

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.

97 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 Sofia 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. Arbuscular mycorrhizal fungi of the Gurupi Biological Reserve, Eastern Brazilian Amazon.

Fig. 1. Sampling Sites in the Gurupi Biological Reserve, Eastern Brazilian Amazon. 41

Fig. 2. Species accumulation curves of arbuscular mycorrhizal fungi and estimated extrapolation using the "Jackknife 2" estimator, for different land uses (A, B) and by landscape type (C, D) in the Gurupi Biological Reserve. Conserved Old-Growth Forest (F), Logged Old-Growth Forest (LF), Secondary Forest (SF), Pasture (P), Conserved Landscape (CL), and Degraded Landscape (DL)..... 46

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

Figura 1. Localidade de amostragem entre os municípios Centro Novo do Maranhão, Bom Jardim, e Itinga do Maranhão, na Amazônia oriental (Garcia, 2019). 60

Figura 2. Esquema da coleta das amostras do solo nas áreas. 61

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). 67

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).....69

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).....70

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 ($p < 0,05$).....71

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.72

Figura 8. Partição da variância total explicada pelos conjuntos de variáveis significativas selecionadas no modelo do RDA.73

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO I. Revisão Bibliográfica.

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

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

CAPÍTULO II. Arbuscular mycorrhizal fungi of the Gurupi Biological Reserve, Eastern Brazilian Amazon.

Table 1 Location and description of sampling sites. conserved old growth forest, FF: fragmented old growth forest, LF: logged forest. SF: secondary forest. P: pasture...42

Table 2 Occurrence frequency and relative abundance of glomerospores.....43

Table 3 Indicator value index of species and life strategies found in different land use types within conserved and degraded landscapes in the Gurupi Biological Reserve, Eastern Amazonia.47

Table 4 List of arbuscular mycorrhizal fungal species reported in different land use types and host plants within the Brazilian Amazon biome.50

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

Tabela. 1: Localidade de amostragem dos FMA dentro dos municípios Centro Novo do Maranhão, Bom Jardim e Itinga do Maranhão, na Amazônia oriental.62

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.66

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.....76

MATERIAL SUPLEMENTAR**CAPÍTULO III. DIFERENTES USOS DE SOLO EM DIFERENTES PAISAGENS ALTERAM A COMUNIDADE DE FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES NA AMAZÔNIA ORIENTAL.**

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 baixas94

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 baixas94

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 baixas95

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 baixas95

Suplementar 5: Fator de Inflação da Variância (VIF) estimado para as variáveis significativas selecionadas por "Forward-Selection"96

Suplementar 6: Resumo das análises de variância para as diferentes interações....97

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
ARBUSCULAR MYCORRHIZAL FUNGI OF THE GURUPI BIOLOGICAL RESERVE, EASTERN BRAZILIAN AMAZON	34
INTRODUCTION	34
MATERIALS AND METHODS	35
RESULTS	36
DISCUSSION	36
ACKNOWLEDGMENTS	37
FUNDING	37
STATEMENTS AND DECLARATIONS	37

REFERENCES	38
CAPÍTULO III	55
DIFERENTES USOS DE SOLO EM DIFERENTES PAISAGENS ALTERAM A COMUNIDADE DE FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES NA AMAZÔNIA ORIENTAL	56
RESUMO	56
INTRODUÇÃO	57
MATERIAL E MÉTODOS	59
Área de estudo	59
Desenho experimental	60
Coleta de solo	61
Métricas da paisagem e variáveis ambientais	63
Extração e quantificação de Glomerosporos.	63
Extração e Quantificação de Glomalina.....	63
Diversidade e Composição dos FMA	64
Análises Estatísticas	64
Análises de Variância	64
Estrutura da Comunidade.....	64
RESULTADOS	65
DISCUSSÃO	72
CONCLUSÃO	82
REFERÊNCIAS	83
MATERIAL SUPLEMENTAR	93

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 importancia, 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 poucos 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).

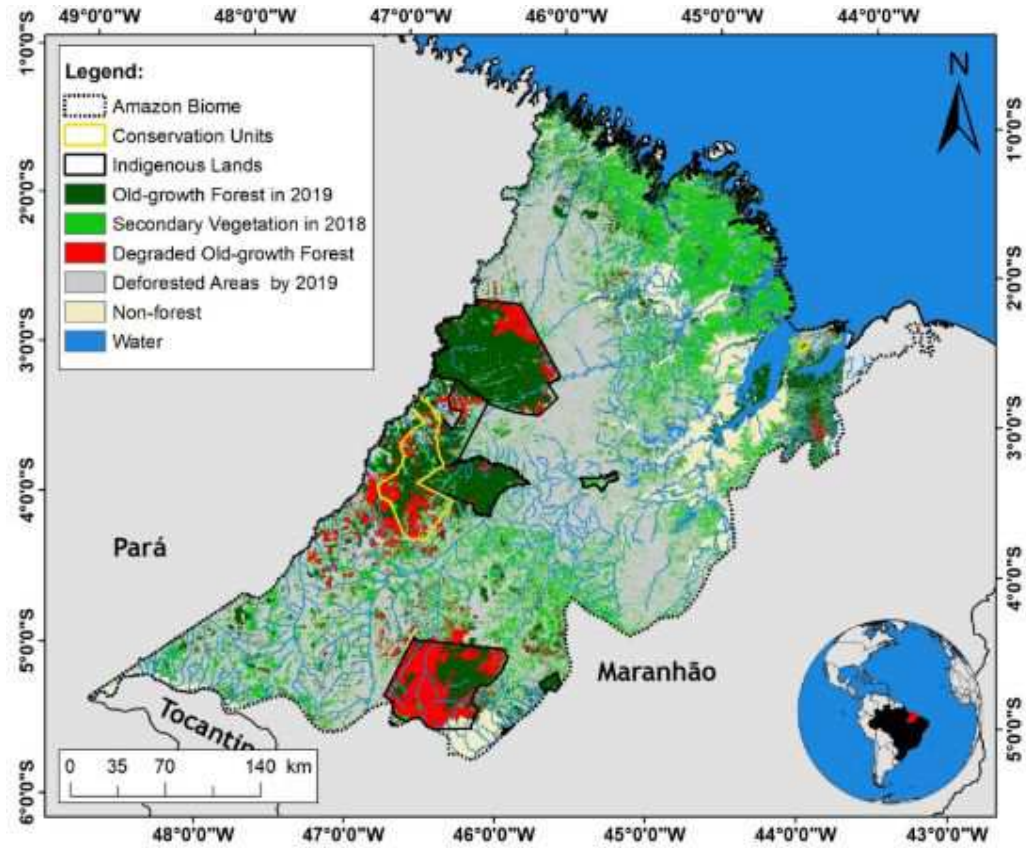


Figura 2. Cobertura florestal e degradação florestal actual na região amazônica do Maranhão (SILVA JUNIOR *et al.*, 2020a)

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 das 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	Referência
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	-	(STÜRMEER; 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	-	(STÜRMEER; SIQUEIRA, 2011)
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 simbiote 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 low endemism. **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-MONTECUBO, 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-VENEGAS, 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 Museu 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 Arbuscular mycorrhizal fungi of the Gurupi Biological Reserve, Eastern Brazilian Amazon

2
3 Lesbia Neyless Rodríguez Godoy*; <https://orcid.org/0009-0008-5855-2816>

4 Layla Gabrielle Silva Oliveira; <https://orcid.org/0009-0007-9391-2007>

5 Camila Pinheiro Nobre; <https://orcid.org/0000-0001-8137-7456>

6 Luis Manuel Hernández-García; <https://orcid.org/0000-0003-1478-4953>

7 Guillaume Xavier Rousseau*; <https://orcid.org/0000-0002-2482-4376>

8
9 Programa de Pós-Graduação em Agroecologia, Universidade Estadual do Maranhão, São Luís, Maranhão,
10 Brasil.

11 *Corresponding Authors. Mailing address: Universidade Estadual do Maranhão (UEMA), Programa de Pós-
12 Graduação em Agroecologia (PPGA), Avenida Lourenço Vieira da Silva 1000, Jardim São Cristovão, São Luís,
13 Maranhão, Brasil. CEP 65055-310. e-mails: neyless68@gmail.com, guilirous@yahoo.ca

14
15 **Abstract.** The symbiotic association between plants and Arbuscular Mycorrhizal Fungi (AMF) plays an
16 important role in the nutrient cycle and could aid in future recovery processes in degraded areas. The aim of this
17 work was to determine the richness and composition of AMF communities through morphological studies and
18 evaluate the effect of different land uses, in conserved and degraded landscapes, on the morphospecies present in
19 the Gurupi Biological Reserve (GBR) in the Eastern Brazilian Amazon. 48 soil samples were collected, during
20 2015-2017, in conserved old-growth forest, logged old-growth forest, secondary forest, and pasture from
21 conserved and degraded landscapes of the GBR. The frequency of occurrence and relative abundance of spores,
22 richness, and composition of AMF morphospecies, and importance value index were calculated. As main result
23 we found that 48 AMF morphospecies were identified, with the genera *Acaulospora* and *Glomus* being the most
24 frequent and abundant. The highest species richness was obtained in areas of the conserved landscape, with a
25 total of 42 species/morphospecies, while only 30 species/morphospecies were identified in the degraded
26 landscape. Richness was higher in pastures and secondary forests in both landscapes, and according to the
27 importance value index, 13 species were classified as indicators, eight in the conserved landscape and five in the
28 degraded one. We concluded that landscape type and changes in land use act at different scales, modifying the
29 AMF community and promoting species dominance in this region of the Brazilian Amazon. This information is
30 important as base to future restoration projects.

31 **Keywords:** *Acaulospora*, Glomeraceae, spore quantification, landscape, *Glomus*.

32
33
34
35 **INTRODUCTION**

36 The eastern Brazilian Amazon rainforest lies on soils with low natural fertility [1]. The vegetation
37 inhabiting these soils possesses mechanisms for nutrient fixation and conservation, which only function when the
38 forest structure is preserved [2]. One of these mechanisms is mycorrhization, which enhances nutrient capture
39 efficiency [3]. The association between plants and arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) is the result of an
40 evolutionary process reflecting the optimization of benefits in natural conditions [4]. The main benefits of these
41 symbiotic relationships include better absorption of low-mobility nutrients [5], such as phosphorus, and
42 increased root water uptake [6].

43 In the climax phase of forests, there is a balance between the AMF community and plant communities, a
44 condition that changes dramatically after natural or anthropogenic disturbances [7, 8]. Preserved forests represent
45 stressful environments for AMF because stability in water and nutrient availability does not favor carbon
46 allocation from the host to AMF [9]. However, after a disturbance, soil moisture decreases, and the severity of
47 drought stress favors carbon allocation to different fungal structures [10–15].

48 The immediate response of AMF is a change in their activity [7, 8]. Those related to stable
49 environments with low carbon availability struggle to regenerate damaged hyphae due to low efficiency in
50 biomass production, compromising spore production and thus reducing their density [16]. On the other hand,
51 AMF considered "r" strategists or ruderal species are favored under these conditions because they have better
52 efficiency in carbon use for biomass production, resulting in a significant increase in sporulation [16].

53 Similarly, as most AMF species are ruderal, disturbance events and changes in land use increase their
54 sporulation and diversity [14, 17], with this index potentially serving as an indicator of the degradation status of
55 the environment. However, there is a threshold of damage that is still unknown, at which the removal of
56 remaining spores or host species could affect this increase in contrasting diversity in degraded areas, as
57 previously reported in soils affected by mining activities [18].

58 Deforestation in the eastern Brazilian Amazon is increasing, leaving few remnants of preserved forests
 59 within a large matrix of secondary forests of different ages [19] and consolidated agricultural areas. The Gurupi
 60 Biological Reserve (GBR), located in the western part of the state of Maranhão, is currently considered the only
 61 one of its kind within the Belém endemism area [20], with remnants of preserved forests that are important
 62 references for future restoration processes in these areas.

63 Previous studies in the GBR and adjacent areas show significant diversity of soil macrofauna taxa [21],
 64 including reports of new earthworm species [22–25]. Therefore, there is an urgent need to inventory as many
 65 taxa as possible, especially AMF, which are closely related to the plant community structure in forests [26].
 66 Maranhão has only two studies related to the AMF community [13, 27] focusing solely on degraded secondary
 67 forests or agricultural areas. There is no evidence of studies that have conducted inventories on AMF in
 68 preserved old-growth forests like those found in the GBR.

69 This study aimed to conduct the first inventory of richness and composition of AMF communities in
 70 different land use types within preserved and degraded regions in the Gurupi Biological Reserve in the eastern
 71 Brazilian Amazon. For this purpose, the following hypotheses were proposed: a) land use type causes changes in
 72 the composition of the AMF community, increasing richness in areas with greater degradation, b) there is greater
 73 richness of AMF in land uses located within preserved landscapes.

74 This study will contribute to generating useful information for future restoration and conservation
 75 strategies of remnants of Amazonian forests and mitigating the negative effects of forest degradation activities in
 76 these areas.
 77

78 MATERIALS AND METHODS

79 **Study Area:** The study was conducted in the Gurupi Biological Reserve (GBR), unique within the large
 80 Belém Endemism Area (BEA) at the eastern boundary of the Amazon biome between the states of Pará and
 81 Maranhão, Brazil [28]. The history of land use, intensity of exploitation, and remaining preserved forests
 82 allowed categorizing two main regions: "Preserved," located in the northern part of the GBR (3°46'21.2"S,
 83 46°46'49.1"W) in the municipality of Centro Novo do Maranhão, and "Degraded," located at the intersection of
 84 the municipalities of Centro Novo do Maranhão (4°1'28.4"S, 46°52'47.7"W), Itinga do Maranhão (4°2'25.9"S,
 85 46°55'34.8"W), and Bom Jardim (4°5'23.1"S, 46°53'32.3"W), south of the GBR, Fig. 1. In each region, we
 86 selected a representative landscape. Using Landsat 8 images and the Semi-Automatic Classification plugin [29]
 87 of Quantum GIS, version 3.14 [30], we determined that the preserved region has a primary vegetation cover
 88 percentage greater than 70% within a polygon with a radius of 16 km from the centroid of the samples, while the
 89 degraded region has less than 30%. Thus, we defined two landscape types, preserved (PC) and degraded (PD).
 90 The preserved landscape was sampled in March 2015 and April 2016, while the degraded landscape was
 91 sampled in April 2017. The regional climate varies between tropical savanna (Aw) and tropical rainforest (Am),
 92 according to the Köppen classification [31]. The average annual temperature ranges from 25.4 to 25.9°C, and the
 93 total annual precipitation ranges from 1555 to 1725 mm [32]. The region is located in the Itapecurú formation,
 94 with predominance of oxisol soil [33]. The native vegetation is categorized as dense rainforest [34] with
 95 predominance of the Rutaceae, Leguminosae, and Euphorbiaceae families [35].

96 **Sample Collection:** Samples were collected from five land use types: Preserved old-growth forest (F)
 97 within the preserved region, forest fragments (FF), representing preserved or semi-preserved areas within the
 98 degraded region, selectively logged forests (LF) with the last recorded event 20 years ago, secondary forests
 99 approximately 15 years old (SF), and pastures (P). Six samples were collected for each land use type within each
 100 landscape (CL, DL), totaling 48 independent samples with a minimum separation of 200 m apart (Table 1). At
 101 each sampling site, an equilateral triangle with a 20 m side length was delimited, and three soil samples (in
 102 duplicate) were taken at the vertices of the triangle using metal cylinders with dimensions of 6 cm in diameter x
 103 10 cm in length at depths of 0-10 and 10-20 cm. The soil was stored in plastic bags and preserved to maintain its
 104 intact structure.

105 **Extraction and quantification of AMF spores:** Spores were extracted from 50 g soil samples using
 106 the wet sieving methodology [36] and centrifugation in sucrose [37]. Viable spores (those with homogeneous
 107 content and coloration) were counted on a counting dish using a stereomicroscope. Those with similar
 108 morphologies and colors were separated and mounted on permanent slides with polyvinyl alcohol/lactic
 109 acid/glycerol (PVLG) and PVLG + Melzer's reagent (1:1).

110 **AMF identification:** On the permanent slides, with the aid of an optical microscope, the shape, type,
 111 and number of walls, presence or absence of scars and supporting hyphae, presence and shape of the suspensor
 112 bulge, germination structures, and spore reaction to Melzer's reagent were verified. Identification was performed
 113 according to the classification proposed by Oehl *et al.* [38], additionally using other studies on newly described
 114 taxa. Henceforth, in this text, the term "species" is used to refer to these morphological entities or morphospecies
 115 of AMF.
 116

117 **Data processing and analysis:** The abundance of species belonging to the AMF community was
 118 expressed in relative frequency. Species richness (S), which is the total number of different AMF taxa present in
 119 the samples, as well as observed species accumulation curves [39] and extrapolated by rarefaction using the
 120 Jackknife 2 estimator, considering 100 permutations. Analyses were performed using the Rich [40] and
 121 BiodiversityR [41] packages in R Software 4.2.2 [42]. Generalized Linear Models were applied to richness and
 122 rarefaction matrices to determine if there were significant differences between predicted values for the evaluated
 123 categories ($p < 0.05$). Species isolation frequency was calculated and classified as 'dominant' (d; frequency >
 124 50%), 'more common' (mc; frequency 31-50%), 'common' (c; frequency 10-30%), and 'rare' (r; frequency < 10%)
 125 [43]. To identify potential indicator species, the "Indicator Value Index" was estimated [44], using the "labdsv"
 126 package [45]. A species is considered indicative of a specific category or condition when the estimated index is >
 127 40% and $p < 0.05$ [46].

128 RESULTS

129 A total of 48 species of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) belonging to nine families were collected
 130 and identified, which accounts for 46% of the total species reported for the Brazilian Amazon Biome and
 131 represents 64% of the total of 14 families known worldwide. The most dominant families were Glomeraceae (18
 132 species) and Acaulosporaceae (12 species), representing 9.5% and 21% of the total species belonging to those
 133 families, respectively (Table 2). Only one representative species was found for the families Ambisporaceae,
 134 Entrophosporaceae, Gigasporaceae, and Intraornatosporaceae.

135 Four species were the most representative (dominant or very common) in the different types of land use
 136 sampled: *Glomus glomerulatum* (37-47%), *Glomus macrocarpum* (18-40%), *Glomus trufemii* (5-15%), and
 137 *Acaulospora morrowiae* (1-5%). Other species such as *Acaulospora reducta* and *Acaulospora scrobiculata* were
 138 more abundant in SF and P. This same group of species represented the highest relative abundance both in the
 139 CL and the DL.

140 The landscape type (CL or DL) affected the degree of dominance in some species such as *Glomus sp1*,
 141 *Glomus sp3*, *Glomus sp4*, *Glomus sp8*, *Glomus sp9*, and *Scutellospora calospora*, with exclusive presence of
 142 those belonging to *Glomus* in the CL.

143 The species accumulation curve and rarefaction by land use type showed no saturation. Even with the
 144 inclusion of 25 plots in each region, there was no trend of stability or characteristic saturation asymptote
 145 observed (Fig. 2a). The more degraded land use types (SF and P) exhibited higher cumulative richness than the
 146 more conserved ones ($p < 0.05$), and LF showed the lowest cumulative richness of glomerospores. On the other
 147 hand, the CL had a higher accumulation of species than the DL (Fig. 2c, $p < 0.05$), and the projections (Jack2)
 148 showed an estimation of a maximum of 60 species for the CL and 40 species for the DL (Fig. 2b, d).

149 In total, 13 indicator species were identified, 8 associated with the CL and 5 with the DL (Table 3).
 150 *Acaulospora excavata*, *Acaulospora reducta*, *Acaulospora scrobiculata*, and *Cetraspora pellucida* were
 151 indicator species in P within the DL, while *Gigaspora margarita*, *Funneliformis geosporum*, *Glomus*
 152 *glomerulatum*, *Glomus macrocarpum*, *Glomus trufemii*, *Glomus sp3*, *Glomus sp6* were indicator species in P
 153 within the CL. Furthermore, *Funneliformis halonatum* was considered an indicator species in FF in the DL,
 154 while *Acaulospora herrerae* was in SF in the CL. All indicator species for pasture areas within the DL have "r"
 155 life strategies, with low tolerance to stress caused by low carbon supply from the host plant. Information on the
 156 life history for most species is scarce, and unfortunately, inference about tolerance for these environments cannot
 157 be made.

158 DISCUSSION

159 This study is the first to provide comprehensive data on the effect that changes in land use may have on
 160 the composition of the AMF community in conserved regions of the Brazilian Eastern Amazon. Except for
 161 *Intraornatospora intraornata*, all species found have been previously reported under different land use
 162 conditions by various authors for the Brazilian Amazon biome (Table 4). *Intraornatospora intraornata* (syn.
 163 *Racocetra intraornata*) was initially found in natural ecosystems in Vale do Catimbau National Park,
 164 Pernambuco, Brazil, and sand dunes in Mataraca, Paraiba, Brazil [47]. Molecular analyses suggested that it
 165 belonged to a new family, Intrasporaceae, within a monophyletic clade, and it is the only representative species
 166 in its genus [48].

167 *Funneliformis*, *Rhizoglomus*, and *Acaulospora* were the dominant genera, as previously reported in
 168 different land use types within the Amazon Biomes [13, 14, 49, 50], Cerrado [51], Caatinga [18, 52] and Atlantic
 169 Forest [10, 53–55] in Brazil.

170 For the Brazilian Amazon Biome, 103 species have been reported (Table 4), of which 46% are part of
 171 this new study for the RBG, making it the second highest reported for the Biome. It was not possible to collect
 172 all species present in different land uses, a fact that has also been reported in other research conducted in the
 173 Atlantic Forest [56], Caatinga [52], and Amazon [14] biomes. It is estimated that the real value for the rainy
 174 season is 30% higher than observed [14, 54], and perhaps even higher in the dry season, as sporulation [13, 57],

175 and richness [13, 49] increase during that period in the eastern Amazon. According to estimates for different
 176 landscape types (CL and DL), area degradation likely caused a loss of 33% of richness, confirming what was
 177 outlined by Marinho *et al.* [18], where it emphasizes that anthropization intensity above the limits supported by
 178 host plants may decrease HMA richness.

179 Of all the factors predominantly influencing the AMF community, changes in land use are the primary
 180 drivers affecting diversity indices [54, 55], and richness [50], with a significant increase in these indices after
 181 cutting and burning events [58], suggesting a positive relationship between sporulation, richness, and
 182 environmental stress. This was evidenced in land use changes in the conserved region but with a lesser effect in
 183 the degraded region. Eventually, recurrent burns can also cause loss of AMF diversity [59] by directly affecting
 184 host plants [60]. For example, *Glomus* and *Acaulospora* preferably associate with grasses [7, 61], or fast-
 185 growing species [26].

186 As mycorrhizal diversity and abundance respond negatively to certain factors, the use of these
 187 population parameters as indicators of soil quality has been proposed, mainly in areas contaminated by heavy
 188 metals [62]. In soils from bauxite mining sites, it has been determined that the abundance and diversity of
 189 mycorrhizal species are lower than those in regenerated secondary forests and conserved forests [49].

190 The use of indicator species has been recently proposed in various studies [13, 51, 52] to relate specific
 191 habitat conditions to the dominance of certain species. According to Landres *et al.* [63], several stages must be
 192 defined to suggest species as indicators, with the first being to define the concept's goal, and the use of the index
 193 is recommended if there are no other alternatives for assessments. An indicator species should be biologically
 194 well-known in detail [63]; therefore, in the case of many mycorrhizal species, this criterion is not fulfilled
 195 because little is known about their life history.

196 In this work, we will use the concept of indicator species to refer to the significant relationship between
 197 certain species found in particular land uses as relevant information for establishing a more rigorous selection
 198 criterion in the future, considering the ambiguities in its standardization, as only 20% of the authors use species,
 199 *sensu stricto*, as indicators, while the rest have decided to use groups of species [64].

200 For the Amazon region of the state of Maranhão, six species have been reported as significantly
 201 associated with secondary forests of varying ages [13]. In our study, thirteen species were identified for the
 202 RBG, of which three species from the genus *Acaulospora* were associated with degraded pasturelands, while five
 203 species from the genus *Glomus* were associated with pasturelands in the conserved region. *Funneliformis*
 204 *halonatus*, which was not significant for the secondary forests of Alcântara, as evaluated by Reyes *et al.* [13],
 205 appears in the RBG as a representative of secondary forests, and *Acaulospora herrerae* is reported for the first
 206 time as a species associated with conserved forests in the Eastern Amazon.

207 Reyes *et al.* [13] found that during the rainy season, there are fewer species associated with land uses
 208 compared to the dry season because drought stimulates increased sporulation within secondary forests aged 3-9
 209 years, potentially quadrupling the value (e.g., *Glomus glomerulatum*).

210 The concept of indicator species is expected to be applied as widely as possible; however, notable
 211 changes in sporulation of species depending on the biome are observed. For example, *Gigaspora margarita* is
 212 significantly common in conserved (stable) environments of the Caatinga[52], but it has also been associated
 213 with conventional soybean cultivation in the Cerrado [51]. In our study, within the Amazon biome, the species is
 214 related to pasturelands within the conserved region.

215 In conclusion, the transformation of forested areas into pastures increases the richness and abundance of
 216 spores of species; however, these values decrease if the region is degraded at a landscape scale. This study
 217 provides important information to be considered in the future for the proper implementation of restoration
 218 strategies in the eastern Brazilian Amazon.

219 Acknowledgments

220 We are thankful to colleagues of the Laboratório de Biologia de Solos, especially Vivian Loch, Robison
 221 Cabezas, Jesus Burgos, Sandriel Sousa, and Ernesto Gomez Cardoso. We also thank the local people who were
 222 involved in the soil sample collection.

223 Funding

224 This work was supported by a grant from the Foundation for the Support of Research and Technological
 225 Development of Maranhão (FAPEMA). The Coordination for the Improvement of Higher Education Personnel
 226 (CAPES) supported the scholarship awarded.

227 Statements and Declarations

228 **Conflict of interest:** The authors declared that they have no conflict of interest.

229 **Publisher's Note Springer** Nature remains neutral regarding jurisdictional claims in published maps
 230 and institutional affiliations.

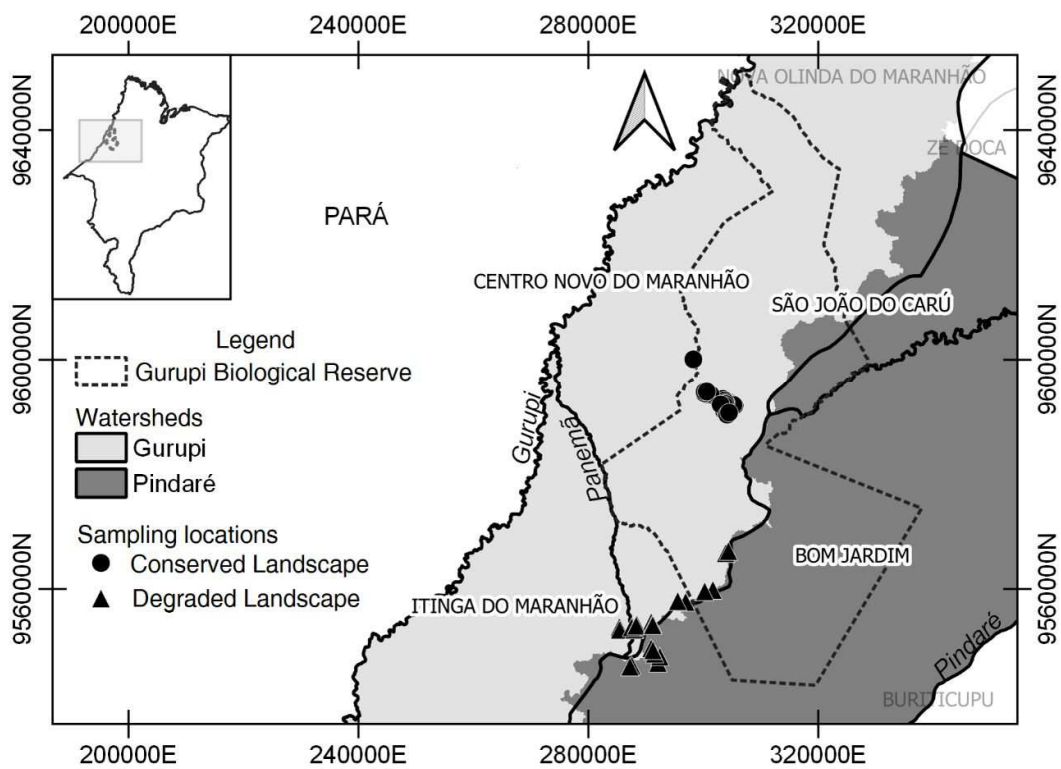
231

REFERENCES

- 232 1. Moreira A, Fageria NK (2009) Soil chemical attributes of Amazonas State, Brazil. *Commun Soil Sci*
 233 *Plant Anal* 40:2912–2925
- 234 2. Jordan C, Caskey W, Escalante G, Herrera R, Montagnini F, Todd R, Uhl C (1982) The nitrogen cycle in
 235 a “Terra Firme” rainforest on oxisol in the Amazon territory of Venezuela. *Plant Soil* 67:325–332
- 236 3. Herrera R, Klinge H, Medina E (1978) Amazon ecosystems: their structure and functioning with
 237 particular emphasis on nutrients. *Interiencia* 3:223–232
- 238 4. Johnson NC, Graham JH, Smith FA (1997) Functioning of mycorrhizal associations along the
 239 mutualism-parasitism continuum. *New Phytol* 135:575–586
- 240 5. Xie X, Weng B, Cai B, Dong Y, Yan C (2014) Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation and
 241 phosphorus supply on the growth and nutrient uptake of *Kandelia obovata* (Sheue , Liu & Yong)
 242 seedlings in autoclaved soil. *Appl Soil Ecol* 75:162–171
- 243 6. Smith SE, Read D (2008) The symbionts forming arbuscular mycorrhizas. In: Smith SE, Read D (eds)
 244 *Mycorrhizal Symbiosis*, 3rd ed. Academic Press, Theobald’s Road, London, United Kingdom, pp 13–41
- 245 7. Vasconcellos RLF, Bonfim JA, Baretta D, Cardoso EJBN (2016) Arbuscular mycorrhizal fungi and
 246 Glomalin-Related Soil Protein as potential indicators of soil quality in a recuperation gradient of the
 247 Atlantic Forest in Brazil. *L Degrad Dev* 27:325–334
- 248 8. Oehl F, Laczko E, Bogenrieder A, Stahr K, Bösch R, van der Heijden M, Sieverding E (2010) Soil type
 249 and land use intensity determine the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Soil*
 250 *Biol Biochem* 42:724–738
- 251 9. Jongen M, Albadran B, Beyschlag W, Unger S (2022) Can arbuscular mycorrhizal fungi mitigate
 252 drought stress in annual pasture legumes? *Plant Soil*. <https://doi.org/10.1007/s11104-021-05233-z>
- 253 10. Bonfim JA, Vasconcellos RLF, Stürmer SL, Cardoso EJBN (2013) Arbuscular mycorrhizal fungi in the
 254 Brazilian Atlantic forest : A gradient of environmental restoration. *Appl Soil Ecol* 71:7–14
- 255 11. Breuninger M, Einig W, Magel E, Cardoso E, Hampp R (2000) Mycorrhiza of Brazil Pine (*Araucaria*
 256 *angustifolia* [Bert. O. Ktze.]). *Plant Biol* 2:4–10
- 257 12. Gomes S de P, Trufem SFB (1999) Fungos micorrízicos arbusculares (glomales, zygomycota) na ilha
 258 dos eucaliptos, represa do Guarapiranga, São Paulo, SP. *Acta botânica Bras* 12:393–401
- 259 13. Reyes HA, Ferreira PFA, Silva LC, da Costa MG, Nobre CP, Gehring C (2019) Arbuscular mycorrhizal
 260 fungi along secondary forest succession at the eastern periphery of Amazonia: Seasonal variability and
 261 impacts of soil fertility. *Appl Soil Ecol* 136:1–10
- 262 14. Stürmer SL, Siqueira JO (2011) Species richness and spore abundance of arbuscular mycorrhizal fungi
 263 across distinct land uses in Western Brazilian Amazon. *Mycorrhiza* 21:255–267
- 264 15. Vieira CK, Marascalchi MN, Rodrigues AV, de Armas RD, Stürmer SL (2018) Morphological and
 265 molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in revegetated iron-mining site has the same
 266 magnitude of adjacent pristine ecosystems. *J Environ Sci (China)* 67:330–343
- 267 16. Chagnon PL, Bradley RL, Maherali H, Klironomos JN (2013) A trait-based framework to understand
 268 life history of mycorrhizal fungi. *Trends Plant Sci* 18:484–491
- 269 17. Leal PL, Siqueira JO, Stürmer SL (2013) Switch of tropical Amazon forest to pasture affects taxonomic
 270 composition but not species abundance and diversity of arbuscular mycorrhizal fungal community. *Appl*
 271 *Soil Ecol* 71:72–80
- 272 18. Marinho F, Oehl F, da Silva IR, Coyne D, Veras JS da N, Maia LC (2019) High diversity of arbuscular
 273 mycorrhizal fungi in natural and anthropized sites of a Brazilian tropical dry forest (Caatinga). *Fungal*
 274 *Ecol* 40:82–91
- 275 19. Silva Junior CHL, Celentano D, Rousseau GX, de Moura EG, Varga I van D, Martinez C, Martins MB
 276 (2020) Amazon forest on the edge of collapse in the Maranhão State, Brazil. *Land use policy* 97:104806
- 277 20. Silva JMC da, Rylands AB, Fonseca GAB (2005) O destino das áreas de endemismo da Amazônia.
 278 *Megadiversidade* 1:124–131
- 279 21. Rousseau GX, Silva PR dos S, Celentano D, Carvalho CJ (2014) Soil macrofauna in a Chronosequence
 280 of fallows, old-growth forests and pastures in the Belem Endemism Center, Eastern Amazon. *Acta Amaz*
 281 44:499–511
- 282 22. Hernández-García LM, Bartz ML, Burgos-Guerrero JE, Sousa SC, Rousseau GX, James SW (2018)
 283 Additions to *Andiorrhinus* (*Turedrilus*) (Rhinodrilidae, Clitellata) from Eastern Amazonia. *Zootaxa*
 284 4496:481–491
- 285 23. Hernández-García LM, Burgos-Guerrero JE, Rousseau GX, James SW (2018) *Brasilisia* n. gen. and
 286 *Arraia* n. gen., two new genera of Ocnodrilidae (Annelida, Clitellata, Oligochaeta) from Eastern
 287 Amazonia, Brazil. *Zootaxa* 4496:472–480
- 288 24. Hernández-García LM, Burgos-Guerrero JE, Silva Dos Santos BT, Rousseau GX, James SW (2018)
 289 Three new species of *Holoscolex* (Clitellata, Glossoscolecidae) from the Gurupi Biological Reserve, last
 290 forest remnant of the Belém Endemism Area, Eastern Amazon. *Zootaxa* 4496:459–471

- 291 25. Sousa SC, Hernandez-Garcia LM, Rousseau GX (2020) A new species of *Pontoscolex* earthworm
 292 (Rhinodrilidae, Clitellata) from the Gurupi Biological Reserve, along with records of earthworm species
 293 from the Amazon region of Maranhão, Brazil. *Zootaxa* 4801:105–114
- 294 26. Lovelock CE, Andersen K, Morton JB (2003) Arbuscular mycorrhizal communities in tropical forests
 295 are affected by host tree species and environment. *Oecologia* 135:268–279
- 296 27. Nobre CP, Reyes HA, Ferreira PFA, Silva LC, Gehring C (2021) Fungos Micorrízicos Arbusculares no
 297 Maranhão. In: Gualter RMR, Miranda ARL (eds) *A ciência do solo no Prog. técnico-científico e*
 298 *sustentável no Maranhão um Panor. das Pesqui. em seus agroecossistemas*, 1st ed. Acadêmica Editorial,
 299 Parnaíba, pp 84–101
- 300 28. de Almeida AS, Vieira ICG (2010) Centro de endemismo Belém: Status da vegetação remanescente e
 301 desafios para a conservação da biodiversidade e restauração ecológica. *REU, Sorocaba* 36:95–111
- 302 29. Congedo L (2013) Semi-Automatic Classification Plugin for QGIS. *Sapienza Univ Rome* 1–25
- 303 30. QGIS.org (2021) QGIS Geographic Information System.
- 304 31. Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Gonçalves JLM, Sparovek G (2013) Köppen's climate
 305 classification map for Brazil. *Meteorol Zeitschrift* 22:711–728
- 306 32. Fick SE, Hijmans RJ (2017) WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land
 307 areas. *Int J Climatol*. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- 308 33. Santos HG, Carvalho-Júnior W, Dart R de O, Áglio MLD, Sousa JS de, Pares JG, Fontana A, Martins
 309 ALS, de Oliveira AP (2011) O novo mapa de solos do Brasil: legenda atualizada. Embrapa Solos, Rio de
 310 Janeiro
- 311 34. Lima DM, Martínez C, Raíces DSL (2014) An avifaunal inventory and conservation prospects for the
 312 Gurupi biological reserve, Maranhão, Brazil. *Rev Bras Ornitol* 22:317–340
- 313 35. Muniz FH (2008) Padrões de floração e frutificação de árvores da Amazônia Maranhense. *Acta Amaz*
 314 38:617–626
- 315 36. Gerdemann JW, Nicolson TH (1963) Spores of mycorrhizal *Endogone* species extracted from soil by
 316 wet sieving and decanting. *Trans Br Mycol Soc* 46:235–244
- 317 37. Jenkins R (1964) A rapid centrifugal-flotation technique for separating nematodes from soil. *Plant Dis*
 318 *Rep* 48:692
- 319 38. Oehl F, Sieverding E, Palenzuela J, Ineichen K, da Silva GA (2011) Advances in Glomeromycota
 320 taxonomy and classification. *IMA Fungus* 2:191–199
- 321 39. Colwell R, Coddington J (1994) Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philos Trans R*
 322 *Soc B* 345:101–118
- 323 40. Rossi JP (2011) Rich: An R package to analyse species richness. *Diversity* 3:112–120
- 324 41. Kindt R (2016) BiodiversityR: Package for community ecology and suitability analysis.
- 325 42. R Core Team (2022) R: A language and environment for statistical computing.
- 326 43. Zhang Y, Guo L-D, Liu R-J (2004) Survey of arbuscular mycorrhizal fungi in deforested and natural
 327 forestland in the subtropical region of Dujiangyan, southwest China. *Plant Soil* 261:257–263
- 328 44. Dufrière M, Legendre P (1997) Species assemblages and indicator species: The need for flexible
 329 asymmetrical approach. *Ecol Monogr* 67:345–366
- 330 45. Roberts DW (2019) Package “labdsv”: ordination and multivariate analysis for ecology.
- 331 46. Kubsova K, Brabec K, Jarkovsky J, Syrovatka V (2010) Selection of indicative taxa for river habitats:
 332 A case study on benthic macroinvertebrates using indicator species analysis and the random forest
 333 methods. *Hydrobiologia* 651:101–114
- 334 47. Goto BT, Maia LC, Da Silva GA, Oehl F (2009) *Racocetra intraornata*, a new species in the
 335 Glomeromycetes with a unique spore wall structure. *Mycotaxon* 109:483–491
- 336 48. Goto BT, Silva GA, De Assis DMA, et al (2012) *Intraornatosporaceae* (Gigasporales), a new family with
 337 two new genera and two new species. *Mycotaxon* 119:117–132
- 338 49. Caproni AL, Franco AA, Berbara RLL, Trufem SB, Granha JRD de O, Monteiro AB (2003) Ocorrência
 339 de fungos micorrízicos arbusculares em áreas revegetadas após mineração de bauxita em Porto
 340 Trombetas, Pará. *Pesqui Agropecuária Bras* 38:1409–1418
- 341 50. Leal PL, Stürmer SL, Siqueira JO (2009) Occurrence and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in
 342 trap cultures from soils under different land use systems in the Amazon, Brazil. *Brazilian J Microbiol*
 343 40:111–121
- 344 51. Pontes JS, Oehl F, Pereira CD, et al (2017) Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the Brazilian's
 345 Cerrado and in soybean under conservation and conventional tillage. *Appl Soil Ecol* 117–118:178–189
- 346 52. de Assis DMA, de Melo MAC, da Silva DKA, Oehl F, da Silva GA (2018) Assemblages of arbuscular
 347 mycorrhizal fungi in tropical humid and dry forests in the Northeast of Brazil. *Botany* 96:859–871
- 348 53. Bonfim JA, Vasconcelos RLF, Gumiere T, Mescolotti D de LC, Oehl F, Cardoso EJBN (2016)
 349 Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a Brazilian Atlantic Forest toposequence. *Microb Ecol*
 350 71:164–177

- 351 54. Pereira CMR, Silva DKA da, Ferreira AC de A, Goto BT, Maia LC (2014) Diversity of arbuscular
352 mycorrhizal fungi in Atlantic forest areas under different land uses. *Agric Ecosyst Environ* 185:245–252
353 55. da Silva DKA, Coutinho FP, Escobar IEC, de Souza RG, Oehl F, Silva GA, Cavalcante UMT, Maia LC
354 (2015) The community of arbuscular mycorrhizal fungi in natural and revegetated coastal areas (Atlantic
355 Forest) in northeastern Brazil. *Biodivers Conserv* 24:2213–2226
356 56. Pereira CMR, Silva DKA da, Ferreira AC de A, Goto BT, Costa LM (2014) Diversity of arbuscular
357 mycorrhizal fungi in Atlantic forest areas under different land uses. "Agriculture, *Ecosyst Environ*
358 185:245–252
359 57. Caproni AL, Franco AA, Berbara RLL, Granha JRD de O, Marinho NF (2005) Fungos micorrízicos
360 arbusculares em estéril revegetado com *Acacia mangium*, após mineração de bauxita. *Rev Árvore*
361 29:373–381
362 58. Violi HA, Barrientos-Priego AF, Wright SF, Escamilla-Prado E, Morton JB, Menge JA, Lovatt CJ
363 (2008) Disturbance changes arbuscular mycorrhizal fungal phenology and soil glomalin concentrations
364 but not fungal spore composition in montane rainforests in Veracruz and Chiapas, Mexico. *For Ecol*
365 *Manage* 254:276–290
366 59. Longo S, Nouhra E, Goto BT, Berbara RLL, Urcelay C (2014) Effects of fire on arbuscular mycorrhizal
367 fungi in the Mountain Chaco Forest. *For Ecol Manage* 315:86–94
368 60. He F, Chen H, Tang M (2019) Arbuscular mycorrhizal fungal communities are influenced by host tree
369 species on the Loess Plateau, Northwest China. *Forests* 10:1–16
370 61. Souchie EL, Saggin-Júnior OJ, Silva EMR, Campello EFC, Azcón R, Barea JM (2006) Communities of
371 P-solubilizing bacteria, fungi and arbuscular mycorrhizal fungi in grass pasture and secondary forest of
372 Paraty, RJ – Brazil. *An Acad Bras Cienc* 78:183–193
373 62. Aranda E, Sánchez-López JF, Roldán A, Azcón R (2013) Plant growth promotion in metal-contaminated
374 soils using bacterial and fungal inoculants. *Soil Biol Biochem* 67:212–217
375 63. Landres PB, Verner J, Thomas JW (1988) Ecological Uses of Vertebrate Indicator Species: A Critique.
376 *Conserv Biol* 2:316–329
377 64. Siddig AAH, Ellison AM, Ochs A, Villar-Leeman C, Lau MK (2016) How do ecologists select and use
378 indicator species to monitor ecological change? Insights from 14 years of publication in *Ecological*
379 *Indicators*. *Ecol Indic*. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.06.036>
380 65. Caproni AL, Franco AA, Berbara RLL, Granha JRD de O, Ribeiro EM da S, Saggin Júnior OJ (2003)
381 Capacidade infectiva de fungos micorrízicos arbusculares em áreas reflorestadas após mineração de
382 bauxita no Pará. *Pesqui Agropecuária Bras* 38:937–945
383 66. Freitas R de O, Buscardo E, Nagy L, Santos Maciel AB dos, Carrenho R, Luizão RCC (2014)
384 Arbuscular mycorrhizal fungal communities along a pedo-hydrological gradient in a Central Amazonian
385 terra firme forest. *Mycorrhiza* 24:21–32
386



387
388
389
390

Fig. 1. Sampling Sites in the Gurupi Biological Reserve, Eastern Brazilian Amazon.

Table 1 Location and description of sampling sites. conserved old growth forest, FF: fragmented old growth forest, LF: logged forest. SF: secondary forest. P: pasture

Code	Locality	Land use	Sample (number)	Lat. S	Long. W	Elevation (m.a.s.l)
Centro Novo do Maranhão						
F		Conserved old growth forest	6	3°41'18.8"	46°45'32.4"	185
LF		Logged old growth forest	6	3°41'13.3"	46°46'08.7"	167
LF	Reserva Biológica del Gurupí	Logged old growth forest *	4	3°58'50.5"	46°47'10.0"	250
SF		Secondary forest ~15 years old	6	3°42'4.06"	46°45'56.7"	130
P		Pasture	6	3°40'16.6"	46°47'39.3"	137
FF	Asentamiento Horizonte Azul	Fragmented old growth forest	4	4°02'16.3"	46°54'25.8"	220
SF	Finca Galetti	Secondary forest ~15 years old	3	4°02'01.7"	46°52'52.9"	297
P	Asentamiento Horizonte Azul	Pasture	1	4°2'18.0"	46°54'45.5"	158
LF	Estación Biológica Instituto Chico Mendes	Logged old growth forest *	2	3°59'53.7"	46°50'28.5"	285
Bom Jardim						
FF	Asentamiento Horizonte Azul	Fragmented old growth forest	2	4°5'57.6"	46°54'48.8"	229
SF		Secondary forest ~20 years old	3	4°04'49.9"	46°52'32.9"	145
P	Rio dos Bois	Pasture	2	4°5'43.0"	46°52'21.1"	160
Itíngá do Maranhão						
P	Asentamiento Horizonte Azul	Pasture	3	4°2'28.5"	46°55'23.2"	210

* There was a burn 5 months before sampling

Table 2 Occurrence frequency and relative abundance of glomerospores

No	Family-Species	Isolation frequency								Relative abundance of glomerospores							
		CL				DL				CL				DL			
		F	LF	SF	P	FF	LF	SF	P	F	LF	SF	P	FF	LF	SF	P
Acaulosporaceae																	
1	<i>Acaulospora bireticulata</i> F.M. Rothwell & Trappe	-	-	-	c	-	-	-	-	0.0	0.0	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0
2	<i>Acaulospora elegans</i> Trappe & Gerdermann	-	-	-	c	-	-	-	-	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0
3	<i>Acaulospora excavata</i> Ingleby & C. Walker	-	-	-	-	c	-	-	d	0.0	0.0	0.0	0.0	2.3	0.0	0.0	11.5
4	<i>Acaulospora herrerae</i> Furrázola, B.T. Goto, G.A. Silva, Sieverding & Oehl	-	-	mc	-	c	-	-	-	0.0	0.0	2.2	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0
5	<i>Acaulospora morrowiae</i> Spain & N.C. Schenck	-	c	d	d	d	mc	mc	d	0.0	0.5	5.2	1.6	11.7	2.3	2.5	4.1
6	<i>Acaulospora reducta</i> Oehl, B.T. Goto & C.M.R. Pereira	-	-	mc	-	-	-	-	d	0.0	0.0	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	6.6
7	<i>Acaulospora rehmi</i> Sieverd & Toro	-	-	c	-	-	-	-	-	0.0	0.0	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
8	<i>Acaulospora scrobiculata</i> Trappe	-	-	c	mc	mc	-	d	d	0.0	0.0	0.4	0.1	2.9	0.0	0.6	29.6
9	<i>Acaulospora tuberculata</i> Janos & Trappe	-	-	-	-	-	-	c	c	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.3
10	<i>Acaulospora</i> sp1 Gerdermann & Trappe	-	-	-	mc	-	-	c	c	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.5	0.1
11	<i>Acaulospora</i> sp2 Gerdermann & Trappe	-	-	mc	-	-	-	-	-	0.0	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
12	<i>Kuklospora spinosa</i> B.P. Cai, Jun Y. Chen, Q.X. Zhang & L.D. Guo	-	-	mc	c	c	-	-	mc	0.0	0.0	1.9	0.2	0.2	0.0	0.0	0.6
Ambisporaceae																	
13	<i>Ambispora</i> sp C. Walker, Vestberg & A. Schüßler	-	-	mc	c	-	-	-	c	0	0	0.7	0	0	0	0	0.1
Dentiscutataceae																	
14	<i>Dentiscutata scutata</i> (C. Walker & Diederichs) Sieverding, F.A. Souza & Oehl	-	-	c	c	-	-	-	-	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
15	<i>Fuscutata heterogama</i> Oehl, F.A. Souza, L.C. Maia & Sieverding	-	-	-	c	-	-	-	-	0.0	0.0	0.0	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0
16	<i>Fuscutata rubra</i> (Stürmer & J.B. Morton) Oehl, F.A. Souza & Sieverding	-	-	-	c	-	-	-	-	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
17	<i>Fuscutata savannicola</i> (R.A. Herrera & Ferrer) Oehl, F.A. Souza & Sieverding	-	-	-	-	-	-	-	c	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.8
Entrophosporaceae																	
18	<i>Claroideoglomus claroideum</i> (N.C. Schenck & G.S. Smith) C. Walker & A. Schüßler	-	-	-	c	-	-	c	-	0	0	0	0.1	0	0	0.3	0
Gigasporaceae																	
19	<i>Gigaspora margarita</i> W.N. Becker & I.R. Hall	d	mc	-	d	mc	mc	-	c	1.1	0.9	0	0.8	0.4	0.6	0	0.1
Glomeraceae																	

20	<i>Funneliformis geosporum</i> (T.H. Nicholson & Gerd.) C. Walker & A. Schüssler	mc	c	mc	d	mc	d	c	c	1.9	1.4	1.6	3.5	0.6	6.2	1.1	0.1
21	<i>Funneliformis halonatum</i> (S.L. Rose & Trappe) Oehl, G.A. Silva & Sieverding	-	-	mc	c	d	mc	-	c	0.0	0.0	0.3	0.0	2.7	1.1	0.0	0.1
22	<i>Glomus ambisporum</i> G.S. Smith & N.C. Schenck	-	-	mc	-	c	-	c	-	0.0	0.0	1.6	0.0	0.4	0.0	0.8	0.0
23	<i>Glomus glomerulatum</i> Sieverding	d	d	d	d	d	d	d	d	36.0	34.6	26.2	37.6	41.3	48.5	72.3	32.4
24	<i>Glomus macrocarpum</i> Tul & C. Tul	d	d	d	d	d	d	d	d	48.3	40.0	16.8	30.7	29.4	28.5	20.3	8.4
25	<i>Glomus trufemii</i> B.T. Goto, G.A. Silva & F Oehl	d	d	d	d	mc	d	c	mc	5.1	13.3	9.1	17.5	4.8	10.7	0.7	1.7
26	<i>Glomus</i> sp1 Tul & C. Tul	-	c	mc	c	c	-	-	-	0.0	0.2	0.4	0.5	0.2	0.0	0.0	0.0
27	<i>Glomus</i> sp2 Tul & C. Tul	c	mc	-	c	c	-	-	c	1.6	1.4	0.0	0.0	1.3	0.0	0.0	1.1
28	<i>Glomus</i> sp3 Tul & C. Tul	mc	mc	d	d	-	-	-	-	0.8	3.7	18.7	5.5	0.0	0.0	0.0	0.0
29	<i>Glomus</i> sp4 Tul & C. Tul	c	mc	c	-	-	-	-	-	0.3	1.1	2.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
30	<i>Glomus</i> sp5 Tul & C. Tul	-	-	-	mc	-	mc	-	-	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.4	0.0	0.0
31	<i>Glomus</i> sp6 Tul & C. Tul	-	-	c	mc	-	-	-	c	0.0	0.0	0.2	0.8	0.0	0.0	0.0	0.6
32	<i>Glomus</i> sp7 Tul & C. Tul	-	c	c	mc	-	c	-	c	0.0	1.4	0.1	0.1	0.0	0.3	0.0	0.1
33	<i>Glomus</i> sp8 Tul & C. Tul	-	c	c	-	-	-	-	-	0.0	0.9	0.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
34	<i>Glomus</i> sp9 Tul & C. Tul	c	c	c	-	-	-	-	-	3.2	0.2	1.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
35	<i>Glomus</i> sp10 Tul & C. Tul	-	-	c	-	-	-	-	-	0.0	0.0	1.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
36	<i>Glomus</i> sp11 Tul & C. Tul	-	-	mc	-	-	-	-	-	0.0	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
37	<i>Sclerocystis sinuosa</i> Gerdermann & B.K. Bakshi	-	-	-	-	-	-	-	c	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1
Intraornatosporaceae																	
38	<i>Intraornatospora intraornata</i> (B.T. Goto & Oehl) B.T. Goto, Oehl & G.A. Silva	-	-	-	-	-	-	c	-	0	0	0	0	0	0	0.1	0
Racocetraceae																	
39	<i>Cetraspora gilmorei</i> (Trappe & Gerdermann) Oehl, F.A. Souza & Sieverding	c	-	mc	-	-	-	-	-	0.2	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
40	<i>Cetraspora pellucida</i> (T.H. Nicolson & N.C. Schenck) Oehl, F.A. Souza & Sieverding	-	-	-	c	-	-	-	mc	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0
41	<i>Cetraspora</i> sp1 Oehl, F.A. Souza & Sieverding	-	-	-	c	-	-	-	-	0.0	0.0	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0
42	<i>Racocetra</i> sp2 Oehl, F.A. Souza & Sieverding	c	-	-	-	-	-	-	-	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
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

CL: conserved landscape. DL: degraded landscape. F: conserved old growth forest, FF: fragmented old growth forest, LF: logged forest. SF: secondary forest. P: pasture.
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) [43].

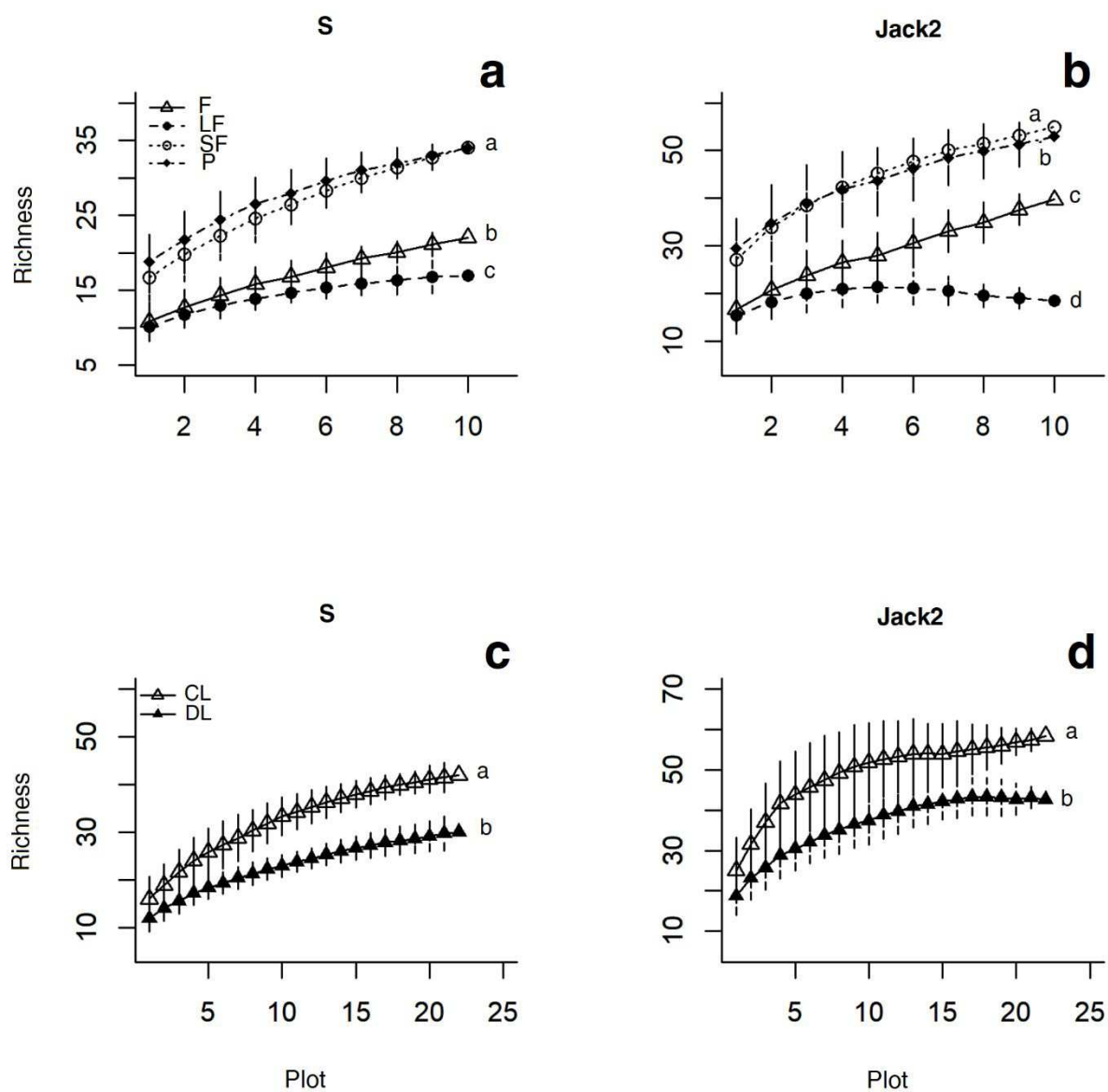


Fig. 2. Species accumulation curves of arbuscular mycorrhizal fungi and estimated extrapolation using the "Jackknife 2" estimator, for different land uses (A, B) and by landscape type (C, D) in the Gurupi Biological Reserve. Conserved Old-Growth Forest (F), Logged Old-Growth Forest (LF), Secondary Forest (SF), Pasture (P), Conserved Landscape (CL), and Degraded Landscape (DL).

Table 3 Indicator value index of species and life strategies found in different land use types within conserved and degraded landscapes in the Gurupi Biological Reserve, Eastern Amazonia.

Family-Species	% Indicator Value Index								Group	Life History Strategy
	CL				DL					
	F	LF	SF	P	FF	LF	SF	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**	DL.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	CL.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*	DL.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***	DL.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
<i>Fuscutata savannicola</i> (R.A. Herrera & Ferrer) Oehl, F.A. Souza & Sieverding	0	0	0	0	0	0	0	16.7	-	Ø
Entrophosporaceae										
<i>Claroideoglopus claroideum</i> (N.C. Schenck & G.S. Smith) C. Walker & A. Schüßler	0	0	0	9.3	0	0	7.4	0	-	Ø
Gigasporaceae										
<i>Gigaspora margarita</i> W.N. Becker & I.R. Hall	8	3.4	0	48.3*	1.1	1.1	0	0.3	CL.P	C

Glomeraceae										
<i>Funneliformis geosporum</i> (T.H. Nicholson & Gerd.) C. Walker & A. Schüssler	1.6	0.4	2.3	59.8**	0.4	5.9	0.6	0.1	CL.P	r
<i>Funneliformis halonatum</i> (S.L. Rose & Trappe) Oehl, G.A. Silva & Sieverding	0	0	4.5	0.8	49.2***	9.1	0	0.8	DL.FB	r
<i>Glomus ambisporum</i> G.S. Smith & N.C. Schenck	0	0	32.7	0	1.3	0	4.5	0	-	r
<i>Glomus glomerulatum</i> Sieverding	6	3.3	6	51.1***	4.4	4.5	15.8	6.2	CL.P	r
<i>Glomus macrocarpum</i> (T.H. Nicholson & Gerdermann) Gerdermann & Trappe	11.2	5.4	4.3	58.5***	5.2	3.7	6.2	1.9	CL.P	r
<i>Glomus trufemii</i> B.T. Goto, G.A. Silva & F Oehl	2.3	5	8.1	77.3***	1	2.7	0.1	0.3	CL.P	r
<i>Glomus</i> sp1 Tul & C. Tul	0	0.5	4.3	13.4	0.5	0	0	0	-	r
<i>Glomus</i> sp2 Tul & C. Tul	5.2	9.4	0	1	3.1	0	0	4.2	-	r
<i>Glomus</i> sp3 Tul & C. Tul	0.5	1.6	38.8	47.5*	0	0	0	0	CL.P	r
<i>Glomus</i> sp4 Tul & C. Tul	0.9	4.6	13.4	0	0	0	0	0	-	r
<i>Glomus</i> sp5 Tul & C. Tul	0	0	0	9.5	0	23.8	0	0	-	r
<i>Glomus</i> sp6 Tul & C. Tul	0	0	0.7	43.9*	0	0	0	1.4	CL.P	r
<i>Glomus</i> sp7 Tul & C. Tul	0	6.7	1.1	13.3	0	1.1	0	1.1	-	r
<i>Glomus</i> sp8 Tul & C. Tul	0	5.1	11.5	0	0	0	0	0	-	r
<i>Glomus</i> sp9 Tul & C. Tul	9.3	0.5	6.9	0	0	0	0	0	-	r
<i>Glomus</i> sp10 Tul & C. Tul	0	0	16.7	0	0	0	0	0	-	r
<i>Glomus</i> sp11 Tul & C. Tul	0	0	33.3	0	0	0	0	0	-	r
<i>Sclerocystis sinuosa</i> Gerdermann & B.K. Bakshi	0	0	0	0	0	0	0	16.7	-	Ø
Intraornatosporaceae										
<i>Intraornatospora intraornata</i> (B.T. Goto & Oehl) B.T. Goto, Oehl & G.A. Silva	0	0	0	0	0	0	16.7	0	-	Ø
Racocetraceae										
<i>Cetraspora gilmorei</i> (Trappe & Gerdermann) Oehl, F.A. Souza & Sieverding	2.8	0	27.8	0	0	0	0	0	-	Ø
<i>Cetraspora pellucida</i> (T.H. Nicolson & N.C. Schenck) Oehl, F.A. Souza & Sieverding	0	0	0	2.1	0	0	0	43.7*	DL.P	Ø
<i>Cetraspora</i> sp1 Oehl, F.A. Souza & Sieverding	0	0	0	16.7	0	0	0	0	-	Ø
<i>Racocetra</i> sp2 Oehl, F.A. Souza & Sieverding	16.7	0	0	0	0	0	0	0	-	Ø
Scutellosporaceae										
<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

CL: conserved landscape. DL: degraded landscape. F: conserved old growth forest, FF: fragmented old growth forest, LF: logged forest. SF: secondary forest. P: pasture.
 Ø Unknown life history, ruderal (r), competitive (C) and stress-tolerant (S)

22	<i>Kuklospora colombiana</i> (Spain & N.C. Schenck) Oehl & Sieverd.	X	X	X	X	X				X	X	X	X	1,2,3,4,5,7
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					2,4,7,8,9
Ambisporaceae														
25	<i>Ambispora appendicula</i> (Spain, Sieverd., N.C. Schenck) C. Walker	X			X	X	X	X	X	X				5,7,8,9
26	<i>Ambispora brasiliensis</i> B.T. Goto, L.C. Maia & Oehl											X	X	5
27	<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
Archaeosporaceae														
28	<i>Archaeospora trapei</i> (Ames and Linderman) Morton and Redecke	X	X	X	X	X	X				X	X	X	4,5,7
Dentiscutataceae														
29	<i>Dentiscutata biornata</i> (Spain, Sieverd. & S. Toro) Sieverd., F.A. de Souza & Oehl	X								X				7,9
30	<i>Dentiscutata cerradensis</i> (Spain & J. Miranda) Sieverd., F.A. de Souza & Oehl											X		5
31	<i>Dentiscutata scutata</i> (C. Walker & Diederichs) Sieverding, F.A. Souza & Oehl				X	X	X		X	X				7,8,9
32	<i>Fuscutata aurea</i> Oehl, C.M. Mello & G.A. Silva									X				9
33	<i>Fuscutata heterogama</i> Oehl, F.A. de Souza, L.C. Maia & Sieverd.				X		X		X	X				1,2,8,9
34	<i>Fuscutata rubra</i> (Stürmer & J.B. Morton) Oehl, F.A. de Souza & Sieverd.									X				9
35	<i>Fuscutata savannicola</i> (R.A. Herrera & Ferrer) Oehl, F.A. de Souza & Sieverd.									X				9
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							7
38	<i>Diversispora eburnea</i> (L.J. Kenn., J.C. Stutz & J.B. Morton) C. Walker & Schüssler										X	X	X	5
39	<i>Diversispora pustulata</i> (Koske, Fries, C. Walker & Dalpé) Oehl, G.A. Silva & Sieverd.										X	X	X	5
40	<i>Diversispora spurca</i> (C.M. Pfeifer, C. Walker & Bloss) C. Walker & Schüssler	X	X	X	X	X								7
41	<i>Diversispora versiformis</i> (P. Karst.) Oehl, G.A. Silva & Sieverd.										X	X	X	5
42	<i>Pacispora robigina</i> Sieverd. & Oehl										X	X	X	5
43	<i>Sieverdingia tortuosum</i> (N.C. Schenck & G.S. Sm.) Błaszk., Niezgoda & B.T. Goto							X						6
Entrophosporaceae														
44	<i>Albahypha drummondii</i> (Błaszk. & Renker) Sieverd., Oehl, B.T. Goto & G.A. Silva										X	X	X	5

45	<i>Claroideoglopus claroideum</i> (N.C. Schenck & G.S. Smith) C. Walker & A. Schüssler								X	X	X	X	1,2,3,4,5	
46	<i>Claroideoglopus etunicatum</i> (W.N. Becker & Gerd.) C. Walker & A. Schüssler							X		X	X	X	1,2,5,8,9	
47	<i>Claroideoglopus luteum</i> (L.J. Kenn., J.C. Stutz & J.B. Morton) C. Walker & A. Schüssler											X	5	
48	<i>Entrophospora infrequens</i> (I.R. Hall) R.N. Ames & R.W. Schneid.	X	X						X				4	
Gigasporaceae														
49	<i>Gigaspora gigantea</i> (T.H. Nicholson & Gerd.) Gerd. & Trappe								X	X			1,2	
50	<i>Gigaspora margarita</i> W.N. Becker & I.R. Hall							X					1,2,8,9	
51	<i>Gigaspora rosea</i> T.H. Nicolson & N.C. Schenck									X	X	X	2,5	
Glomeraceae														
52	<i>Dominikia minuta</i> (Błaszk., Tadych & Madej) Błaszk., Chwat & Kovác										X	X	X	5
53	<i>Funneliformis geosporum</i> (T.H. Nicholson & Gerd.) C. Walker & A. Schüssler	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	1,2,3,5,8,9	
54	<i>Funneliformis halonatum</i> (S.L. Rose & Trappe) Oehl, G.A. Silva & Sieverding			X	X		X	X	X				8,9	
55	<i>Glomus ambisporum</i> G.S. Smith & N.C. Schenck	X		X	X		X	X	X				8,9	
56	<i>Glomus atrouva</i> McGee & Pattinson										X	X	X	5
57	<i>Glomus australe</i> (Berck.) S.M. Berch	X	X	X	X	X					X	X	X	5,7
58	<i>Glomus badium</i> Oehl, D. Redecker & Sieverd.										X	X	X	5
59	<i>Glomus brohultii</i> Sieverd. & Herrera										X	X	X	5
60	<i>Glomus caledonium</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) Trappe & Gerd.				X					X			2,3	
61	<i>Glomus clavisporum</i> (Trappe) R.T. Almeida & N.C. Schenck	X	X	X	X	X		X	X				2,8,9	
62	<i>Glomus formosanum</i> C.G. Wu & Z.C. Chen			X		X							1,2	
63	<i>Glomus fuegianum</i> (Speg.) Trappe & Gerd.										X	X	X	5
64	<i>Glomus glomerulatum</i> Sieverding			X	X	X	X	X	X				1,2,7,8,9	
65	<i>Glomus heterosporum</i> G.S. Sm. & N.C. Schenck										X	X	X	5
66	<i>Glomus macrocarpum</i> Tul & C. Tul	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	1,2,3,5,8,9	
67	<i>Glomus magnicaule</i> Hall			X		X							1,2	
68	<i>Glomus microcarpum</i> Tul. & C. Tul., 1844			X					X	X			1,2,3,5	
69	<i>Glomus nanolumen</i> Koske & Gemma	X	X		X				X				1,2,3	
70	<i>Glomus pachycaule</i> (C.G. Wu & Z.C. Chen) Sieverd. & Oehl										X		9	

71	<i>Glomus reticulatum</i> Bhattacharjee & Mukerji					X		X							1,2
72	<i>Glomus rubiformis</i> (Gerd. and Trappe) Almeida and Schenck	X	X	X								X	X		2,5
73	<i>Glomus spinosum</i> H.T. Hu											X	X	X	5
74	<i>Glomus spinuliferum</i> Sieverd. & Oehl											X			8
75	<i>Glomus taiwanensis</i> (C.G. Wu & Z.C. Chen) R.T. Almeida & N.C. Schenck ex Y.J. Yao								X	X	X	X	X	X	5,8
76	<i>Glomus tenebrosum</i> (Thaxt.) S.M. Berch											X	X	X	5
77	<i>Glomus trufemii</i> B.T. Goto, G.A. Silva & F Oehl					X	X	X	X	X					7,8
78	<i>Oehlia diaphana</i> (J.B. Morton & C. Walker) Błaszcz., Kozłowska & Dalpé											X	X		5
79	<i>Rhizoglomus clarum</i> (T.H. Nicolson & N.C. Schenck) Sieverd., G.A. Silva & Oehl	X	X	X	X	X									2,3,4,6
80	<i>Rhizoglomus intraradices</i> (N.C. Schenck & G.S. Sm.) Sieverd., G.A. Silva & Oehl	X	X	X	X	X	X					X			2,5,6
81	<i>Rhizoglomus invermaium</i> (I.R. Hall) Sieverd., G.A. Silva & Oehl			X		X									2
82	<i>Rhizoglomus microaggregatum</i> (Koske, Gemma & P.D. Olexia) Sieverd., G.A. Silva & Oehl			X	X	X									2
83	<i>Sclerocystis sinuosa</i> Gerdermann & B.K. Bakshi					X			X	X					2,7,8
84	<i>Simiglomus hoi</i> (S.M. Berch & Trappe) G.A. Silva, Oehl & Sieverd.					X									2
Paraglomeraceae															
85	<i>Paraglomus lacteum</i> (S.L. Rose & Trappe) Oehl, F.A. Souza, G.A. Silva & Sieverd.	X	X	X	X	X									7
86	<i>Paraglomus occultum</i> (C. Walker) J.B. Morton & D. Redecker			X	X										1,4
Racocetraceae															
87	<i>Cetraspora gilmorei</i> (Trappe & Gerd.) Oehl, F.A. de Souza & Sieverd.					X				X					2,8
88	<i>Cetraspora pellucida</i> (T.H. Nicolson & N.C. Schenck) Oehl, F.A. de Souza & Sieverd.	X	X	X	X	X	X			X					6,8
89	<i>Cetraspora spinosissima</i> (C. Walker & Cuenca) Oehl, F.A. de Souza & Sieverd.					X				X					7,8
90	<i>Racocetra castanea</i> (C. Walker) Oehl, F.A. de Souza & Sieverd.											X	X	X	5
91	<i>Racocetra fulgida</i> (Koske & C. Walker) Oehl, F.A. de Souza & Sieverd.									X	X				8
92	<i>Racocetra gregaria</i> (N.C. Schenck & T.H. Nicolson) Oehl, F.A. de Souza & Sieverd.					X									2
	<i>Racocetra weresubiae</i> (Koske & C. Walker) Oehl, F.A. de Souza & Sieverd.					X									2
Scutelloporaceae															
93	<i>Orbispora pernambucana</i> Oehl, G.A. Silva & D.K. Silva					X	X	X	X	X					7,8
94	<i>Scutellospora arenicola</i> Koske & Halvorson											X	X	X	5

95	<i>Scutellospora calospora</i> (T.H. Nicolson & Gerdermann) C. Walker & F.E. Sanders	X		X		X	X	1,2,5,7,8
96	<i>Scutellospora dipurpurescens</i> J.B. Morton & Koske					X	X	X

[65]¹, [49]², [57]³, [50]⁴, [14]⁵, [66]⁶, [17]⁷, [13]⁸, [27]⁹

P: pasture, C: crop. AFS, agroforestry system, YSF: young secondary forest, OSF: old secondary forest, F: 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), guilroux@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*, *Rhizogloium* e *Acaulospora* foram mais frequentes, com maior incidência de *Acaulospora* nas pastagens da paisagem degradada enquanto *Funneliformis* e *Rhizogloium* 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 simbioses que dependem da alocação de carbono por parte da planta hospedeira para sobreviver (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 perambucana*, *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).

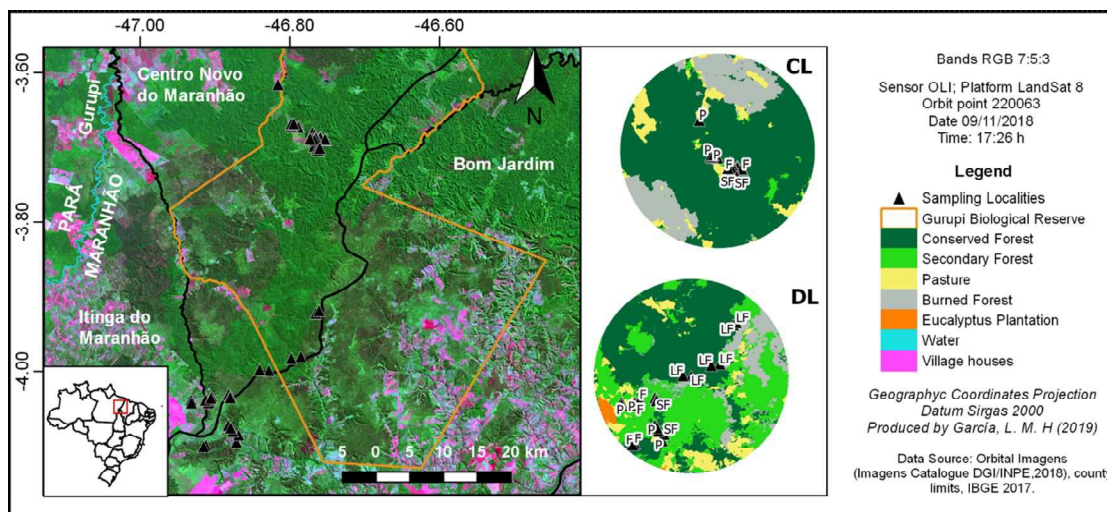


Figura 1. Localidade de amostragem entre os municípios Centro Novo do Maranhão, Bom Jardim, e Itinga do Maranhão, na Amazônia oriental (Garcia, 2019).

Desenho experimental

Foram definidos cinco tipos de usos do solo: Floresta conservada continua (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).

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 o restante foi homogeneizado, peneirado e guardado até análises finais.

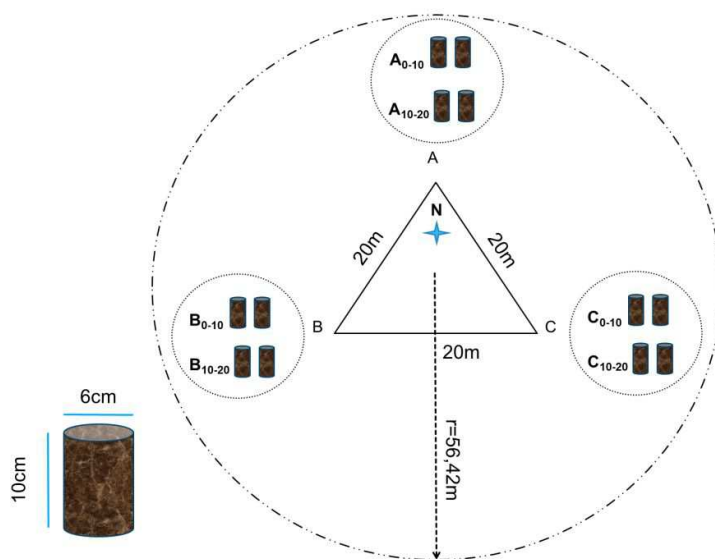


Figura 2. Esquema da coleta das amostras do solo nas áreas.

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

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 15aB ^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.

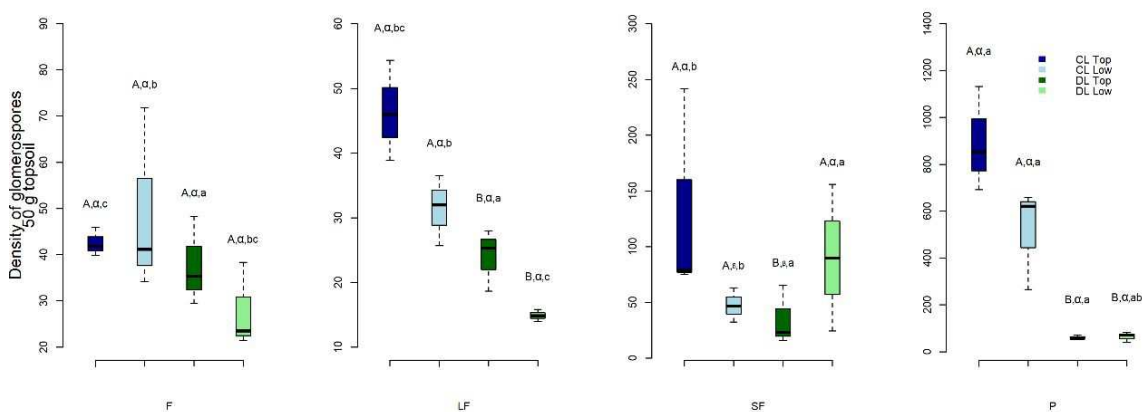


Figura 3. Densidade de glomerosporos em 50 g de solo para diferentes paisagens, topografia e usos do solo na Amazônia Maranhense. CL: Paisagem conservada. DL: Paisagem degradada. F: Floresta natural ou fragmento florestal conservado. LF: Floresta com histórico de extração seletiva. SF: Floresta secundária. 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 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).

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).

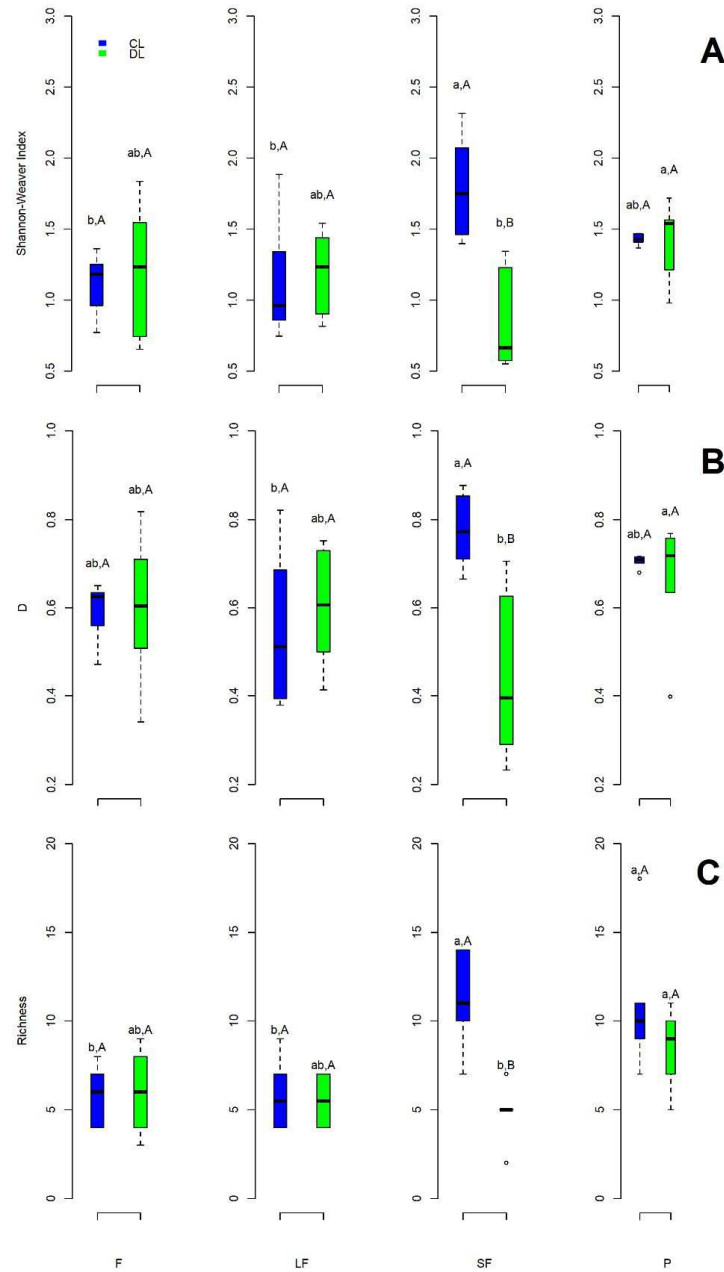


Figura 4. Índices de diversidade, dominância e riqueza para a comunidade de FMA segundo o efeito da paisagem e uso do solo na Amazônia oriental brasileira. A. Shannon-Weaver (H). B. Simpson. C. Riqueza. CL: Paisagem conservada. DL: Paisagem degradada. F: Floresta natural ou fragmento florestal conservado. 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).

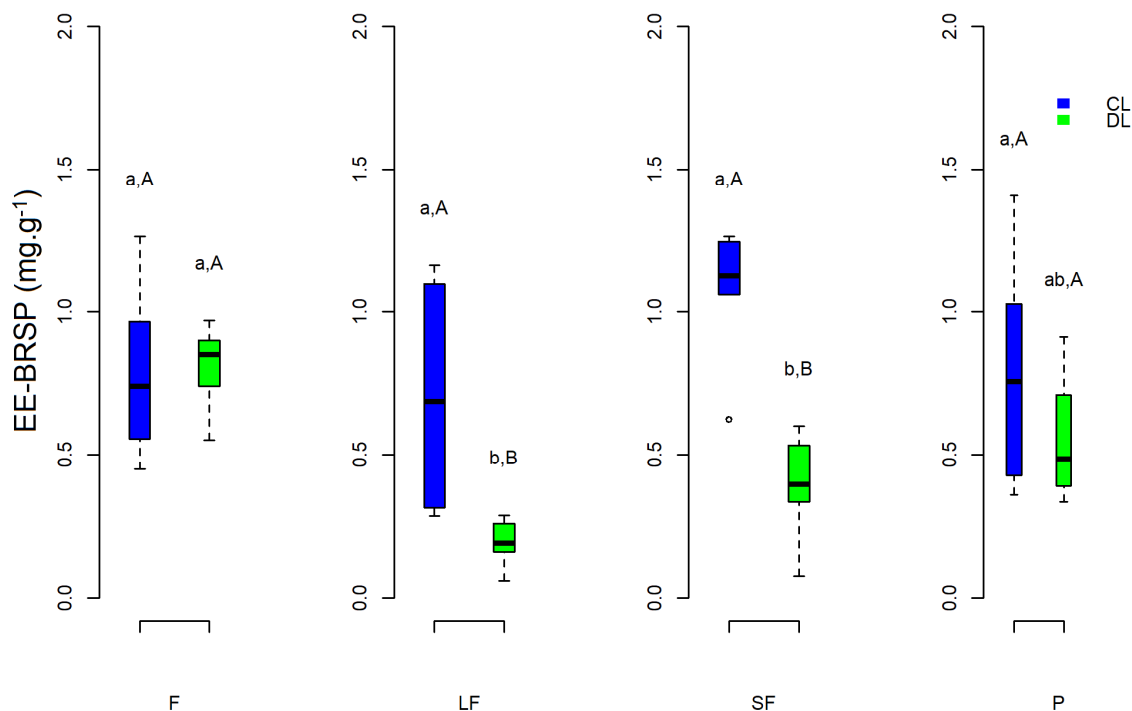


Figura 5. Glomalina facilmente extraível (EE-BRSP) para diferentes paisagens e usos de solo na Amazônia Maranhense. CL: Paisagem conservada. DL: Paisagem degradada. F: Floresta natural ou fragmento florestal conservado. LF: Floresta com histórico de extração seletiva. SF: Floresta secundária. P: Pastagem. 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).

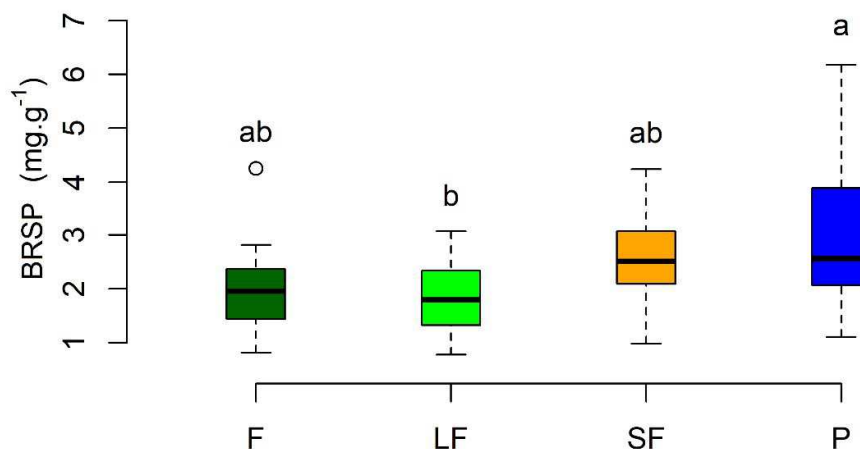


Figura 6. Glomalina total (BRSP) para diferentes usos de solo na Amazônia Maranhense. F: Floresta natural ou fragmento florestal conservado; LF: Floresta com histórico de extração seletiva; SF: Floresta secundária; P: Pastagem. Letras diferentes indicam diferença significativa ($p < 0,05$).

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 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 (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. trufemii* estiveram associadas às áreas mais degradadas dentro da CL no outro extremo do gradiente químico.

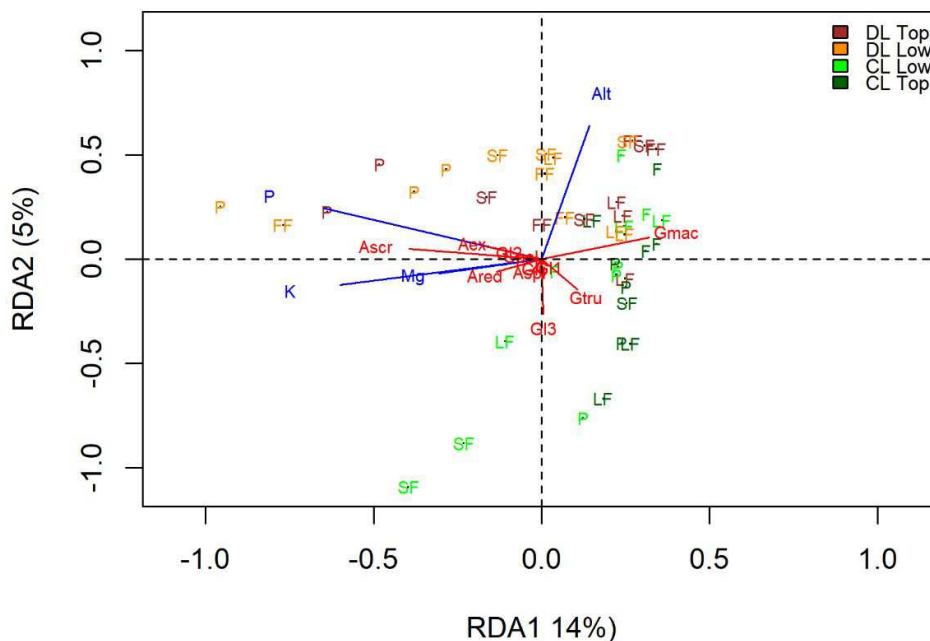


Figura 7. Resposta da comunidade de FMA a diferentes condições de Paisagem, topografia e usos do solo. As espécies representadas correspondem aos “scores” com pontuação superior ao 10%. DL, CL: Paisagem degradada e conservada. Top e Low: Terras altas e baixas. F: Floresta antiga. FF: Fragmento florestal 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 a elevação explicou 3.3% ($p < 0.05$), Figura 8.

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).

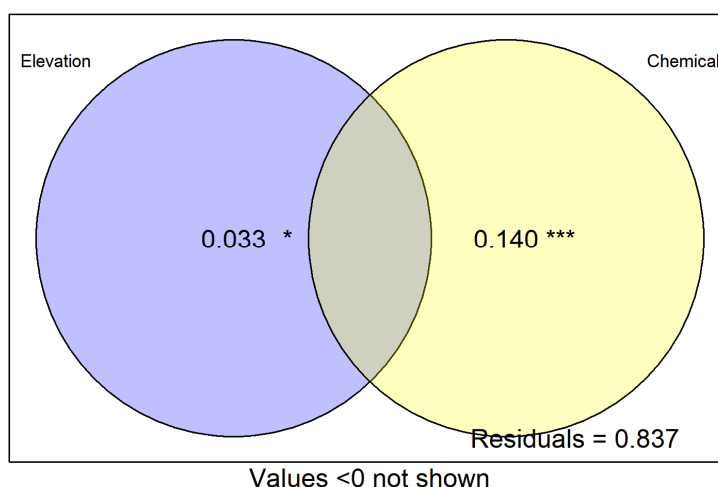


Figura 8. Partição da variância total explicada pelos conjuntos de variáveis significativas selecionadas no modelo do RDA.

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 *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 do 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 os taxa 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
Panamá 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, Barbara, 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 determinante 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 recalcitra após 400 dias (Rillig et al., 2001). A lenta taxa de substituição (6-42, anos, Rillig 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. A pesar de pequenas concentrações de Na^+ incentivam a produção de gomalina, 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. trapei* 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 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., & Husing, 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 vesicular-arbuscular 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>

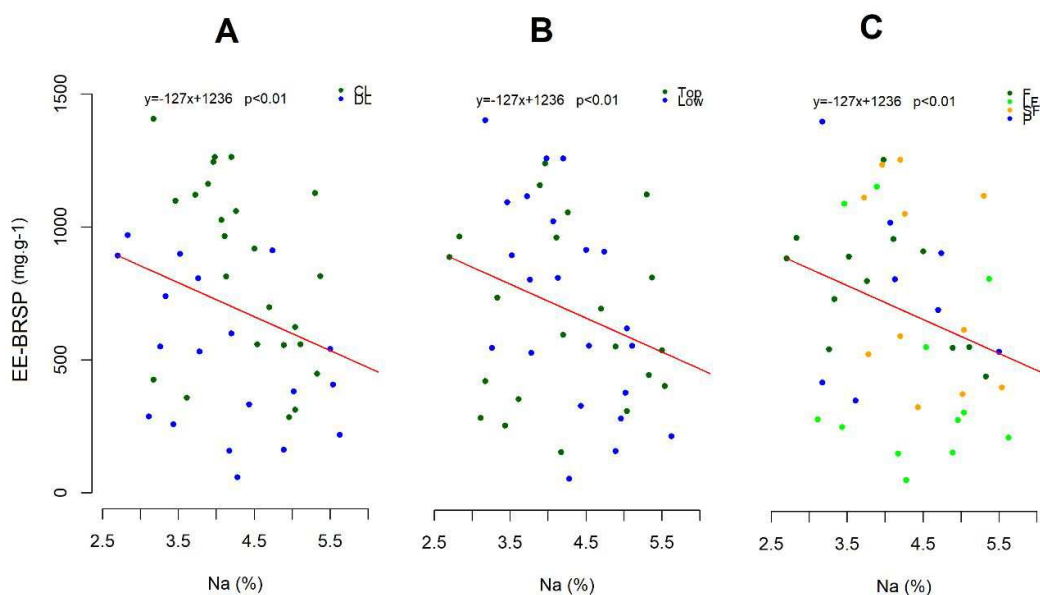
- Trejo, D., Barois, I., & Sangabriel-Conde, W. (2016). Disturbance and land use effect on functional diversity of the arbuscular mycorrhizal fungi. *Agroforestry Systems*, *90*(2), 265–279. <https://doi.org/10.1007/s10457-015-9852-4>
- Treseder, K. K. (2004). A meta-analysis of mycorrhizal responses 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.

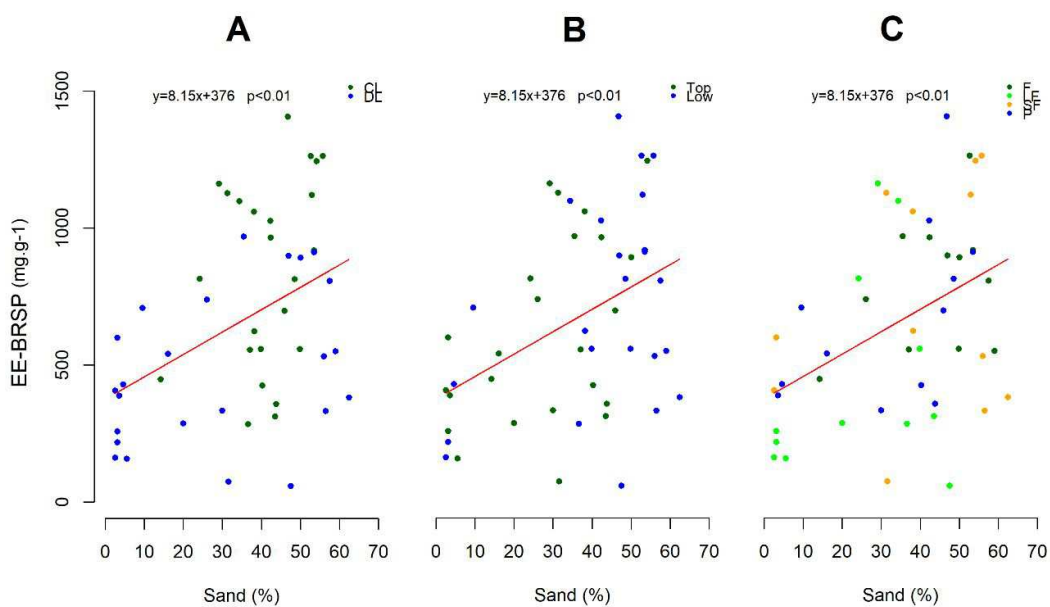
- Xu, X., Wang, X., Cleary, M., Wang, P., Lu, N., Sun, Y., & Rönnerberg, J. (2020). Slope position rather than thinning intensity affects arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) community in chinese fir plantations. *Forests*, 11, 273. <https://doi.org/10.3390/f11030273>
- Yang, X., Chen, J., Shen, Y., Dong, 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

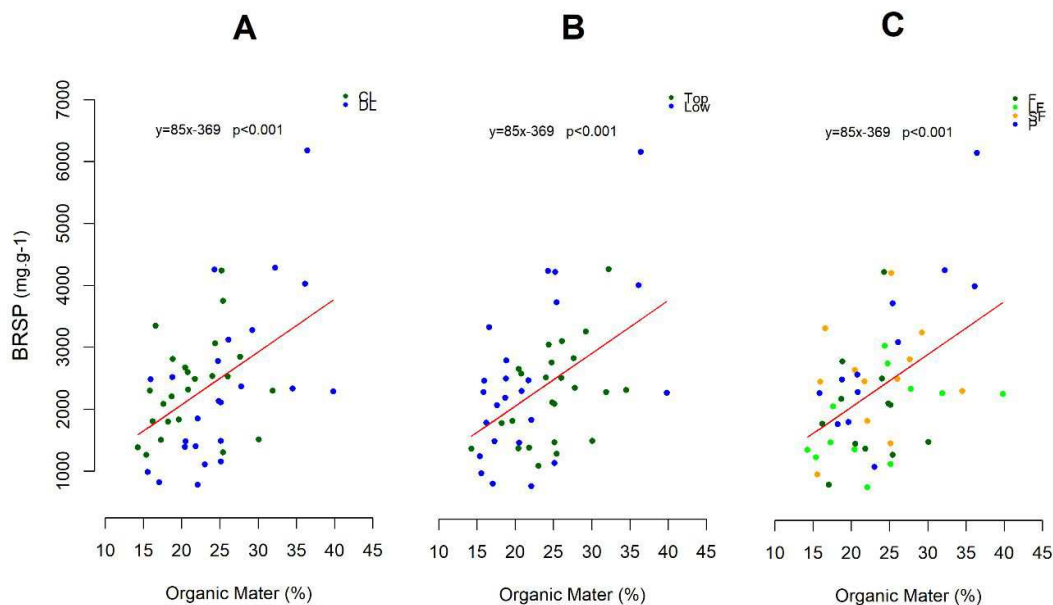
Suplementar 1: Relação do teor de glomalina facilmente extraível com o conteúdo de sódio para as diferentes condições de paisagens (A), topografia (B), e usos de solo (C). CL: Paisagem conservada. DL: Paisagem degradada. F: Floresta natural ou fragmento florestal conservado. LF: Floresta Explorada. SF: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



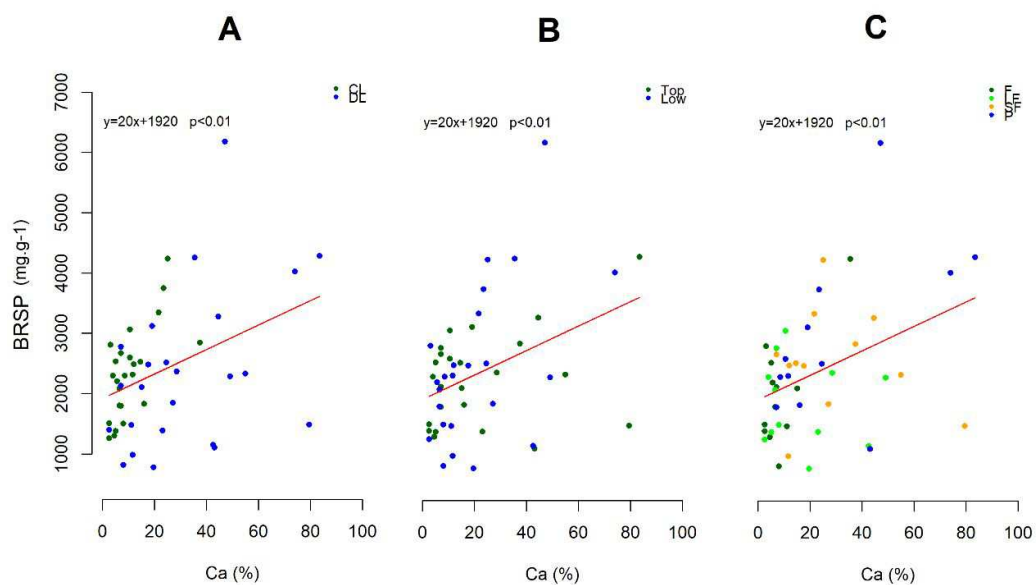
Suplementar 2: Relação do teor de glomalina facilmente extraível com o conteúdo de areia para as diferentes condições de paisagens (A), topografia (B), e usos de solo (C). CL: Paisagem conservada. DL: Paisagem degradada. F: Floresta natural ou fragmento florestal conservado. LF: Floresta Explorada. SF: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

