth, P., & Huising, J. (2012). Impact of land use types and farming practices on occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) Taita-Taveta district in Kenya. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *157*, 32–39. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.04.009>
- Jenkins, R. (1964). A rapid centrifugal-flotation technique for separating nematodes from soil. *Plant Disease Report*, *48*, 692.
- Johnson, N. C., & Wedin, D. A. (1997). Soil carbon, nutrients, and mycorrhizae during conversion of dry tropical forest to grassland. *Ecological Applications*, *7*(1), 171–182. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1997\)007\[0171:SCNAMD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1997)007[0171:SCNAMD]2.0.CO;2)
- Koide, R. T., & Peoples, M. S. (2013). Behavior of Bradford-reactive substances is consistent with predictions for glomalin. *Applied Soil Ecology*, *63*, 8–14. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2012.09.015>
- Laurence, W. F., Lovejoy, T. E., Vasconcelos, H. L., Bruna, E. M., Didham, R. K., Stouffer, P. C., Gascon, C., Bierregaard, R. O., Laurence, S. G., & Erica, S. (2002). Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology*, *16*(3), 605–618.
- Leal, P. L., Siqueira, J. O., & Stürmer, S. L. (2013). Switch of tropical Amazon forest to pasture affects taxonomic composition but not species abundance and diversity of arbuscular mycorrhizal fungal community. *Applied Soil Ecology*, *71*, 72–80. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.05.010>
- 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 Journal of Microbiology*, *40*, 111–121.
- Lekberg, Y., Koide, R. T., Rohr, J. R., Aldrich, L., & Morton, J. B. (2007). Role of niche restrictions and dispersal in the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Journal of Ecology*, *95*, 95–105. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01193.x>
- Lima, D. M., Martínez, C., & Raíces, D. S. L. (2014). An avifaunal inventory and

- conservation prospects for the Gurupi biological reserve, Maranhão, Brazil. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 22(4), 317–340.
- Longo, S., Nouhra, E., Goto, B. T., Berbara, R. L. L., & Urcelay, C. (2014). Effects of fire on arbuscular mycorrhizal fungi in the Mountain Chaco Forest. *Forest Ecology and Management*, 315, 86–94. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.12.027>
- 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(2), 268–279. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1166-3>
- Lovelock, C. E., Wright, S. F., Clark, D. A., & Ruess, R. W. (2004). Soil stocks of glomalin produced by arbuscular mycorrhizal fungi across a tropical rain forest landscape. *Journal of Ecology*, 92(2), 278–287. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00855.x>
- Lumini, E., Orgiazzi, A., Borriello, R., Bonfante, P., & Bianciotto, V. (2010). Disclosing arbuscular mycorrhizal fungal biodiversity in soil through a land-use gradient using a pyrosequencing approach. *Environmental Microbiology*, 12(8), 2165–2179. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2009.02099.x>
- Mangan, S. A., Eom, A. H., Adler, G. H., Yavitt, J. B., & Herre, E. A. (2004). Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi across a fragmented forest in Panama: Insular spore communities differ from mainland communities. *Oecologia*, 141(4), 687–700. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1684-2>
- Marinho, F., Oehl, F., da Silva, I. R., Coyne, D., Veras, J. S. da N., & Maia, L. C. (2019). High diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in natural and anthropized sites of a Brazilian tropical dry forest (Caatinga). *Fungal Ecology*, 40, 82–91. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2018.11.014>
- Mason, P. A., Musoko, M. O., & Last, F. T. (1992). Short-term changes in vesiculararbuscular mycorrhizal spore populations in Terminalia plantations in Cameroon. In D. J. Read, D. H. Lewis, H. J. Fitter, & I. J. Alexander (Eds.), *Mycorrhizas in Ecosystems* (CAB Intern, pp. 261–267).
- Mendoza, R. E., Goldmann, V., Rivas, J., Escudero, V., Pagani, E., Collantes, M., & Marbán, L. (2002). Poblaciones de hongos micorrízicos arbusculares en relación con las propiedades del suelo y de la planta hospedante en pastizales de Tierra del Fuego. *Ecología Austral*, 12, 105–116.
- Moreira, A., & Fageria, N. K. (2009). Soil chemical attributes of Amazonas State, Brazil. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 40(17–18), 2912–2925. <https://doi.org/10.1080/00103620903175371>
- Muniz, F. H. (2008). Padrões de floração e frutificação de árvores da Amazônia Maranhense. *Acta Amazonica*, 38(4), 617–626. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672008000400004>
- Musoko, M., Last, F. T., & Mason, P. A. (1994). Populations of spores of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in undisturbed soils of secondary semideciduous

- moist tropical forest in Cameroon. *Forest Ecology and Management*, 63(2–3), 359–377. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(94\)90117-1](https://doi.org/10.1016/0378-1127(94)90117-1)
- Neto, E. C. S., Pereira, M. G., Frade, E. F., Da Silva, S. B., De Carvalho, J. A., & Dos Santos, J. C. (2019). Temporal evaluation of soil chemical attributes after slash-and-burn agriculture in the western Brazilian Amazon. *Acta Scientiarum - Agronomy*, 41(1), 1–10. <https://doi.org/10.4025/actasciagron.v41i1.42609>
- Nobre, C. P., Ferraz Júnior, A. S. L., Goto, B. T., Berbara, R. L. L., & Noqueira, M. D. C. (2010). Fungos micorrízicos arbusculares em sistema de aléias no Estado do Maranhão, Brasil. *Acta Amazonica*, 40(4), 641–646. <https://doi.org/10.1590/s0044-59672010000400002>
- Nobre, C. P., Lázaro, M. L., Espirito Santo, M. M., Pereira, M. G., & Berbara, R. L. L. (2015). Agregação, glomalina e carbono orgânico na chapada do Araripe, Ceará, Brasil. *Revista Caatinga, Mossoró*, 28(1), 138 –147. <http://periodicos.ufersa.edu.br/index.php/sistema>
- Nobre, C. P., Reyes, H. A., Ferreira, P. F. A., Silva, L. C., & Gehring, C. (2021). Fungos Micorrízicos Arbusculares no Maranhão. In R. M. R. Gualter & A. R. L. Miranda (Eds.), *A ciência do solo no progresso técnico-científico e sustentável no Maranhão: um panorama das pesquisas em seus agroecossistemas* (1st ed., pp. 84–101). Acadêmica Editorial.
- Oehl, F., Laczko, E., Bogenrieder, A., Stahr, K., Bösch, R., van der Heijden, M., & Sieverding, E. (2010). Soil type and land use intensity determine the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 42, 724–738. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.01.006>
- Oehl, F., Sieverding, E., Palenzuela, J., Ineichen, K., & da Silva, G. A. (2011). Advances in Glomeromycota taxonomy and classification. *IMA Fungus*, 2(2), 191–199.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., & Wagner, H. (2019). vegan: community ecology package. R package version 2.5-2. *Cran R*.
- Peña-Venegas, C. P., Cardona, G. I., Arguelles, J. H., & Arcos, A. L. (2007). Micorrizas arbusculares del sur de la Amazonia Colombiana y su relación con algunos factores fisicoquímicos y biológicos del suelo. *Acta Amazonica*, 37(3), 327–336.
- 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. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 185, 245–252. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.01.005>
- Peres-Neto, P. R., Legendre, P., Dray, S., & Borcard, D. (2006). Variation Partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, 87(10), 2614–2625.
- Picone, C. (2000). Diversity and abundance of arbuscular-mycorrhizal fungus spores

- in tropical forest and pasture. *Biotropica*, 32(4), 734. [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)
- Pinel-Alloul, B., Niyonsenga, T., & Legendre, P. (1995). Spatial and environmental components of freshwater zooplankton structure. *Ecoscience*, 2(1), 1–19. <https://doi.org/10.1080/11956860.1995.11682263>
- Pontes, J. S., Oehl, F., Pereira, C. D., Machado, C. T. T., Coyne, D., da Silva, D. K. A., Maia, L. C., de Pontes, J. S., Oehl, F., Pereira, C. D., de Toledo Machado, C. T., Coyne, D., da Silva, D. K. A., & Maia, L. C. (2017). Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the Brazilian's Cerrado and in soybean under conservation and conventional tillage. *Applied Soil Ecology*, 117–118, 178–189. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.04.023>
- Posada, R. H., Franco, L. A., Ramos, C., Plazas, L. S., Suárez, J. C., & Álvarez, F. (2008). Effect of physical, chemical and environmental characteristics on arbuscular mycorrhizal fungi in *Brachiaria decumbens* (Stapf) pastures. *Journal of Applied Microbiology*, 104(1), 132–140. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2007.03533.x>
- Purin, S., & Rillig, M. C. (2007). The arbuscular mycorrhizal fungal protein glomalin: Limitations, progress, and a new hypothesis for its function. *Pedobiologia*, 51(2), 123–130. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2007.03.002>
- R Core Team. (2018). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://doi.org/3-900051-14-3>
- Redlich, S., Martin, E. A., Wende, B., & Steffan-Dewenter, I. (2018). Landscape heterogeneity rather than crop diversity mediates bird diversity in agricultural landscapes. *PLoS ONE*, 13(8), 1–14. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0200438>
- Reyes, H. A., Ferreira, P. F. A., Silva, L. C., da Costa, M. G., Nobre, C. P., & Gehring, C. (2019). Arbuscular mycorrhizal fungi along secondary forest succession at the eastern periphery of Amazonia: Seasonal variability and impacts of soil fertility. *Applied Soil Ecology*, 136, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.12.013>
- Rillig, M. C. (2004). Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation. *Canadian Journal of Soil Science*, 84(4), 355–363. <https://doi.org/10.4141/S04-003>
- Rillig, M. C. (2005). A connection between fungal hydrophobins and soil water repellency? *Pedobiologia*, 49(5), 395–399. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2005.04.004>
- Rillig, M. C., Ramsey, P. W., Morris, S., & Paul, E. A. (2003). Glomalin, an arbuscular-mycorrhizal fungal soil protein, responds to land-use change. *Plant and Soil*, 253(2), 293–299. <https://doi.org/10.1023/A:1024807820579>
- Rillig, M. C., & Steinberg, P. D. (2002). Glomalin production by an arbuscular mycorrhizal fungus: A mechanism of habitat modification? *Soil Biology and Biochemistry*, 34(9), 1371–1374. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(02\)00060-](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(02)00060-)

- Rillig, M. C., Treseder, K. K., & Allen, M. F. (2002). Global change and mycorrhizal fungi. In M. van der Heijden & I. Sanders (Eds.), *Mycorrhizal ecology* (Vol. 157, pp. 135–160). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-540-38364-2_6
- Rillig, M. C., Wright, S. F., Nichols, K. A., Smith, W. F., & Torn, M. S. (2001). Large contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to soil carbon pools in tropical forest soils. *Plant and Soil*, *233*, 167–177.
- Santos, H. G., Carvalho-Júnior, W., Dart, R. de O., Áglio, M. L. D., Sousa, J. S. de, Pares, J. G., Fontana, A., Martins, A. L. S., & de Oliveira, A. P. (2011). *O novo mapa de solos do Brasil: legenda atualizada*. Embrapa Solos.
- Schindler, F. V., Mercer, E. J., & Rice, J. A. (2007). Chemical characteristics of glomalin-related soil protein (GRSP) extracted from soils of varying organic matter content. *Soil Biology and Biochemistry*, *39*(1), 320–329. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.08.017>
- Silva, J. M. C. da, Rylands, A. B., & Fonseca, G. A. B. (2005). O destino das áreas de endemismo da Amazônia. *Megadiversidade*, *1*(1), 124–131.
- Silva Junior, C. H. L., Celentano, D., Rousseau, G. X., de Moura, E. G., Varga, I. van D., Martinez, C., & Martins, M. B. (2020). Amazon forest on the edge of collapse in the Maranhão State, Brazil. *Land Use Policy*, *97*(January), 104806. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2020.104806>
- Smith, S. E., & Read, D. (2008). The symbionts forming arbuscular mycorrhizas. In S. E. Smith & D. Read (Eds.), *Mycorrhizal Symbiosis* (3rd ed., pp. 13–41). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-012370526-6.50003-9>
- Snyder, S. R., Crist, T. O., & Friese, C. F. (2002). Variability in soil chemistry and arbuscular mycorrhizal fungi in harvester ant nests: the influence of topography, grazing and region. *Biology and Fertility of Soils*, *35*(6), 406–413. <https://doi.org/10.1007/s00374-002-0487-z>
- Souchie, E. L., Saggin-Júnior, O. J., Silva, E. M. R., Campello, E. F. C., Azcón, R., & Barea, J. M. (2006). Communities of P-solubilizing bacteria, fungi and arbuscular mycorrhizal fungi in grass pasture and secondary forest of Paraty, RJ – Brazil. *Anais Da Academia Brasileira de Ciências*, *78*(1), 183–193.
- Staunton, S., Saby, N. P. A., Arrouays, D., & Quiquampoix, H. (2020). Can soil properties and land use explain glomalin-related soil protein (GRSP) accumulation? A nationwide survey in France. *Catena*, *193*, 104620. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2020.104620>
- 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*(4), 255–267. <https://doi.org/10.1007/s00572-010-0330-6>
- ter Braak, C. J. F., & Šmilauer, P. (2002). CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (Version 4.5). *Microcomputer Power, Ithaca, New York*.

<https://doi.org/citeulike-article-id:7231853>

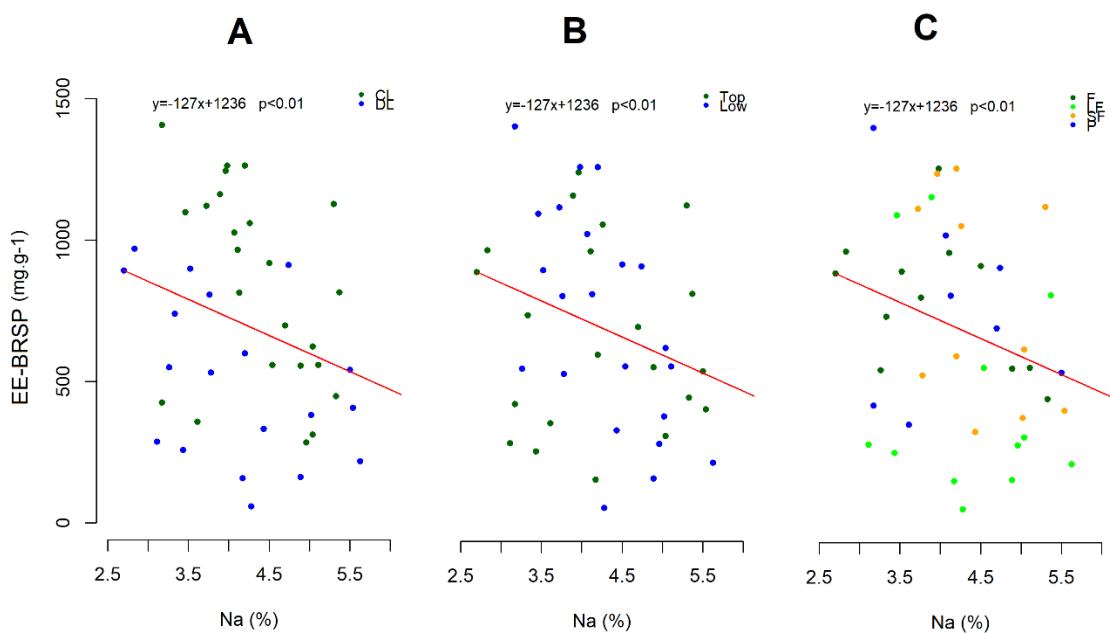
- Trejo, D., Barois, I., & Sangabriel-Conde, W. (2016). Disturbance and land use effect on functional diversity of the arbuscular mycorrhizal fungi. *Agroforestry Systems*, *90*(2), 265–279. <https://doi.org/10.1007/s10457-015-9852-4>
- Treseder, K. K. (2004). A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus, and atmospheric CO₂ in field studies. *New Phytologist*, *164*, 347–355. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01159.x>
- Treseder, K. K. (2005). Nutrient acquisition strategies of atmospheric CO₂. In *The fungal community* (pp. 713–732). CRC Press.
- Vasconcellos, R. L. F., Bonfim, J. A., Baretta, D., & Cardoso, E. J. B. N. (2016). Arbuscular mycorrhizal fungi and Glomalin-Related Soil Protein as potential indicators of soil quality in a recuperation gradient of the Atlantic Forest in Brazil. *Land Degradation & Development*, *27*, 325–334.
- Vieira, L. C., da Silva, D. K. A., Escobar, I. E. C., da Silva, J. M., de Moura, I. A., Oehl, F., & da Silva, G. A. (2020). Changes in an arbuscular mycorrhizal fungi community along an environmental gradient. *Plants*, *9*(1), 1–17. <https://doi.org/10.3390/plants9010052>
- Vilariño, A., & Arines, J. (1993). Changes on the development of *Acaulospora scrobiculata* in *Trifolium pratense* (red clover) roots and bulk substrate after plant burning. *Plant and Soil*, *148*, 7–10.
- Violi, H. A., Barrientos-Priego, A. F., Wright, S. F., Escamilla-Prado, E., Morton, J. B., Menge, J. A., & Lovatt, C. J. (2008). Disturbance changes arbuscular mycorrhizal fungal phenology and soil glomalin concentrations but not fungal spore composition in montane rainforests in Veracruz and Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management*, *254*(2), 276–290. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.08.016>
- Wilson, J., Ingleby, K., Mason, P. A., Ibrahim, K., & Lawson, G. J. (1992). Long-term changes in vesicular-arbuscular mycorrhizal spore populations in Terminalia plantations in Côte d'Ivoire. In D. J. Read, D. H. Lewis, H. J. Fitter, & I. J. Alexander (Eds.), *Mycorrhizas in Ecosystems* (CAB Intern, pp. 268–275).
- Wright, S. F., Franke-Snyder, M., Morton, J. B., & Upadhyaya, A. (1996). Time-course study and partial characterization of a protein on hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi during active colonization of roots. *Plant and Soil*, *181*, 193–203.
- Wright, S. F., Green, V. S., & Cavigelli, M. A. (2007). Glomalin in aggregate size classes from three different farming systems. *Soil and Tillage Research*, *94*(2), 546–549. <https://doi.org/10.1016/j.still.2006.08.003>
- Wright, S. F., Starr, J. L., & Paltineanu, I. C. (1999). Changes in aggregate stability and concentration of glomalin during tillage management transition. *Soil Science Society of American Journal*, *63*, 1825–1829.
- 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 and Soil, 198(1), 97–107.

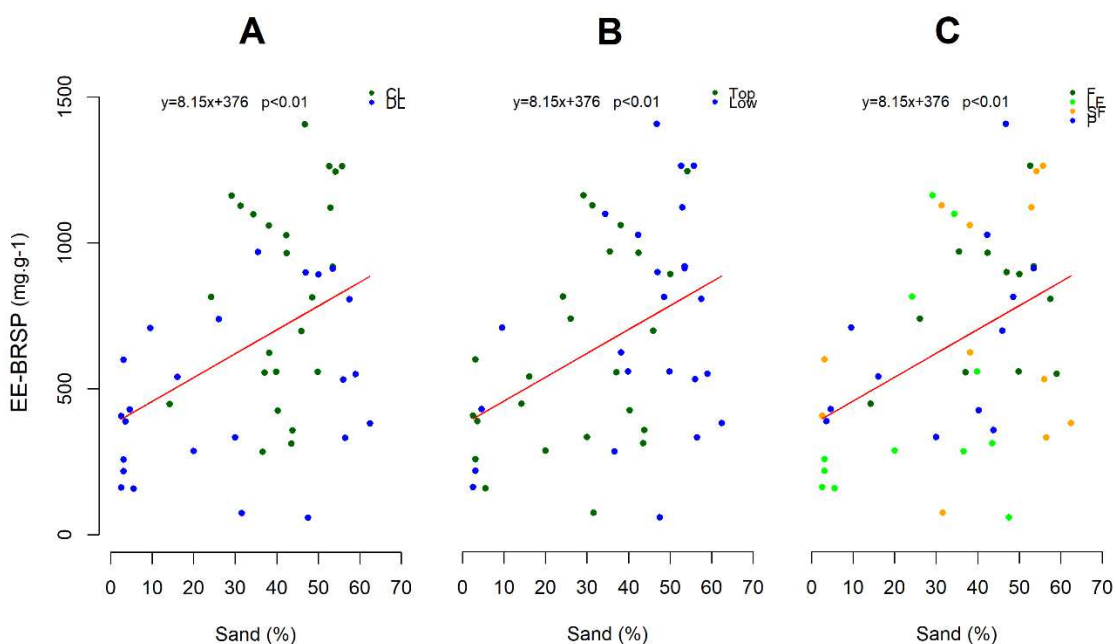
- Xu, X., Wang, X., Cleary, M., Wang, P., Lu, N., Sun, Y., & Rönnerberg, J. (2020). Slope position rather than thinning intensity affects arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) community in chinese fir plantations. *Forests*, 11, 273. <https://doi.org/10.3390/f11030273>
- Yang, X., Chen, J., Shen, Y., Dong, F., & Chen, J. (2020). Global negative effects of livestock grazing on arbuscular mycorrhizas: A meta-analysis. *Science of the Total Environment*, 708, 134553. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134553>
- Zhao, Z. W., Wang, G. ., & Yang, L. (2003). Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in tropical rainforests of Xishuangbanna, southwest China. *Fungal Diversity*, 13(June 2003), 233–242.

MATERIAL SUPPLEMENTAR

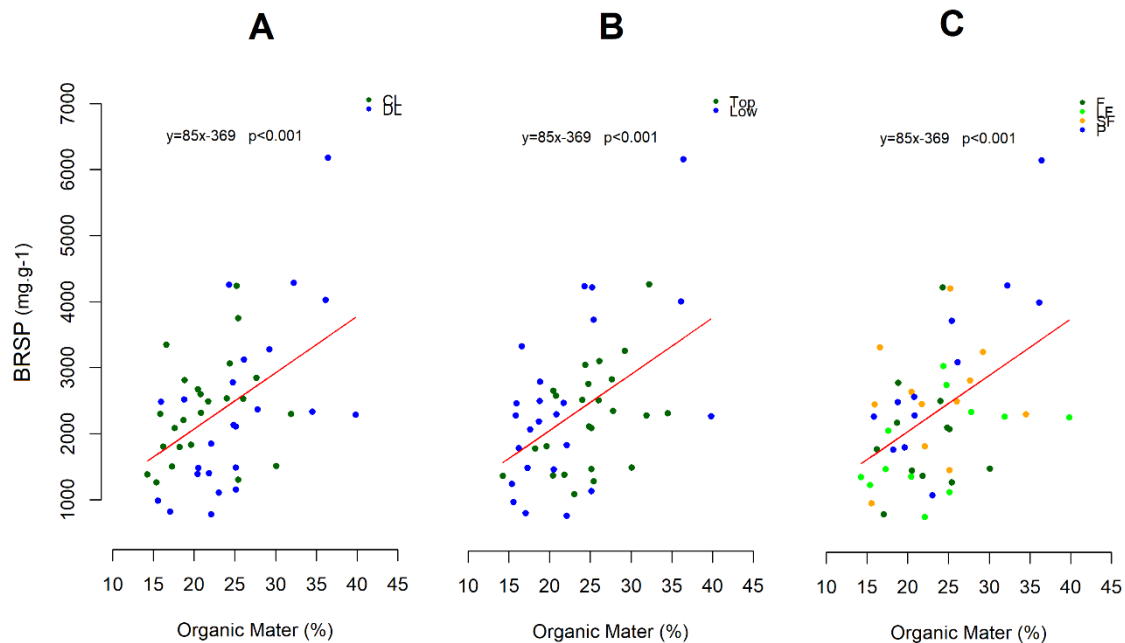
Suplementar 1: Relação do teor de glomalina facilmente extraível com o conteúdo de sódio para as diferentes condições de paisagens (A), topografia (B), e usos de solo (C). CL: Paisagem conservada. DL: Paisagem degradada. F: Floresta natural ou fragmento florestal conservado. LF: Floresta Explorada. SF: Floresta secundária. P: Pastagem. Top: Terras altas. Low: Terras baixas



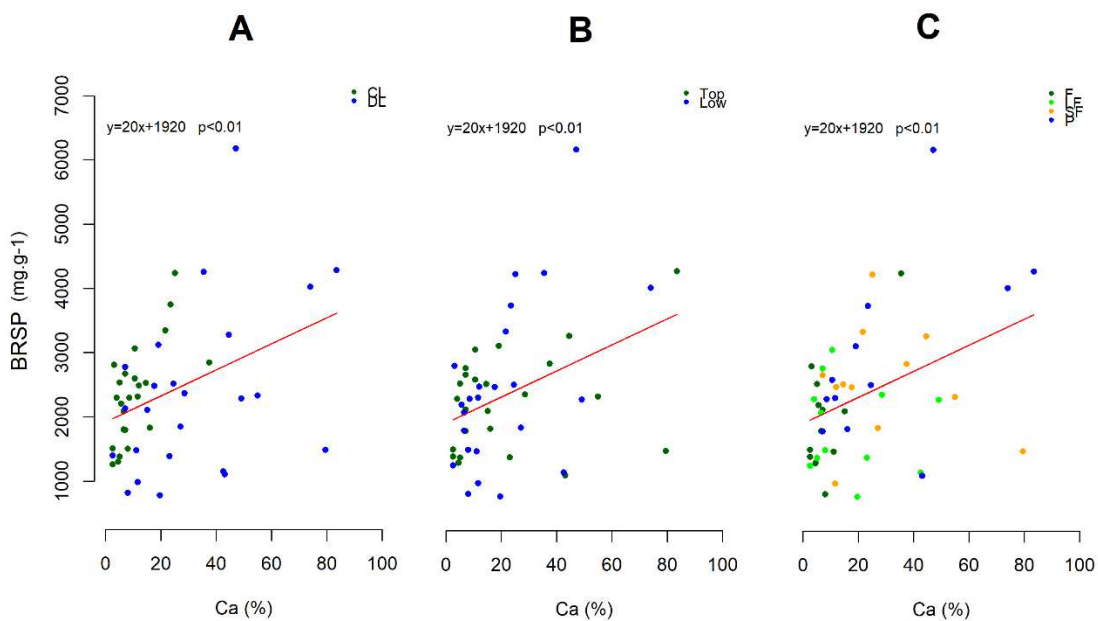
Suplementar 2: Relação do teor de glomalina facilmente extraível com o conteúdo de areia para as diferentes condições de paisagens (A), topografia (B), e usos de solo (C). CL: Paisagem conservada. DL: Paisagem degradada. F: Floresta natural ou fragmento florestal conservado. LF: Floresta Explorada. SF: Floresta secundária. P: Pastagem. Top: Terras altas. Low: Terras baixas.



Suplementar 3: Relação do teor de glomalina total com o conteúdo de matéria orgânica para as diferentes condições de paisagens, topografia, e usos de solo. CL: Paisagem conservada. DL: Paisagem degradada. F: Floresta natural ou fragmento florestal conservado. LF: Floresta Explorada. SF: Floresta secundária. P: Pastagem. Top: Terras altas. Low: Terras baixas.



Suplementar 4: Relação do teor de glomalina total com o conteúdo de Calcio para as diferentes condições de paisagens, topografia, e usos de solo. CL: Paisagem conservada. DL: Paisagem degradada. Baixo. F: Floresta natural ou fragmento florestal conservado. LF: Floresta Explorada. SF: Floresta secundária. P: Pastagem. Top: Terras altas. Low: Terras baixas.



Suplementar 5: Fator de Inflação da Variância (VIF) estimado para as variáveis significativas selecionadas por “Forward-Selection”.

