

Universidade Federal de Pernambuco
Centro de Biociências
Programa de Pós-Graduação em Biologia de Fungos

VITOR XAVIER DE LIMA

**ECOLOGIA DOS MIXOMICETOS E DICTIOSTELÍDEOS OCORRENTES EM
AMBIENTES NATURAIS E CULTIVADOS DO ESTADO DE PERNAMBUCO**

RECIFE

2017

VITOR XAVIER DE LIMA

**ECOLOGIA DOS MIXOMICETOS E DICTIOSTELÍDEOS OCORRENTES EM
AMBIENTES NATURAIS E CULTIVADOS DO ESTADO DE PERNAMBUCO**

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Biologia de Fungos da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial à obtenção do título de mestre em Biologia de Fungos.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Laise de Holanda Cavalcanti Andrade

RECIFE
2017

Catálogo na fonte
Elaine Barroso
CRB 1728

Lima, Vitor Xavier de

Ecologia dos mixomicetos e dictistelídeos ocorrentes em ambientes naturais e cultivados no Estado de Pernambuco / Vitor Xavier de Lima- Recife: O Autor, 2017.

67 folhas: il., fig., tab.

Orientadora: Laíse de Holanda Cavalcanti Andrade

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco.

Centro de Biociências. Biologia de Fungos, 2017.

Inclui referências

1. Mixomiceto 2. Mata Atlântica 3. Solos I. Andrade, Laíse de Holanda Cavalcanti (orientadora) II. Título

579.52

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2017-265

VITOR XAVIER DE LIMA

**ECOLOGIA DOS MIXOMICETOS E DICTIOSTELÍDEOS OCORRENTES EM
AMBIENTES NATURAIS E CULTIVADOS DO ESTADO DE PERNAMBUCO**

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Biologia de Fungos da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial à obtenção do título de mestre em Biologia de Fungos.

Aprovada em: 25/02/2013

COMISSÃO EXAMINADORA

Dr^a Laise de Holanda Cavalcanti Andrade – (Orientadora)
Universidade Federal de Pernambuco

Dr^a. Nivea Dias dos Santos – (Titular)
Universidade Federal de Pernambuco

Dr. Andrea Carla Caldas Bezerra – (Suplente)
Universidade Federal de Pernambuco

RESUMO

Os mixomicetos e dictiostelídeos já foram explorados em diversas áreas no mundo, porém pouco se sabe sobre os fatores que estariam influenciando sua ocorrência em ambientes naturais e o impacto da antropização. No presente trabalho foi estudada a influência de variáveis ambientais na ocorrência dos mixomicetos lignícolas em Mata Atlântica; e além dos primeiros registros dos dictiostelídeos para o país, os efeitos da atividade humana nos mesmos em áreas situadas no estado de Pernambuco. Entre outubro de 2011 e junho de 2012, foram coletadas oito amostras de solo provenientes de dois fragmentos de floresta ombrófila densa de terras baixas e oito de áreas de cultivo de *Manihot esculenta* Crantz e *Saccharum officinarum* L. para a detecção da ocorrência e abundância de dictiostelídeos. No mesmo período, foram realizadas 16 coletas em seis unidades de conservação de Floresta Atlântica situadas em três municípios de Pernambuco, onde foram analisadas as comunidades de mixomicetos presentes em 84 troncos mortos e suas características, sendo estas: estágio de decomposição; capacidade de absorção de água; dureza da madeira; diâmetro; cobertura de fungos e musgos; contato com o solo; exposição ao sol. Foram ainda consideradas a temperatura média do ar e a pluviosidade. Os primeiros registros de dictiostelídeos no Brasil indicam a ocorrência de *Dictyostelium fasciculatum*, *D. firmibasis*, *D. macrocephalum*, *D. aff. monochasioides*, *D. mucoroides*, *D. purpureum*, *Polysphondylium pallidum*, *P. pseudocandidum* e *P. violaceum*. Foi observado um decréscimo na abundância destes organismos nas áreas cultivadas. Foram encontradas 46 espécies de mixomicetos, sendo *Fuligo aurea* nova referência para o Neotrópico, *Metatrichia horrida* para o Brasil e *Cribraria mirabilis* e *Didymium verrucosporum* para Pernambuco. Através de análises multivariadas foi inferido que o pH e o estágio de decomposição dos troncos foram as variáveis mais importantes para a ocorrência das espécies e as condições meteorológicas foram secundárias.

Palavras-chave: Mata Atlântica. Amebozoa. Solo. análise multivariada.

ABSTRACT

The myxomycetes and dictyostelids has already been exploited in several areas worldwide, but little is known about the factors that would influence their occurrence in habitats and the impact of human disturbance. The present study investigated the influence of environmental factors on the occurrence of lignicolous myxomycetes, and besides the first record of dictyostelids for the country, the influence of human activity on its occurrence and abundance in areas of Pernambuco state. Between October 2011 and June 2012, eight samples of soil from two fragments of lowland Tropical Rain Forest and eight from cultivated areas with *Manihot esculenta* Crantz and *Saccharum officinarum* L. for detecting the presence and abundance of dictyostelids. In the same period, 16 excursions in six protected areas of Atlantic Forest located in three municipalities of Pernambuco, where myxomycetes communities present in 84 dead trunks and its characteristics were analyzed, the latter being: stage of decomposition, water absorption capacity, wood hardness, diameter, fungi and moss coverage, soil contact and sun exposure. Rainfall and air temperature were also considered. The first records of dictyostelids in Brazil indicate the occurrence of *Dictyostelium fasciculatum*, *D. firmibasis*, *D. macrocephalum*, *D. aff. monochasioides*, *D. mucoroides*, *D. purpureum*, *Polysphondylium pallidum*, *P. pseudocandidum* and *P. violaceum*. A decrease in abundance of these organisms in cultivated areas was observed. 46 species of myxomycetes was found, being *Fuligo aurea* new reference to the Neotropics, *Metatrichia horrida* to Brazil, and *Cirbraria mirabilis* and *Didymium verrucosporum* to Pernambuco. Through multivariate analysis was inferred that the pH and the stage of decomposition of the trunk were the most important variables influencing the occurrence of myxomycetes species, and weather conditions were secondary.

Key-words: Atlantic Forest. Amebozoa. Soil, multivariate analysis.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	8
1.1 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	9
1.1.1 Os Mixomicetos.....	9
1.1.1.1 Biologia.....	9
1.1.1.2 Sistemática.....	11
1.1.1.3 Ecologia.....	13
1.1.2 Os Dictiostelídeos.....	15
1.1.2.1 Biologia.....	15
1.1.2.2 Sistemática.....	16
1.1.2.3 Ecologia.....	17
1.2 OBJETIVOS.....	18
1.2.1 Objetivo Geral.....	18
1.2.2 Objetivos Específicos.....	18
1.3 PROCEDIMENTOS METODOLÓGICOS.....	18
1.3.1 Áreas de Estudo.....	18
1.3.2 Coleta e cultivo de mixomicetos e dictiostelídeos	20
1.3.3 Coleta e análise de dados ecológicos.....	21
2 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	24
2.2 OCORRÊNCIA DE MIXOMICETOS E SUAS RELAÇÕES COM AS CARACTERÍSTICAS DOS TRONCOS MORTOS EM MATA ATLÂNTIC.....	24
2.2.1 Composição da mixobiota lignícola.....	25
2.2.2 Características dos troncos.....	27
2.2.3 Análise da comunidade.....	30
2.2.4 Estágio de decomposição e variáveis relacionadas.....	34
2.2.5 Características químicas.....	38
2.2.6 Localização e posição dos troncos.....	41
2.2.7 Condições meteorológicas.....	42
2.2 PRIMEIROS REGISTROS E INFLUÊNCIA DA ATIVIDADE HUMANA NOS DICTIOSTELÍDEOS DA MATA ATLÂNTICA.....	47
3 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	59
REFERÊNCIAS.....	60

1 INTRODUÇÃO

A Região Nordeste do Brasil equivale ou mesmo supera, em extensão, o território de alguns países, correspondendo a ca. 18% do território nacional e reunindo uma parcela considerável da diversidade biológica do país em pequena escala espacial. A Região Nordeste abrange tipos de ecossistemas ocorrentes também de outras regiões, como os cerrados, campos rupestres, a Mata Atlântica e seus ecossistemas associados como manguezais, dunas e restingas, e mesmo um pouco da Floresta Pré-Amazônica, no Maranhão. Esta diversidade de ecossistemas oferece um amplo leque de condições favoráveis para estudos taxonômicos e ecológicos, tanto da macrofauna e macroflora como da microbiota.

Os mixomicetos e dictiostelídeos são organismos unicelulares, heterotróficos, com uma fase assimilativa amebóide móvel, quando se alimentam de bactérias e outros microrganismos, e uma fase esporulante, fixa. Ao germinarem, os esporos dão origem a mixamebas ou mixoflagelados haplóides uninucleados. As amebas dos dictiostelídeos, quando em inanição, se agregam para formar os sorocarpos, e no caso dos mixomicetos, dois indivíduos compatíveis se fusionam, dando origem a um plasmódio diplóide (GRAY; ALEXOPOULOS, 1968; RAPER 1984). Em ambos os grupos, algumas espécies são cosmopolitas, habitando todos os continentes e diversos ecossistemas (ING, 1994; SWANSON, 1999). O habitat melhor conhecido desses organismos é a camada de folheto mais decomposto, já em contato com o solo de florestas e outras partes decompostas de vegetais, porém sua presença já foi registrada em solos agrícolas, pradarias, desertos frios ou quentes dos dois hemisférios e fezes de herbívoros (ING, 1994; TRAN ET AL, 2008; ELIASSON, 2012; NOVOZHILOV ET AL, 2006). Além de participarem de diversos processos importantes, como a mineralização de nutrientes (COÛTEAUX; DARBYSHIRE, 1998), as amebas podem ser o grupo de eucariotos unicelulares mais abundantes no solo (URICH ET AL, 2008) e provavelmente também em outros microhabitats em que ocorrem, sendo os principais controladores de populações de bactérias (BONKOWSKI, 2004). Estudos que permitam compreender como os dictiostelídeos e mixomicetos comportam-se em ambientes naturais e antropizados permitirão um maior entendimento sobre a diversidade funcional de “protozoários”, ganhos nas

áreas da conservação do ambiente, valoração dos serviços ecossistêmicos, agricultura e a regeneração de ambientes naturais.

Visto que no Brasil a Mata Atlântica está em um estado crítico de deterioração, o avanço no conhecimento da sua biodiversidade torna-se uma das prioridades, como suporte aos planejamentos de conservação do ecossistema. Sendo a microbiota desse Bioma ainda pouco explorada, particularmente no que se refere aos dictiostelídeos, nunca antes explorados sistematicamente no Brasil, foi proposto um estudo sobre a ecologia desses organismos e dos mixomicetos, comparando-se as comunidades presentes em fragmentos de Mata Atlântica em níveis moderados de preservação e sob forte influência humana.

1.1 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

1.1.1 Os Mixomicetos

1.1.1.1 Biologia

Os mixomicetos são organismos ameboides, predadores e capazes de formar esporocarpos. Por viverem em ambientes úmidos e algumas vezes coberto por um filme d'água, esses esporocarpos elevam os esporos do substrato, permitindo que sequem e facilite a dispersão pelo vento, sendo provavelmente uma inovação chave para o sucesso evolutivo do grupo (SCHNITTLER, 2000). Os esporos são de tamanhos variados (4-20 μm), predominando a faixa de 6 a 10 μm e a forma globosa a subglobosa (MARTIN; ALEXOPOULOS, 1969), a parede apresenta variadas ornamentações. O mecanismo primário de dispersão dos esporos é pelo vento, mas algumas espécies se especializaram em outras estratégias, como as espécies de *Lycogala* cujos esporos são liberados através da força mecânica, e a dispersão por insetos em outras espécies etalióides (ING, 1994). Diversos fatores influenciam na germinação dos esporos, como o pH e disponibilidade de nutrientes do substrato (GRAY; ALEXOPOULOS, 1968). Quando o esporo atinge um local ideal para a germinação, é liberada uma (ou mais) célula uninucleada haploide, ameboides ou flageladas, ambas as formas conversíveis. Nesta fase, alimentam-se principalmente por ingestão de bactérias e outros microrganismos que sejam de tamanho apropriado. Na fase flagelada o

mixomiceto é capaz de absorver os nutrientes dissolvidos no meio. O zigoto se origina da fusão de isogametas e sofre divisões nucleares, sem a divisão celular, caracterizando assim a fase plasmodial. Da mesma forma que sua fase ameboide, essa é predatória. Dependendo de diversas condições fisiológicas e ambientais, a massa de protoplasma transforma-se em um ou vários corpos de frutificação, os quais conterão esporos meióticos (GRAY; ALEXOPOULOS, 1968).

Três tipos de plasmódio podem ser reconhecidos, o protoplasmódio, o faneroplasmódio e o afanoplasmódio (ALEXOPOULOS, 1960). O protoplasmódio se caracteriza por ser microscópico, não possuindo um fluxo de citoplasma proeminente. Também já foi observado que estes plasmódios controlam o número de núcleos presente em cada um e dividem-se ao atingir o número crítico de núcleos, fazendo com que estes plasmódios fiquem sempre em tamanho diminuto, não visíveis à vista desarmada (GRAY; ALEXOPOULOS, 1968). O faneroplasmódio é geralmente grande e pigmentado, possui um fluxo de citoplasma vigoroso e produz grande quantidade de mucilagem. Nestes plasmódios é possível observar uma polaridade, com uma região posterior e anterior. O afanoplasmódio, característico da ordem Stemonitales, pode formar uma rede grande de protoplasma, porém ao contrário do faneroplasmódio, eles são delicados e finos, permanecendo hialinos e invisíveis ao olho nu exceto quando iniciam o processo de esporulação. Além desses três tipos de plasmódios, mais um é reconhecido, pertencendo à ordem Trichiales, muito semelhante ao faneroplasmódio, mas com algumas características únicas (MCMANUS, 1962).

Muito sobre a compatibilidade sexual dos mixomicetos foi discutido por CLARK E HASKINS (2010), mostrando que existem indivíduos heterotáticos (que precisam de duas amebas/flagelados compatíveis de linhagens diferentes) ou não-heterotáticos (provavelmente apomíticos), assexuais. O referido autor também demonstra que algumas das morfoespécies reconhecidas atualmente são constituídas por um grupo de linhagens sexuais e numerosas linhagens clonais, formando um complexo de espécies.

A característica taxonômica mais marcante dos mixomicetos são seus esporocarpos, que possuem uma variedade de formas, cores e microestruturas como columela, pedicelo, perídio, capilício, e com base na variação e presença dessas estruturas é que são reconhecidas as espécies (MARTIN; ALEXOPOULOS, 1969). A forma básica desses esporocarpos são os esporângios

pedicelados. Encontrado em todas as ordens da classe, é formado por uma haste (pedicelo) que sustenta um esporângio (esporoteca) contendo os esporos. Existem também os esporângios sésseis e os plasmodiocarpos, estes últimos possuindo uma forma cilíndrica (algumas vezes achatada lateralmente) e podem se anastomosar assemelhando-se à disposição das veias principais do plasmódio de origem. Estes dois últimos tipos aparentemente surgiram independentemente em várias ordens, da mesma forma que os etálios e pseudoetálios. Os pseudoetálios são esporocarpos sésseis, raramente pedicelados, que estão agrupados formando uma estrutura contínua enquanto que nos etálios perderam totalmente sua individualidade, estando intimamente agregados e cobertos por uma única camada protetora (perídio), não sendo possível reconhecer as esporotecas individuais por além de vestígios (MARTIN; ALEXOPOULOS, 1969).

1.1.1.2 Sistemática

A Classe Myxomycetes é tradicionalmente dividida nas subclasses Ceratiomyxomycetidae, com a ordem Ceratiomyxales, Myxogastromycetidae com quatro ordens (Echinosteliales, Trichiales, Physarales e Liceales) (MARTIN; ALEXOPOULOS, 1969) e Stemonitomycetidae, para qual foi transferida a ordem Stemonitales, antes pertencente à yxogastromycetidae, por ROSS (1973).

A subclasse Myxogastromycetidae se caracteriza por incluir espécies endosporadas, formando faneroplasmódios ou protoplasmódios e o desenvolvimento do esporocarpo subhipotático. Dentre as ordens desta subclasse, Echinosteliales se caracteriza por ter protoplasmódios que formam esporocarpos pedicelados com esporos claros ou escuros, com columela e capilício geralmente presentes. Os membros da ordem Trichiales possuem um tipo de faneroplasmódio (McMANUS, 1962), produzindo esporângios pedicelados ou sésseis, plasmodiocarpos e pseudoetálios; possuem esporos com cores brilhantes com tons de amarelo e vermelho, e a característica mais marcante é o capilício bem desenvolvido, geralmente ricamente ornamentado. A ordem Liceales produz todos os tipos de esporocarpos e agrupa espécies com uma grande variedade de formas, mas todas se caracterizam pelos esporos geralmente claros e a ausência de capilício e columela. A ordem Physarales se

caracteriza pelo faneroplasmódio e pelas impregnações de carbonato ou oxalato de cálcio em diversas partes do esporocarpo, exceto nos esporos.

A subclasse Stemonitomycetidae, com sua única ordem Stemonitales, se caracteriza por possuir afanoplasmódio, que produz esporocarpos com desenvolvimento epihipotálico e esporos escuros.

Muito distinta de todas as outras está a subclasse Ceratiomyxomycetidae, com a ordem Ceratiomyxales, em que seu plasmódio produz uma matriz mucilaginosa que dará origem a esporos pedicelados na face externa, sem a formação de perídio. Há discussão de se incluir as quatro espécies que compõem a ordem Ceratiomyxales na classe Myxomycetes, devido à diferenças no ciclo de vida e especialmente na morfologia do esporocarpo (OLIVE, 1975).

Os Myxomycetes estão atualmente incluídos dentro do “supergrupo” Amebozoa, grupo irmão de Opisthokonta (fungos + animais e grupos relacionados), que inclui todas as amebas, tecadas ou não, que possuem pseudopódios lobosos ou pontudos e cristas mitocondriais tubulares (CAVALIER-SMITH, 2003; BALDAUF, 2008; PAWLOWSKI; BURKI, 2009) e nunca com filopódios verdadeiros (que puxam a célula para frente) ou movimento eruptivo (FIORE-DONNO, 2009). Dentro de Amebozoa foram incluídos em Mycetozoa juntamente com os dictiostelídeos e protostelídeos, grupo de amebas caracterizado por produzir corpos de frutificação. A monofilia de Mycetozoa foi testada por BALDAUF E DOLITTLE (1997), e numa amostragem maior de espécies foi observado por FIORE-DONNO ET AL (2009) que os dictiostelídeos e Myxomycetes+*Ceratiomyxa* formam um grupo monofilético e que o grupo dos protostelídeos é polifilético, agrupando várias amebas que independentemente adquiriram a capacidade de produzir corpos de frutificação.

A relação entre os grupos dentro da classe Myxomycetes ainda não foi resolvida, no entanto foi já demonstrado que a divisão em três subclasses utilizada por MARTIN; ALEXOPOULOS (1969) não reflete a relação filogenética, sendo o grupo dividido entre espécies de esporos escuros (Physarales e Stemonitales) e esporos claros (Trichiales e Liceales), enquanto que a ordem Echinosteliales é basal aos dois grupos (FIORE-DONNO ET AL, 2005). Estudo mais recentes indicam Physarales derivando de um ancestral *Lamproderma*, membro da ordem Stemonitales, sendo este último então um grupo parafilético (FIORE-DONNO ET AL, 2008;2012). A relação das Ceratiomyxales com os outros

mixomicetos ainda não é certa, contudo são inegavelmente muito próximos tanto devido à formação de grandes plasmódios quanto na presença de um segundo flagelo, característica única dentro de Amebozoa (FIORE-DONNO ET AL, 2009).

1.1.1.3 Ecologia

As espécies de mixomicetos podem ser divididas em grupos ecológicos conforme o substrato de esporulação: lignícolas, que habitam troncos mortos; foliícolas, que habitam folhas mortas; suculentícolas, que se desenvolvem em tecidos mortos de plantas suculentas; fimícolas, encontradas em fezes de animais herbívoros; muscícolas, habitando em musgos e hepáticas; nivícolas, se desenvolvendo em material vegetal sob uma camada de neve; corticícolas, em casca de árvores vivas; florícolas, vivendo em inflorescências; os micetícolas e liquenícolas, esporulando sobre basidiomas e líquens e os humícolas, vivendo na camada de húmus no solo (ING, 1994; NOVOZHILOV ET AL 2000; SCHINTTLER E STEPHENSON, 2002). Os mixomicetos ocupam diversos microhabitats, com raras espécies especialistas, como *Kelleromyxa fimicola* (Dearn. & Bisby) Eliasson, encontrada exclusivamente em fezes de herbívoros. Grupos mais generalistas são os foliícolas e lignícolas, enquanto que os mais específicos são os fimícolas e nivícolas (NOVOZHILOV ET AL, 2000). Dentre os microhabitats preferenciais para os mixomicetos, uns dos mais característicos são os troncos em decomposição que, quando presentes, geralmente correspondem ao microhabitat que apresenta a maior diversidade e abundância de mixomicetos dentre os disponíveis no ambiente (NOVOZHILOV ET AL, 2000).

Dentre os diversos ecossistemas onde são encontrados os mixomicetos, as florestas tropicais e temperadas foram as mais estudadas (ING, 1994) e é onde se pode encontrar com mais facilidade estes organismos, especialmente os lignícolas e foliícolas. Porém existe uma diversidade de outros microambientes em que os mixomicetos ocorrem, geralmente menos estáveis, sendo possível detectá-los utilizando-se a técnica de câmara-úmida. Estes são: casca de árvores vivas, inflorescências e outras estruturas reprodutivas (KILGORE ET AL, 2009), folhas de arbustos com uma cobertura de hepáticas e outros organismos epífilos (SCHNITTLER, 2001), folhas mortas e ramos ainda presos à planta mãe, ou que não atingiram ainda o solo e fezes de herbívoros (ING, 1994).

O conhecimento sobre a ecologia dos mixomicetos está baseado em pesquisas publicadas a partir da década de 1970. Um dos primeiros estudos ecológicos dos mixomicetos foi feito por PIROLA; CREDARO (1975), em uma tentativa de caracterizar comunidades de mixomicetos em duas áreas na Itália, onde encontraram diferenças entre áreas de campo e floresta, em que cada tipo de ambiente possuiu uma comunidade específica que respondem de formas distintas às condições ambientais. HÄRKÖNEN (1977, 1981), utilizando câmaras-úmidas, estudou os mixomicetos ocorrentes em casca e folhas mortas de árvores da Finlândia e concluiu que existe uma relação entre o mixomiceto e o pH do substrato, e também em relação à espécie vegetal. MAIMONI-RODELLA; GOTTSBERGER (1980) realizaram um estudo ecológico em duas áreas no sudeste do Brasil, uma no Cerrado e outra em Mata Atlântica, registrando a ocorrência dos mixomicetos nestes dois ambientes, preferências por substratos e sua distribuição ao longo do ano. ELIASSON (1981) coletou semanalmente por quatro anos em uma floresta dominada por *Picea*, analisando a distribuição nos substratos e estações. STEPHENSON (1988, 1989) em um esforço semelhante, incluindo a técnica de câmara-úmida, estudou cinco áreas em uma floresta temperada dos E.U.A. Estes dois últimos pesquisadores se concentraram em analisar os padrões de ocorrência nas áreas estudadas, relacionando com o período do ano e microhabitat de preferência pelas espécies de mixomicetos. A partir deste período, um grande esforço para se explorar e entender a ocorrência dos mixomicetos em diversas áreas diferentes do mundo, como por exemplo: mixomicetos no deserto gelado do Cazaquistão (SCHNITTLER, 2001), em florestas úmidas da Costa Rica (ROJAS; STEPHENSON, 2008), nos desertos e regiões semi-áridas do Chile, Estado Unidos, México e China (LADO ET AL, 2012; NOVOZHILOV ET AL, 2003; ESTRADA-TORRES ET AL, 2009; SCHNITTLER ET AL, 2012), em várias áreas da Eurásia (NOVOZHILOV ET AL, 2006; NOVOZHILOV; SCHNITTLER, 2008; NOVOZHILOV ET AL, 2011), em regiões de altitude elevada no Neotrópico (ROJAS ET AL, 2010) e em campos e ravinas (SCHNITTLER ET AL, 2010; ROLLINS; STEPHENSON, 2012).

Exceto os trabalhos de M. Härkönen, a atenção dos pesquisadores é voltada para o ambiente como um todo, focando na composição de mixomicetos ocorrentes nos diversos microhabitats explorados. As coletas são pontuais, com algumas excursões, somente em determinados períodos favoráveis ao

crescimento dos mixomicetos, em conjunto com o cultivo em câmara-úmida de amostras de substratos coletados. Estudos como estes são importantes para dar informações de modo geral da composição da comunidade nessas diversas áreas do mundo, e são indispensáveis para o entendimento biogeográfico do grupo. Entretanto perde-se informação da sazonalidade da ocorrência dos mixomicetos, como mostrado por ELIASSON (1981), e de uma visão de como os mixomicetos se comportam em cada um dos microhabitats. Suprindo um pouco deste conhecimento, em diversos trabalhos, Everhart e colaboradores (EVERHART; KELLER, 2008; EVERHART ET AL, 2009; EVERHART ET AL, 2009) deram atenção aos mixomicetos corticícolos, explorando a sua distribuição espacial e sua relação com outras diversas variáveis bióticas e abióticas (espécie do forófito, diâmetro do caule, etc.). Nas ravinas, visto que o único microhabitat presente para os desenvolvimento dos mixomicetos é o ambiente composto pelas briófitas presente nas rochas (SCHNITTLER ET AL, 2010), toda a atenção do estudo foi dada aos mixomicetos muscícolos. Takahashi e colaboradores (TAKAHASHI; HADA, 2009, 2010; TAKAHASHI ET AL, 2010; TAKAHASHI, 2010) constataram a influência de algumas variáveis na ocorrência dos mixomicetos lignícolas ocorrentes em angiospermas e gimnospermas. Há muito ainda para se descobrir de como os mixomicetos se comportam nos microhabitats como a interação com outros organismos, sua influência no ambiente, e a importância relativa dos diversos fatores bióticos e abióticos.

1.1.2 Os dictiostelídeos

1.1.2.1 Biologia

Os dictiostelídeos são, assim como os mixomicetos, um grupo de amebas que formam corpos de frutificação, porém o seu ciclo de vida difere em muitos aspectos. Na germinação do esporo, uma célula ameboide move-se para fora, se alimentando de bactérias. Eventualmente ocorre a divisão celular, formando uma população de amebas. Quando o alimento no ambiente está escasso, as amebas reagem a este estresse liberando sinalizadores no substrato, fazendo com que estas se agreguem. Desta agregação culmina a formação de um ou vários sorocarpos, onde parte das amebas tornam-se parte da estrutura, e outras

transformam-se em esporos que serão dispersos. Caso os esporos cheguem a algum local favorável para o seu desenvolvimento, irão germinar, recomeçando o ciclo (RAPER, 1984). Essa descrição é de sua fase assexual. Seu ciclo sexual é ainda pouco conhecido. Ocorre a agregação de forma similar, no entanto em vez da formação de sorocarpos, as amebas produzem um macrocisto, onde ocorre a permutação de material genético e posterior mitose e germinação (RAPER, 1984).

1.1.2.2 Sistemática

Os dictiostelídeos estão dentro do grupo Macromycetozoa (FIORE-DONNO ET AL, 2009), juntamente com os mixomicetos e *Ceratiomyxa*. Esse grupo faz parte de Conosa (ou Conosea), dentro de Amebozoa (PAWLOWSKI; BURKI, 2009). Os dictiostelídeos têm sua posição relativamente definida dentro do conjunto das amebas, entretanto a relação entre as espécies do grupo é ainda confusa, especialmente no que se refere à delimitação dos gêneros.

São classicamente reconhecidos três gêneros de dictiostelídeos com base na morfologia dos sorocarpos: *Acytostelium*, *Dictyostelium* e *Polysphondylium* (RAPER, 1984). O primeiro se caracteriza pela formação de sorocarpos pequenos, e com pedicelos sem células. *Dictyostelium* produz esporocarpos de tamanhos e cores variados, alguns produzindo ramificações irregulares e seus pedicelos são formados pela vacuolização das células. *Polysphondylium* se caracteriza pela formação de sorocarpos geralmente grandes, em que ao longo do pedicelo são formadas pequenas e numerosas ramificações espaçadas regularmente. A artificialidade desses gêneros já era evidente, e com a utilização de técnicas moleculares foi possível uma visualização mais próxima do real da relação entre os grupos de espécies: todos os três gêneros antes delimitados são artificiais, não refletindo na sua filogenia, e agora são reconhecidos quatro grandes grupos e alguns grupos menores (ROMERALO ET AL, 2011). O Grupo 1, o mais basal, é caracterizado por espécies com o morfotipo de *Dictyostelium*, produzindo sorocarpos de tamanhos e hábitos variados, possuindo esporos com grânulos polares. O Grupo 2 é dividido em dois, 2A e 2B: o primeiro possui todas as espécies *Acytostelium* exceto uma. 2B agrupa todos os *Polysphondylium* brancos, a única espécie de *Acytostelium* com esporos elípticos, *A. ellipticum* e outras poucas espécies de *Dictyostelium*, todas estas possuem grânulos polares nos

esporos. No Grupo 3 estão todas as espécies de *Dictyostelium* com base ramificada e outras com base não ramificada e grânulos polares nos esporos. O Grupo 4, o mais derivado, é caracterizado pelas espécies de *Dictyostelium* com esporos sem grânulos polares nos esporos e as que atingem os maiores tamanhos tanto na agregação quanto no sorocarpo. Além desses grupos, existem outros menores, sendo estes: “polycarpum complex”, “polycephalum complex” e “violaceum complex”, os dois primeiros sendo cada um composto por uma morfoespécie e o último abrangendo espécies com ramificações regulares de cor violeta a púrpura.

1.1.2.3 Ecologia

Os dictiostelídeos ocorrem em todos os ambientes o qual foram estudados, incluindo florestas tropicais e desertos (SWANSON, 1999). São cosmopolitas, não parecendo possuir nenhum padrão de endemismo, porém podemos encontrar algumas relações entre condições macroclimáticas, sendo algumas espécies características de regiões tropicais ou temperadas. Nos vários ecossistemas, os dictiostelídeos habitam especialmente o solo, na região logo abaixo das folhas em decomposição onde existem mais nutrientes e bactérias como alimento (RAPER, 1984), porém eles são capazes de viver em outros ambientes como fezes de herbívoros, e até mesmo detritos que acumulam em espaços nos troncos das árvores e nas epífitas (STEPHENSON; LANDOLT, 1998). A exploração deste último microhabitat é extremamente promissora, com certas vezes um número maior de clones/g do que o encontrado no solo do mesmo ambiente, e novas espécies sendo descritas neste nicho (LANDOLT ET AL, 2008).

Visto que os esporos estão dentro de uma mucilagem de matriz no topo dos soróforos, é muito improvável que a dispersão destes seja através do vento, visto que quando o ambiente seco, a matriz se endurece, agregando firmemente os esporos (RAPER, 1984). É mais provável que a dispersão ocorra pela água com a matriz se dissolvendo, ou pela ação de animais quando a matriz pegajosa se adere à superfície de, por exemplo, insetos (STEPHENSON ET AL, 2006).

Na América do Sul foram explorados o Peru, Uruguai, Argentina e Chile (SWANSON ET AL, 1999; VADELL, 2000; VADELL; CAVENDER, 2007; VADELL

ET AL, 2011), e partes do Brasil. No Brasil foram explorados o extremo sul e parte da região amazônica, porém estes resultados nunca foram publicados.

1.2 OBJETIVOS

1.2.1 Objetivo Geral

Ampliar o conhecimento taxonômico e ecológico sobre os mixomicetos e dictiostelídeos ocorrentes nos Neotrópicos, particularmente quanto a sua distribuição geográfica no Brasil e em diferentes microhabitats.

1.2.2 Objetivos Específicos

- Dar continuidade ao levantamento das espécies de Myxomycetes ocorrentes na Região Nordeste do Brasil.
- Explorar novos microhabitats dos mixomicetos em áreas de Floresta Atlântica e solos agrícolas de Pernambuco.
- Introduzir a ferramenta da biologia molecular na prospecção da mixobiota de solo e folheto em áreas naturais e agrícolas.
- Efetuar os primeiros registros de dictiostelídeos no Brasil.
- Avaliar a influência de fatores bióticos e abióticos sobre comunidades de mixomicetos lignícolas em dois tipos de floresta úmida tropical

1.3 PROCEDIMENTOS METODOLÓGICOS

1.3.1 Áreas de estudo

As coletas foram realizadas em seis áreas de preservação da Mata Atlântica, que antes da antropização faziam parte de um contínuo na direção Norte-Sul da zona costeira de Pernambuco (Tabela 1). A precipitação média anual para esta região do Estado é de aproximadamente 2400 mL (35 mL no mês mais seco a 380 mL no mês mais chuvoso). Nestas áreas o componente arbóreo é rico em espécies, dominado por representantes das famílias Anacardiaceae,

Moraceae, Fabaceae e Lauraceae, entre outras (COSTA JUNIOR ET AL, 2008), que formam um dossel fechado, com algumas clareiras formadas pela queda recente de árvores. Na região, as chuvas se concentram entre os meses de abril e agosto (outono-inverno), porém não existe um período efetivamente de seca, visto que chuvas esparsas ocorrem durante todo o ano. O clima enquadra-se no tipo As' da classificação de Köppen, com temperatura média entre 23,8-26,5°C, com máximas médias de 30,3 °C e mínimas de 20,5 °C, com as médias mais baixas ocorrendo durante o período chuvoso. O solo predominante nas áreas é o latossolo e podzólico (IBGE, 1992).

Tabela 1 - Localização e tipo de vegetação das seis áreas de Mata Atlântica onde foram realizadas as coletas de mixomicetos lignícolas, na Zona da Mata do estado de Pernambuco.

Unidade de Conservação	Município	Coordenadas	Altitude	Área	Tipo de Floresta (IBGE 1992)
Reserva Ecológica Carnijó	Moreno	08°08'47.6" S 03°504'32.6' W	120 m	25,5 ha	Ombrófila densa das Terras Baixas
Reserva Ecológica Mata do Sistema Gurjaú	Cabo de Sto. Agostinho	08°14'11.0" S 35°29'54"W	100 m	1077 ha	Ombrófila densa das Terras Baixas
Reserva Ecológica Mata da Usina São José	Igarassu	07°50'20.6" S 034°59'51.2' W	50 m	323 ha	Ombrófila densa das Terras Baixas
Jardim Botânico do Recife	Recife	08°04'36.5" S 034°58'03.0' W	35 m	10 ha	Ombrófila densa das Terras Baixas
Reserva Patrimônio Particular Natural Frei Caneca	do Jaqueira	08°42'41.0" S 35°50'30"W	700 m	630 ha	Ombrófila densa sub-montana
Refúgio Ecológico Charles Darwin	Igarassu	07°48'55.9" S 034°57'16.9' W	50 m	60 ha	Ombrófila densa das Terras Baixas

Fonte: XAVIER DE LIMA, 2013

1.3.2 Coleta e cultivo de mixomicetos e dictiostelídeos

Entre abril de 2011 e setembro de 2012 foram realizadas 16 excursões a campo, alternando entre as áreas de estudo, abrangendo o máximo de variações na precipitação e temperatura. Os 84 troncos mortos selecionados foram analisados exaustivamente à procura por esporocarpos de mixomicetos. Os troncos em que existia uma variação óbvia em certas características (exp.: estágios de decomposição) ao longo do seu comprimento, e troncos já previamente analisados foram evitados. Os espécimes encontrados foram colhidos com parte do substrato e acondicionados em caixas de papelão para transporte ao laboratório e posterior identificação.

Para a identificação dos espécimes utilizou-se as chaves de identificação e descrições de LISTER (1925), MARTIN; ALEXOPOULOS (1969), FARR (1976), LADO; PANDO (1997), POULAIN ET AL (2011) e adotou-se a nomenclatura proposta por LADO (2012).

Oito amostras compostas de solo foram coletadas em dois fragmentos de Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas situados no estado de Pernambuco, o Refúgio Ecológico Charles Darwin e a Reserva Ecológica Carnijó. Embora antropizadas, estas áreas remanescentes da Floresta Atlântica brasileira apresentam árvores de alto porte (até 15 m) e uma copa fechada (PIETROBOM; BARROS, 2003), com uma camada espessa de folheto, que se apresenta úmida por cerca de 10 meses ao ano. Duas monoculturas foram escolhidas, macaxeira (*Manihot esculenta* Crantz, Euphorbiaceae) e cana-de-açúcar (*Saccharum officinarum* L., Poaceae), em áreas situadas no município de Cabo de Santo Agostinho (8°15'17,00"S 35°03'37,03"W, 70 m), distante cerca de 20 km das duas unidades de conservação; as duas áreas de cultivo recebem adubação natural e são tratadas regularmente com pesticidas. Foram coletadas quatro amostras compostas de solo em cada um dos tipos de cultivo. O tipo de solo predominante nesta área é latossolo e podzólico (IBGE, 1992). Nesta região do Estado de Pernambuco, a pluviosidade anual média é de 2400 mm. O clima enquadra-se no tipo As' da classificação de Köppen, com temperaturas médias entre 23,8-26,5°C durante todo o ano.

Após ser retirada a camada mais superficial do folheto, onde as folhas ainda se apresentavam quase íntegras, amostras de solo foram coletadas com auxílio de uma colher esterilizada. Em cada ponto de coleta, amostras aleatórias foram colhidas em quatro pontos, distanciados 1 m entre si, e reunidas para formar uma amostra composta (cerca de 30 g), que foi acondicionada em um saco plástico, para transporte ao laboratório. Foram no total coletadas 16 amostras de solo.

A metodologia seguida para cultivo foi baseada em CAVENDER; RAPER (1965): cada amostra composta do solo foi colocada em um frasco de Erlenmeyer e pesada em balança de precisão; adicionou-se água destilada esterilizada (1:25 solo/água) e em seguida o recipiente foi agitado vigorosamente. Meio mililitro desta suspensão (0,02g de solo) foi colocado em três placas de Petri contendo 1,5% de ágar em uma infusão de gramíneas mortas, junto com 0,5 mL de uma suspensão de *Escherichia coli* e espalhada pela superfície do meio de cultura. O cultivo prosseguiu em temperatura ambiente (22 – 24°C), recebendo luz fluorescente indiretamente num ciclo aproximado de 12 horas. Cada placa de Petri foi examinada diariamente à procura de agregações ou esporocarpos de dictiostelídeos, por um período de duas semanas. As colônias encontradas foram contabilizadas e as fases da vida de cada espécime foram levadas em consideração. Os espécimes encontrados foram isolados em uma placa de Petri contendo ágar não nutritivo fresco, adicionado de uma suspensão de *E. coli*.

Foi utilizado o Coeficiente de Correlação de Postos de Spearman para inferir a relação entre o pH do solo e a abundância e riqueza de dictiostelídeos registrados.

1.3.3 Coleta e análise de dados ecológicos

Foram analisadas as seguintes características dos troncos: diâmetro, estágio de decomposição, dureza da madeira, sombreamento, cobertura de musgos, cobertura de fungos, contato com o solo, capacidade de absorção de água e pH.

Para estimar o estágio de decomposição, foram adotadas as cinco classes propostas por Heilmann-Clausen (2001), usando precisão de 0.5 para acomodar variações intermediárias. A dureza foi estimada soltando uma faca a um metro de

altura do tronco, e aferido quantos milímetros a faca penetrou na madeira. O sombreamento foi delimitado em três classes: (1) exposição direta à luz solar por praticamente todo o dia, copa das árvores muito aberta; (2) exposição ao sol por um período limitado do dia ou exposição indireta; (3) nenhuma exposição direta aos raios solares e copa muito fechada. A cobertura de musgos e fungos e o contato com o solo foram estimados utilizando-se as seguintes classes: (1) 0% a 20% de cobertura ou contato com o solo; (2) 21% a 40%; (3) 41% a 60%; (4) 61% a 80%; (5) 81% a 100%. Foram coletadas amostras dos troncos onde a ocorrência de mixomicetos foi observada para análise da capacidade de absorção de água e pH. Os fragmentos foram desidratados ao máximo em uma estufa de secagem, pesados e submersos em pequenos containers (aproximadamente 250 ml) contendo água destilada ajustada ao pH 7. Após 24 horas, foi medido o pH da água e do peso do fragmento subtraiu-se o valor encontrado para o peso seco e obteve-se a quantidade de água absorvida.

A partir de dados fornecidos pelas estações meteorológicas mais próximas de cada área de coleta, foram aferidas as médias de precipitação e temperatura registradas nos dias 5, 10, 20, 30, 60, 90 anteriores ao dia de cada coleta, totalizando 16 conjuntos de dados. Visto que em cada coleta foram coletados em média cinco troncos, os mesmos dados meteorológicos referentes a um dia de coleta são então os mesmos para todos os troncos analisados na respectiva data.

Para as análises estatísticas foram utilizados somente os dados de presença de esporocarpos nos troncos. Para a análise da comunidade foi utilizada a Análise de Correspondência Retificada (DCA), sendo excluídas as espécies que ocorreram em menos de três troncos. A análise resulta em escores dos troncos e das espécies de mixomicetos em até quatro dimensões que podem ser plotadas em um gráfico, sendo uma representação visual da relação entre os dados. Os autovalores calculados para cada dimensão (eixo) são reflexos do poder explicativo da variação dos dados. Foram relacionados os escores de cada tronco por eixo resultante da análise com todas as variáveis medidas, utilizando o Coeficiente de Correlação de Postos de Spearman para inferir quais variáveis são mais influentes na ocorrência dos mixomicetos lignícolas. Para observar a relação não-linear entre as variáveis e a distribuição resultante da DCA, foi utilizado Modelos Aditivos Generalizados para adicionar linhas na superfície do gráfico. Para se observar a relação entre algumas variáveis dos troncos e a ocorrência

dos mixomicetos, foi realizada Análise de Correspondência Canônica. Para todas as análises estatísticas foi utilizado o ambiente para estatística R (R PROJECT, 2012) e o pacote vegan (OKSANEN, 2012).

2 RESULTADOS E DISCUSSÃO

2.2 OCORRÊNCIA DE MIXOMICETOS E SUAS RELAÇÕES COM AS CARACTERÍSTICAS DOS TRONCOS MORTOS EM MATA ATLÂNTICA

Troncos mortos são componentes importantes na manutenção dos ecossistemas, atuando na parte estrutural e no seu funcionamento, especialmente no ciclo de carbono e nutrientes (CHAMBER ET AL, 2000). A madeira em decomposição é um ambiente complexo e mutável, habitado por uma grande diversidade de organismos como bactérias, protozoários, fungos, briófitas, e pequenos animais (HARMON ET AL, 1986); dentre estes habitantes estão os mixomicetos, que passam a maior parte do seu ciclo de vida como amebas ou plasmódios, predando os microrganismos decompositores (GRAY; ALEXOPOULOS, 1968; ING, 1994).

A atuação dos mixomicetos neste ambiente ainda é pouco conhecida, mas estipula-se que são importantes controladores de populações naturais de bactérias, e talvez também de fungos (MADELIN, 1984), influenciando nos processos relacionados à decomposição do tecido lenhoso. Sabe-se que são capazes de produzir enzimas extracelulares e degradar e absorver materiais complexos como basidiomas e carne (MADELIN, 1984), mas não é conhecida a importância dos mixomicetos na decomposição do tecido vegetal, como a celulose e lignina.

Mesmo sendo um dos microhabitats mais importantes para os mixomicetos em ambientes naturais (NOVOZHILOV ET AL, 2000), poucos trabalhos focaram em compreender quais e como os filtros ecológicos estariam atuando na composição das comunidades de mixomicetos lignícolas. O primeiro a abordar esse aspecto foi HEILMANN-CLAUSEN (2001), analisando os macrofungos e mixomicetos lignícolas ocorrentes em troncos mortos de *Fagus sylvatica* L. em uma floresta na Dinamarca. Devido à grande riqueza de fungos também presente nas análises realizadas pelo autor, os mixomicetos receberam pouca atenção, além dele não incluir o pH do substrato na análise, reconhecidamente como um dos aspectos que mais influenciam em seu ciclo de vida (GRAY; ALEXOPOULOS,

1968). Mais recentemente outros trabalhos com abordagem ecológica foram realizados por Takahashi e colaboradores (TAKAHASHI; HADA, 2009, 2010; TAKAHASHI, 2010), inferindo a relação da dureza do tronco, temperatura do ar, época do ano e tipo de substrato na ocorrência de mixomicetos lignícolas em floresta de *Pinus* no Japão, contudo só lidam com uma ou duas variáveis por vez, não sendo possível reconhecer a importância relativa destas variáveis na ocorrência dos mixomicetos. Supõe-se que as condições dos troncos são as que determinam a ocorrência dos mixomicetos neste microhabitat, e que as condições climáticas possuem um papel secundário. Para testar esta hipótese foram utilizados os mixomicetos lignícolas ocorrentes em Mata Atlântica no Estado de Pernambuco como modelo.

2.2.1 Composição da mixobiota lignícola

Nos troncos analisados foram obtidos 272 espécimes, representando 18 gêneros e 46 espécies, dentre as quais *Fuligo aurea* constitui uma nova referência para a região Neotropical; *Physarum florigerum* e *Metatrichia horrida* para o Brasil (Tabela 2). Dois espécimes, pertencentes aos gêneros *Arcyria* e *Stemonaria*, não se enquadram na descrição das espécies conhecidas para a classe. Predominam representantes das Trichiaceae (*Arcyria cinerea*, *A. denudata*, *Hemitrichia calyculata* e Ceratiomyxaceae (*Ceratiomyxa fruticulosa*), que juntas correspondem a 51% dos espécimes. Estas espécies também se posicionam entre as mais abundantes em florestas úmidas tropicais do mundo (MAIMONI-RODELLA; GOTTSBERGER, 1980; OGATA, 1996; STEPHENSON ET AL., 2004; CAVALCANTI ET AL., 2006; RUFINO; CAVALCANTI, 2007). A família Stemonitaceae contribuiu com 13,9% dos espécimes encontrados. As famílias Physaraceae, Stemonitaceae e Trichiaceae contribuíram com o mesmo número de espécies encontradas nas áreas de coleta (10), seguido de Cribrariaceae (7).

Tabela 2 - Lista das espécies de mixomicetos encontradas em Mata Atlântica de Pernambuco e sua abundância. Acrônimos referentes às espécies com mais de dois registros.

Espécie	Nº amostras	de	Acrônimo
<i>Arcyria cinerea</i> (Bull.) Pers.	36		ARCcin
<i>Arcyria</i> sp.	1		...
<i>A. denudata</i> (L.) Wettst.	26		ARCden
<i>A. pomiformis</i> (Leers) Rostaf.	1		...
<i>Ceratiomyxa fruticulosa</i> (O. F. Müll.) T. Macbr.	21		CERfru
<i>C. morchella</i> A. L. Welden	4		CERmor
<i>Collaria arcyrionema</i> (Rostaf.) Nann.-Bremek. Ex Lado	3		COLarc
<i>Cribraria cancellata</i> (Batsch) Nann.-Bremek.	10		CRlcan
<i>C. intricata</i> Schrad.	1		...
<i>C. languescens</i> Rex	1		...
<i>C. microcarpa</i> (Schrad.) Pers.	8		CRlmic
<i>C. mirabilis</i> (Rostaf) Masee	1		...
<i>C. tenella</i> Schrad.	6		CRlten
<i>C. violacea</i> Rex.	1		...
<i>Diderma effusum</i> (Schwein.) Morgan	1		...
<i>Didymium verrucosporum</i> A. L. Welden	1		...
<i>Fuligo aurea</i> (Penz.) Y. Yamam.	2		...
<i>Hemitrichia calyculata</i> (Speg.) M. L. Farr	41		HEMcal
<i>H. serpula</i> (Scop.) Rostaf. Ex Lister	4		HEMser
<i>Lycogala epidendrum</i> (L.) Fr.	7		LYCepi
<i>L. exiguum</i> Morgan	9		LYCexi
<i>Metatrichia horrida</i> Ing	1		...
<i>Perichaena chrysosperma</i> (Curr.) Lister	1		...
<i>P. depressa</i> Lib.	7		PERdep
<i>Physarella oblonga</i> (Berk. & M. A. Curtis) Morgan	12		PHYobl
<i>Physarum album</i> (Bull.) Chevall.	3		PHYalb
<i>P. aff florigerum</i> (Meyl.) Y. Yamam.	2		...
<i>P. nucleatum</i> Rex	3		PHYnuc
<i>P. penetrale</i> Rex	1		...
<i>P. roseum</i> Berk. & Broome	1		...
<i>P. stellatum</i> (Masee) G. W. Martin	5		PHYste
<i>P. tenerum</i> Rex	1		...
<i>P. viride</i> (Bull.) Pers.	8		PHYvir
<i>Stemonaria</i> sp.	1		...
<i>Stemonitis axifera</i> (Bull.) T. Macbr.	12		STEaxi
<i>S. flavogenita</i> E. Jahn	1		...
<i>S. fusca</i> Roth	10		STEfus
<i>S. aff lignicola</i> Nann.-Bremek.	1		...
<i>S. pallida</i> Wingate	3		STEpal
<i>S. splendens</i> Rostaf.	3		STEsp
<i>Stemonitopsis hyperopta</i> (Meyl.) Nann.-Bremek.	1		...
<i>S. typhina</i> (F. H. Wigg.) Nann.-Bremek.	3		STPtyp
<i>Trichia affinis</i> de Bary	2		...

<i>Tubifera bombardata</i> (Berk. & Broome) G. W. Martin	1	...
<i>T. dimorphotheca</i> Nann.-Bremek. & Loer.	2	...
<i>T. microsperma</i> (Berk. & M.A. Curtis) G.W. Martin	2	...

Fonte: XAVIER DE LIMA, 2013

2.2.2 Características dos troncos

Na Tabela 3 estão dispostas a faixa e média dos valores de todas as variáveis analisadas nos 84 troncos e das condições meteorológicas dos períodos de coletas. A maior parte dos troncos analisados estavam quase totalmente em contato com o solo e a madeira já se apresentava decomposta, com pH tendendo para o ácido. O ambiente onde se encontravam, de modo geral, era úmido, recebendo pouca luz direta do Sol e alguns troncos apresentavam-se parcialmente cobertos por musgos e macrofungos.

Tabela 3: Faixa e média das variáveis dos troncos encontrados em campo, e médias de pluviosidade e temperatura de 20 dias anteriores a cada coleta nas respectivas áreas.

Variável	Faixa	Média (D.P. ^a)
Diâmetro (cm)	3,5 – 150	23,8 (±18)
E. D. ¹	1 – 5	3 (±0,8)
Dureza (mm)	4 – 100	24 (±19)
pH	3,8 – 7,5	5,4 (±0,9)
C.A.A. ²	1,4 – 10*	3,9* (±1,6)
Sombra	1 – 3	2,1 (0,6)
C. c/solo ³ (%)	0 – 100	82 (±29)
Musgo	0 – 5	1,5 (±1,5)
Pluviosidade	0,5 – 11,3	4,8 (±3,5)
Temperatura	24,1 – 28,6	26,6 (±0,7)

Fonte: XAVIER DE LIMA, 2013

¹ : Estágio de decomposição.

² : Capacidade de absorção de água.

³ : Contato com o solo.

*: Valor da razão entre o peso úmido e o peso seco do fragmento do tronco.

^a: Desvio Padrão

Figura 1 - A: *Perichaena depressa*; B: *Hemitrichia calyculata*; C: *Arcyria cinerea*; D: *Lycogala epidendrum*; E: *Physarella oblonga*; F: *Stemonitis splendens*; G: *Cribraria cancellata*; H: *Trichia affinis*.



Fonte: XAVIER DE LIMA, 2013

Algumas das variáveis medidas se relacionam entre si (Tabela 4). Três destas variáveis se inter-relacionam: estágio de decomposição, capacidade de absorção de água, e dureza do tronco. As duas últimas variáveis parecem ser resultados diretos do processo de degradação do tronco, ou seja, quanto mais decomposto, mais macio e maior a sua capacidade de absorver água. Existe também uma pequena relação entre o estágio de decomposição e o contato do tronco com o solo, provavelmente por causa dos troncos sobre o solo sempre úmido da floresta decompõem-se mais rapidamente, ou quando já mais degradados e macios, moldam-se às irregularidades do terreno. Os troncos de menor diâmetro encontravam-se em áreas mais expostas à luz, correspondendo às clareiras em recuperação existentes no interior da floresta (Tabela 4). A cobertura de musgos nos troncos está associada a diversos fatores: estágio de decomposição, pH, sombreamento e contato com o solo.

O valor baixo das correlações na maioria dos casos demonstra que também outros fatores que não foram considerados no estudo devem estar influenciando em cada uma das características. Provavelmente uns destes fatores seria a variação criada pelas diferentes espécies de árvore e a atividade dos organismos decompositores ao longo do tempo nos troncos.

Tabela 4 - Correlação de postos de Spearman entre as variáveis dos troncos.

	Diâmetro	E. D. ¹	Dureza	pH	C.A.A. ²	Musgos	C c/ solo. ³
Diâmetro	1						
E. D. ¹	0.103	1					
Dureza	0.083	0.760***	1				
pH	0.100	-0.133	-0.088	1			
C.A.A. ²	-0.261	0.388***	0.421***	-0.037	1		
Musgos	0.190	-0.266*	-0.163	-0.318**	-0.210	1	
C. c/ solo ³	-0.117	0.265*	0.211	0.003	0.06	-0.375***	1
Sombra	-0.367***	0.117	0.121	0.037	0.110	-0.259*	0.282**

*** $p < 0.001$; ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$.

¹ : Estágio de decomposição.

² : Capacidade de absorção de água.

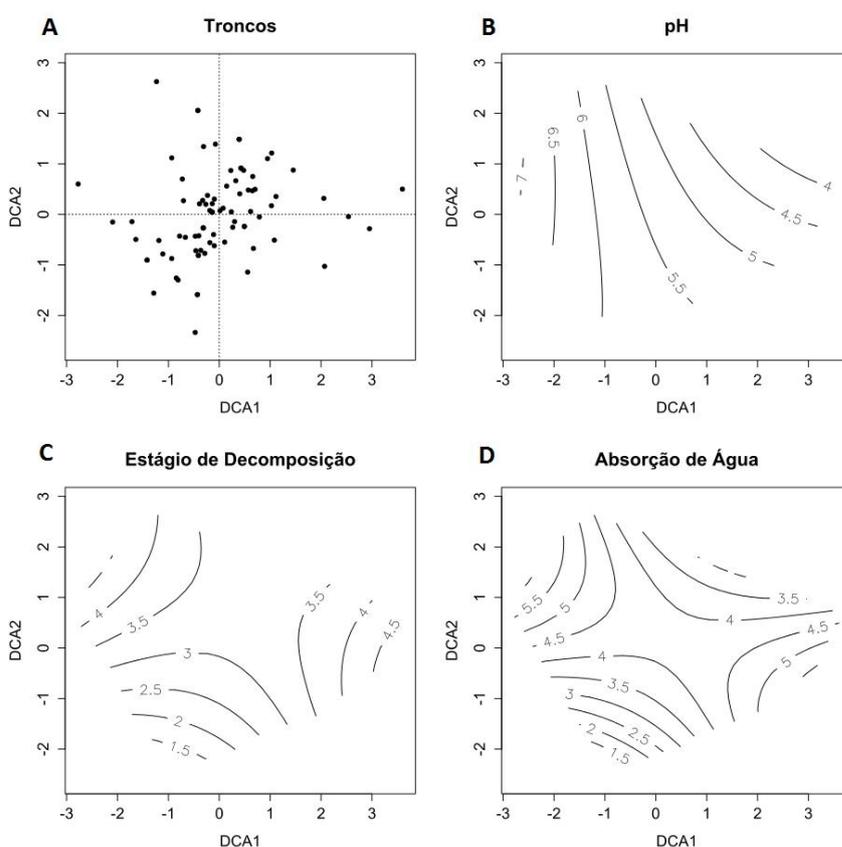
³ : Contato com o solo.

Fonte: XAVIER DE LIMA, 2013

2.2.3 Análise da comunidade

Para compreender o comportamento da comunidade dos mixomicetos lignícolas e inferir quais fatores estariam influenciando sua ocorrência no microhabitat, foi realizada uma Análise de Correspondência Retificada (DCA). A DCA mostra como as espécies e os troncos se relacionam baseado na ocorrência de mixomicetos, os autovalores para cada uma das dimensões foram respectivamente: $DCA1=0.5605$, $DCA2=0.4819$, $DCA3=0.4029$, $DCA4=0.3961$. Os escores dos troncos nos dois primeiros eixos ($DCA1$ e $DCA2$) foram plotados na Figura 2A.

Figura 2 - A: Ordenação da distribuição dos troncos em $DCA1$ e $DCA2$. B-C: Relação entre as variáveis (pH, estágio de decomposição e dureza) dos troncos e a distribuição dos mesmos na ordenação de DCA, nos dois primeiros eixos.



Fonte: XAVIER DE LIMA, 2013

No primeiro eixo (DCA1), as características dos troncos com a maior correlação com a sua distribuição na ordenação é o pH (Tabela 5), e secundariamente, o estágio de decomposição. O pH se relaciona negativamente com DCA1, ou seja, quanto mais à esquerda do gráfico, maior é o pH dos troncos. O estágio de decomposição se relaciona positivamente com DCA1, então quanto mais à direita do gráfico, mais decompostos são os troncos. No segundo eixo (DCA2, Figura 2A), o estágio de decomposição (e variáveis relacionadas, como dureza e capacidade de absorção de água da madeira) apresentou maior relação com a distribuição dos troncos, enquanto que o pH também apresentou uma relação estatisticamente significativa, porém menos proeminente. O terceiro eixo (DCA3) se relaciona somente com a quantidade de fungos encontrados sobre a madeira. O quarto eixo (DCA4) está representando as condições meteorológicas, se relacionando com a pluviosidade e temperatura. A correlação mais alta é com a pluviosidade média de 10 dias anteriores às coletas, diminuindo gradativamente à medida que se acumulam dias, até três meses antes da coleta. A temperatura possui uma relação positiva muito modesta, mas está de acordo com as mudanças das estações, com maior pluviosidade no inverno. A cobertura de musgos nos troncos correlacionou negativamente com DCA4, assim como a pluviosidade, sendo provavelmente consequência desta. Na figura 3 estão plotados os escores das espécies nos dois primeiros eixos, mostrando a distribuição no espaço da ordenação.

O pH é a variável que mais influencia na comunidade de mixomicetos lignícolas na Mata Atlântica Nordestina, seguido do estágio de decomposição, porém devemos ter cuidado nesta interpretação pois a diferença do poder explicativo dos dois eixos não é tão importante (autovalores: DCA1=0.5605, DCA2=0.4819), e ambas variáveis apresentaram relação com os dois eixos, tornando a interpretação mais complexa. A relação não linear das variáveis com os eixos (Figura 2B, C, D) faz com que os resultados dos coeficientes sejam uma subestimação da sua importância. Resultados da relação entre a comunidade de mixomicetos lignícolas e as variáveis ambientais a partir de outras análises multivariadas como PCA, NMDS e CA (dados não mostrados), diferem um pouco entre elas, mas todas indicam uma maior relação entre o pH com a distribuição dos troncos nas ordenações, tendo o estágio de decomposição como um fator secundário.

Tabela 5 - Correlação de postos de Spearman entre os eixos da ordenação DCA e variáveis dos troncos e variáveis meteorológicas.

	DCA1	DCA2	DCA3	DCA4
Diâmetro	-0.041	-0.176	-0.013	0.240*
E.D. ¹	0.329**	0.426***	0.103	0.107
Dureza	0.205	0.350**	0.108	0.098
pH	-0.493***	-0.278**	-0.209	0.155
C.A.A. ²	0.149	0.244*	0.035	0.036
Musgos	0.124	-0.085	-0.035	-0.225*
C. c/solo ³	0.102	0.077	0.106	-0.132
Sombra	0.137	0.199	-0.077	-0.170
Chuva.5d ¹	0.067	0.098	-0.033	-0.173
Chuva.10d ¹	0.108	0.003	-0.100	-0.320**
Chuva.1 ¹	0.134	0.126	-0.087	-0.294**
Temp.1 ²	-0.131	0.049	-0.064	0.219*
Chuva.2 ¹	0.130	0.089	-0.005	-0.219*
Temp.2 ²	-0.069	0.092	-0.103	0.073
Chuva.3 ¹	0.057	0.026	-0.021	-0.249*
Temp.3 ²	-0.073	0.135	-0.074	0.130
Chuva.4 ¹	-0.007	-0.173	0.040	-0.175
Temp.4 ²	0.002	0.197	-0.087	0.009

*** $p < 0.001$; ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$.

¹ : Chuva.5d – pluviosidade média de cinco dias anteriores à coleta; Chuva 10d – dez dias; Chuva.1 – 20 dias; Chuva.2 – 30 dias; Chuva.3 – 60 dias; Chuva.4 – 90 dias.

² : Temp.1 – temperatura média de 20 dias anteriores à coleta; Temp.2 – 30 dias; Temp.3 – 60 dias; Temp.4 – 90 dias.

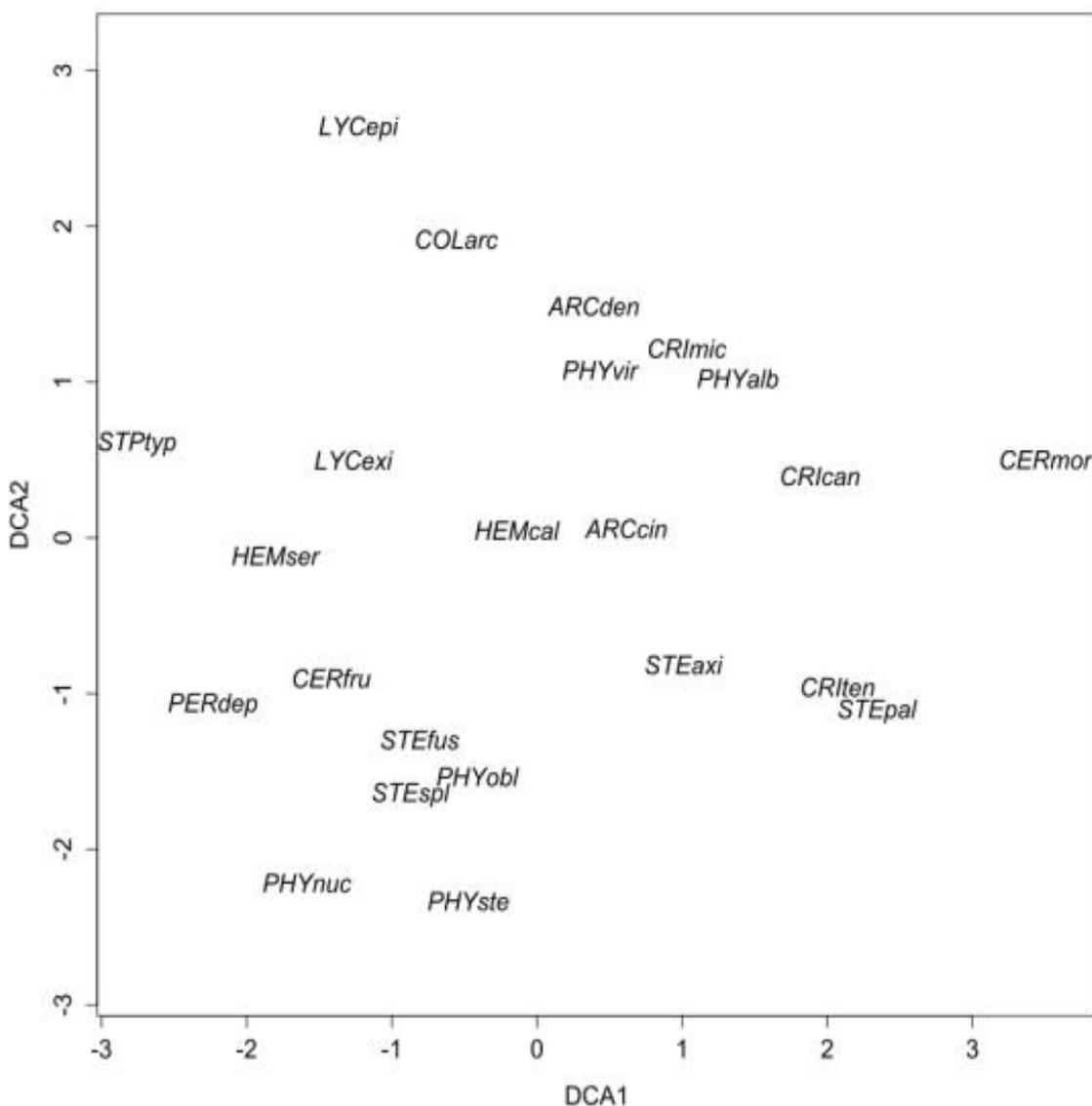
¹ : Estágio de decomposição.

² : Capacidade de absorção de água.

³ : Contato com o solo.

Fonte: XAVIER DE LIMA, 2013

Figura 3 - Distribuição das espécies de mixomicetos em uma ordenação resultante da DCA. O primeiro e segundo eixos estão plotados, com autovalores DCA1=0.5605, DCA2=0.4819. Acrônimos segundo a Tabela 2.



Fonte: XAVIER DE LIMA, 2013

O resultado das correlações mostram alguns valores estatisticamente significantes, porém de forma geral são medianos a baixos. Existe também a possibilidade de um ou mais fatores desconhecidos que também poderiam estar influenciando nos mixomicetos de forma marcante.

Considerando todas as variáveis medidas dos troncos e do ambiente, podemos encontrar padrões na ocorrência dos mixomicetos. Com base no que foi

registrado para cada espécie (Tabela 6) e também da análise DCA, discutimos estes padrões e tentamos explicar a sua origem.

2.2.4 Estágio de decomposição e variáveis relacionadas

Considerando o que foi observado durante o período de estudo, são características três fases na decomposição do tronco: a inicial, quando a madeira ainda está firme e a casca intacta ou levemente danificada; a intermediária, a casca soltando-se facilmente, e parte do tronco já nu, a madeira tornando-se macia e perdendo a seu formato original; e a fase mais avançada, o tronco totalmente sem casca, muito macio e se fragmentando, finalmente tornando-se parte do solo da floresta.

Além do que foi encontrado a partir da análise multivariada, temos evidências de que a ocorrência dos mixomicetos nos troncos realmente possui relação com o seu estágio de decomposição. Observando a características dos troncos em que as espécies ocorreram (Tabela 6), podemos observar alguns padrões, por exemplo, que Physaraceae tende a ser encontrado em troncos em estágio de decomposição menos avançado (Figura 4), enquanto que *Cribraria* parecem estar adaptadas a troncos em estágio avançado. Porém não existe um padrão para *Stemonitis*, em que as espécies deste gênero ocorrem em troncos em diferentes estágios de decomposição.

Nos troncos em fase inicial, além das Physaraceae também se encontram *Perichaena depressa*, *Stemonitis splendens*, *S. fusca* e *Hemitrichia serpula* (Tabela 7). As duas espécies de *Stemonitis*, especialmente *S. splendens*, produzem frutificações massivas em troncos pouco decompostos, concordando com o que foi encontrado em uma floresta de *Pinus* no Japão (TAKAHASHI; HADA, 2009), na qual esta espécie ocorre nos troncos mais duros. Espécies de Stemonitales que produzem frutificações grandes formam um grupo ecológico muito característico. Independente de sua relação filogenética, parecem ocupar o nicho oferecido por troncos recém caídos (ADAMONYTÉ, 2010; ELIASSON, 1977), com o afanoplasmódio formando finos retículos de protoplasma provavelmente sendo capaz de penetrar em frestas pequenas, habitando o cerne da madeira, e com a baixa competição com outros mixomicetos e alimento em abundância, sendo capazes de formar extensos plasmódios. Em florestas boreais

na Suécia, *Symphytocarpus flaccidus* possui o mesmo comportamento (ELIASSON, 1981), assim como espécies de *Amaurochaete* (ELIASSON, 1977; ADAMONYTĚ, 2010). As espécies de Physaraceae, também muito presente em troncos recém caídos, parecem estar adaptadas a viver nas regiões externas do tronco, entre a casca e o alburno ainda firme, sendo seus faneroplasmódios facilmente visíveis rastejando na face interna da casca já meio frouxa, mas ainda intacta. Um caso notável é a *Physarella oblonga*, com plasmódio amarelo vivo formando extensas frutificações.

Tabela 6 - Média das características dos troncos analisados em campo onde que cada espécie de mixomiceto ocorreu e condições meteorológicas dos períodos de ocorrência, e entre parênteses o desvio padrão. Acrônimos de acordo com a Tabela 2.

	Diâmetro (cm)	E.D. ¹	Dureza	pH	C.A.A. ²	C. c/solo ³	Sombra	Pluv. (mm)	Temperatura (°C)
ARCcin	23.78 (±23,1)	3 (±0,8)	2.31 (±1,8)	5.25 (±0,7)	3.88 (±1,4)	78.86 (±31,4)	2.14 (±0,5)	7.34 (±10,1)	26.4 (±0,5)
ARCden	22.69 (±11,6)	3.25 (±0,7)	2.48 (±1,8)	5.05 (±0,6)	3.75 (±1,4)	75 (±35,8)	2.19 (±0,6)	8.15 (±11,5)	26.45 (±0,5)
CERfru	23.69 (±13,7)	2.83 (±0,9)	1.98 (±1,8)	5.69 (±1,0)	3.73 (±1,7)	81.43 (±31,5)	2.24 (±0,6)	8.75 (±9,3)	26.43 (±0,7)
CERmor	34.25 (±10,9)	4 (±0,8)	5.12 (±2,6)	4.52 (±0,9)	4.33 (±1,7)	100	2.25 (±0,5)	7.2 (±1,6)	25.77 (±0,6)
COLarc	21.33 (±15,3)	3.5 (±0,5)	3.13 (±1,5)	5.87 (±1,3)	5.17 (±0,7)	93.33 (±11,5)	2	4.67 (±3,8)	27.23 (±1,5)
CRlcan	20.5 (±10)	3.4 (±0,6)	2.74 (±2,1)	4.97 (±0,7)	4.31 (±1,2)	92 (±17,5)	2.2 (±0,5)	6.47 (±1,7)	26.48 (±0,5)
CRlmic	17.19 (±10,2)	3.69 (±0,8)	3.29 (±2,3)	4.79 (±0,8)	4.39 (±1,4)	81.25 (±34,8)	2.12 (±0,6)	7.01 (±1,6)	26.07 (±0,5)
CRlten	25.1 (±8,2)	3.6 (±0,6)	3.2 (±2,7)	5.1 (±1,0)	3.75 (±0,9)	80 (±30,8)	2.2 (±0,5)	4.84 (±3,6)	26.14 (±0,4)
HEMcal	24.33 (±23,7)	3.01 (±0,8)	2.32 (±2,0)	5.49 (±0,8)	3.98 (±1,6)	80.25 (±30,2)	2.02 (±0,7)	7.05 (±9,8)	26.61 (±0,8)
HEMser	27.5 (±20,7)	2.62 (±1,2)	1.92 (±1,5)	5.32 (±0,8)	3.01 (±1,1)	80 (±28,3)	2	2.15 (±2,5)	26.9 (±1,3)
LYCepi	20.93 (±10,9)	3.43 (±0,5)	2.83 (±1,4)	5.41 (±0,9)	4.3 (±0,9)	85.71 (±19,9)	2.28 (±0,5)	8.44 (±16,9)	27.01 (±0,9)
LYCexi	34.37 (±40,4)	3.19 (±0,8)	3.21 (±3,0)	5.9 (±0,6)	3.94 (±1,5)	68.75 (±35,9)	2.12 (±0,7)	5.25 (±3,9)	26.66 (±1,0)
PERdep	38.5 (±44,7)	2.67 (±0,6)	1.25 (±1,6)	6.18 (±0,2)	2.98 (±1,2)	55 (±38,9)	1.17 (±0,4)	2.58 (±3,6)	27.15 (±1,4)
PHYalb	15.33 (±4,5)	2.83 (±0,6)	1.43 (±0,7)	4.43 (±0,4)	4.27 (±1,3)	90 (±17,3)	2	6 (±1,7)	26 (±1,7)
PHYnuc	13.17 (±6,7)	2 (±0,9)	1 (±0,5)	5.6 (±0,6)	2.97 (±1,2)	66.67 (±28,9)	2 (±1,0)	0.9 (±0,5)	26.4
PHYobl	28.83 (±14,4)	2.42 (±0,8)	1.2 (±0,5)	5.57 (±0,8)	3.27 (±1,4)	55 (±31,8)	1.92 (±0,7)	3.49 (±2,8)	26.41 (±0,9)
PHYste	27.6 (±17,3)	2.8 (±0,6)	1.64 (±0,6)	5.82 (±0,7)	3.28 (±1,3)	82 (±23,8)	2	3.38 (±3,1)	26.44 (±0,4)
PHYvir	20.12 (±10,5)	2.87 (±0,3)	1.45 (±0,7)	4.96 (±0,5)	3.37 (±1,2)	65 (±42,7)	2.12 (±0,6)	4.52 (±1,9)	26.4 (±0,4)
STEaxi	24.54 (±37,7)	3.18 (±0,7)	2.19 (±1,5)	5.41 (±0,8)	4.42 (±1,2)	75.45 (±33,9)	2 (±0,7)	4.76 (±3,8)	26.47 (±0,4)
STEfus	27.17 (±40,7)	2.55 (±0,8)	1.85 (±1,4)	5.31 (±0,7)	3.36 (±1,7)	86.67 (±25,7)	2.11 (±0,7)	8.91 (±13,6)	26.34 (±0,6)
STEpai	33.68 (±14,4)	3.5 (±0,5)	3 (±1,7)	4.6 (±0,3)	5.11 (±2,1)	83.33 (±28,8)	2 (±1,0)	5.2 (±4,6)	26.2 (±0,5)
STEspl	21.83 (±20,6)	2 (±0,9)	0.93 (±0,5)	5.37 (±0,6)	3.81 (±1,3)	60 (±36,0)	1.33 (±0,6)	4.07 (±3,3)	26.17 (±0,2)
STPtyp	23 (±8,9)	4 (±0,9)	4.87 (±2,9)	6.73 (±0,2)	5.57 (±2,5)	100	2 (±1,0)	7.27 (±3,9)	26.03 (±0,7)

¹ : Estágio de decomposição

² : Capacidade de absorção de água

³ : Contato com o solo

Fonte: Xavier de Lima, 2013

Tabela 7 - Abundância relativa das espécies de mixomicetos nos três principais estágios de decomposição dos troncos.

spp.	Estágio de Decomposição		
	Inicial (I)	Intermediário (II)	Avançado (III)
PHYnuc	1	0	0
STEspl	1	0	0
PHYalb	0.783	0.217	0
PHYobl	0.716	0.284	0
HEMser	0.643	0.357	0
STEfus	0.643	0.357	0
PERdep	0.574	0.425	0
PHYste	0.545	0.454	0
PHYvir	0.519	0.481	0
CERfru	0.505	0.224	0.271
HEMcal	0.337	0.443	0.219
ARCcin	0.327	0.381	0.292
LYCexi	0.281	0.468	0.251
ARCden	0.258	0.358	0.384
STEaxi	0.199	0.444	0.356
CRImic	0.116	0.259	0.624
CRlcan	0.103	0.344	0.553
LYCepi	0	0.437	0.562
COLarc	0	0.384	0.616
STEpal	0	0.384	0.616
CRlten	0	0.318	0.682
STPtyp	0	0.135	0.865
CERmor	0	0.094	0.906

Fonte: XAVIER DE LIMA, 2013

Nos troncos em estágio intermediário de decomposição encontramos *Lycogala exiguum* e *Stemonitis axifera*. O estágio intermediário de decomposição é mais difícil de definir, considerando as fases transitórias, em que espécies de dois estágios podem coocorrer. Espécies que não apresentam uma preferência marcante por nenhum estágio de decomposição (Tabela 7) também está sendo considerado neste grupo, como *Arcyria cinerea*, *A. denudata*, *Hemitrichia calyculata*. Neste estágio a região do alburno logo abaixo do que sobrou da casca já está macia, onde as espécies de *Arcyria* spp. e *Hemitrichia calyculata* parecem

habitar. O tipo de plasmódio das Trichiales é diferente (McMANNUS, 1962), com características intermediárias às Physarales e Stemonitales, provavelmente não suportam o ressecamento das regiões mais externas, nem capazes de penetrar muito fundo no tronco. Visto também que muitas vezes os troncos não possuem mais uma cobertura significativa de casca, as espécies de Physarales são encontradas agora com muito menor frequência.

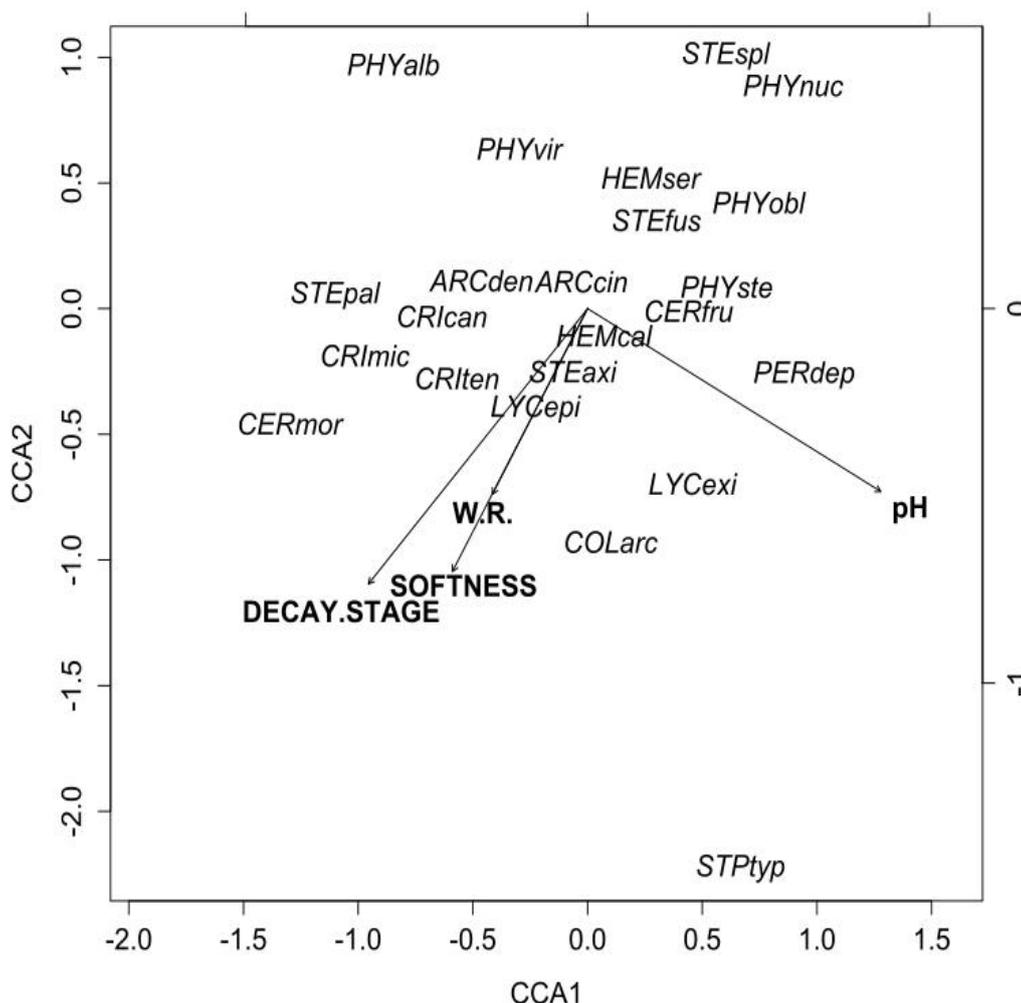
Troncos em estágio avançado de decomposição foram raros (16.7% do total). Aparentemente quando os troncos entram neste estágio, rapidamente se degradam, com a madeira macia se esfarelando facilmente e fazendo então parte da composição do solo, como observado em campo pelo primeiro autor. O grupo de mixomicetos que estão nestes troncos já macios e sem casca é bem característico, sendo pertencentes à *Cribraria* spp., *Stemonitis pallida*, *Stemonitopsis typhina*, *Ceratiomyxa morchella*, *Collaria arcyronema* e *Lycogala epidendrum*. Espécies de *Cribraria* são inconspícuas, porém produzem extensas frutificações, com esporocarpos cobrindo vários cm², assim como *Collaria arcyronema*. *Ceratiomyxa morchella*, parece estar confinada a troncos muito decompostos de pH baixo (STEPHENSON ET AL, 2004; ROJAS ET AL, 2008), comportamento confirmado também neste estudo (Tabela 6). *Stemonitis pallida* esporula em pequenos grupos esparsos sobre os troncos, provavelmente originados de pequenos plasmódios distintos, contrastando com as espécies de *Stemonitis* típicas de troncos mais duros.

Sabe-se que os mixomicetos são capazes de absorver nutrientes de baixo peso molecular (MADELIN, 1984), além dos microrganismos que servem de alimentos, porém não podemos dizer a importância relativa de macromoléculas livres no meio na sua nutrição. Existe a possibilidade de que os mixomicetos consigam de alguma forma degradar polissacarídeos estruturais das plantas, como a celulose e lignina, e utilizar como alimento, visto que também são capazes de produzir enzimas extracelulares capazes de degradar amido (ALI; KALYANASUNDARAM, 1980) e de dissolver e absorver outros compostos complexos como carne e basidiomas (MADELIN, 1984).

A estrutura dos troncos possui forte influência nas condições microambientais. Os troncos em estágios iniciais de decomposição mesmo que possuindo menor capacidade de absorver água, possuem uma casca que recobre toda a sua extensão, fazendo com que a água evapore mais lentamente,

mantendo o tronco úmido por um período mais longo, explicando como algumas espécies que colonizam troncos neste estágio são capazes de desenvolver grandes plasmódios, como *Stemonitis splendens* e *Physarella oblonga*. Os troncos em estágio avançado de decomposição, capazes de armazenar mais água, nas épocas de chuva permanecem encharcados por um longo período. Isto provavelmente é um fator limitante na composição de mixomicetos, visto que os troncos nesta condição no seu interior ter menos oxigênio disponível, além da atuação de outros microrganismos aeróbicos, consumindo o oxigênio restante (CLAUSEN, 1996). Então é provável que os mixomicetos que habitam troncos nestas condições sejam microaerófilos.

Figura 4 - Análise de Correspondência Canônica, mostrando a relação entre as espécies de mixomicetos (acrônimos de acordo com a Tabela 1) registradas nos troncos com o pH, capacidade de absorção de água (W.R.), maciez do tronco (SOFTNESS) e estágio de decomposição (DECAY.STAGE).



Fonte: XAVIER DE LIMA, 2013

É provável que a colonização dos troncos recém caídos pelos mixomicetos ocorra majoritariamente logo após a queda, tanto entrando em contato com os mixomicetos presente no solo/folheto, quanto a entrada de esporos por frestas. Sabe-se que existe a possibilidade de dispersão dos esporos por alguns artrópodes (ING, 1994), especialmente os besouros. Muitas espécies destes insetos habitam troncos, vivos ou mortos, fazendo perfurações, além de eles mesmos levarem os esporos nos seus corpos ou fezes, como também abrem portas de entrada para esporos aéreos. A proliferação dos mixomicetos não parece que ocorre exatamente logo após a morte da árvore. Primeiramente ocorre a multiplicação de bactérias, que causam a erosão e tunelamento dos componentes da parede celular, e conseqüentemente o aumento da permeabilidade da madeira a líquidos, e a decomposição de compostos alelopáticos (GREAVES, 1971; CLAUSEN, 1996). Este ambiente rico em alimento e capaz de se manter úmido causa a multiplicação de amebas e plasmódios das espécies capazes de habitar estes estágios iniciais de decomposição. Com o avançar da degradação, os nutrientes de fácil assimilação são consumidos e a composição química do tronco modificada, com os fungos gradualmente substituindo as bactérias, tornando-se os decompositores dominantes (BODDY ET AL, 2008). Estas mudanças, como mostrado, refletem na composição dos mixomicetos. Nos estágios mais avançados de decomposição os troncos possuem mais nutrientes que quando em estágios iniciais, devido à alocação de minerais do ambiente circundante pelos fungos, porém esses nutrientes não estão livres, mas sim no corpo dos microrganismos (BODDY ET AL, 2008), e estrutura do tronco não possui mais nutrientes de fácil assimilação, então os mixomicetos que habitam estes estágios de decomposição devem conseguir todos os nutrientes necessários com a predação de microrganismos, especialmente fungos.

2.2.5 Características químicas

O impacto do pH do ambiente na fisiologia dos mixomicetos já é conhecida (GRAY; ALEXOPOULOS, 1968) e já foi demonstrado diversas vezes a sua provável influência na ocorrência dos mixomicetos e possíveis preferências (ING,

1994; HÄRKÖNEN, 1977). EVERHART ET AL (2008) e SCHNITTLER ET AL (2006) mostraram que dentre diversas variáveis, o pH foi a mais influente na ocorrência dos mixomicetos em cultivo de casca de árvore viva. Porém sua importância relativa nunca foi aferida em condições naturais em campo além de SCHNITTLER ET AL (2010), que em uma abordagem semelhante à utilizada neste trabalho, demonstrou que nas ravinas o pH do substrato apresentou um papel menor.

Como demonstrado neste trabalho, o pH é a variável que mais influencia na presença de mixomicetos lignícolas na Mata Atlântica brasileira. Podemos dividir as espécies em dois grandes grupos, os “neutrófilos” e os “acidófilos” (Figura 4). Os mixomicetos “neutrófilos” são: *Perichaena depressa*, *Physarum stellatum*, *Lycogala exiguum*, *Collaria arcyronema* e *Stemonitopsis typhina*. Esta última apresenta preferência pelos valores de pH mais altos registrados. As espécies de Physaraceae e *Perichaena* são reconhecidamente preferentes de pH mais altos que a média (SCHNITTLER; STEPHENSON, 2002; SCHNITTLER, 2001). As espécies “acidófilas” são: *Cribraria* spp., *Stemonitis pallida*, *Arcyria denudata* e *Ceratiomyxa morchella*. Assim como *C. morchella*, as espécies de *Cribraria* também já foram registradas ocorrendo em substratos mais ácidos (STEPHENSON ET AL, 2004). *Physarum viride* e *P. album* também fazem parte deste grupo, com a última tendo preferência pelo pH mais baixo registrado no estudo, sendo exceções do que se conhece sobre o gênero.

A acidez do substrato pode estar influenciando de duas formas na ocorrência dos mixomicetos: diretamente e indiretamente. Sabe-se que nas diversas fases do ciclo de vida dos mixomicetos, o pH exerce influência (GRAY; ALEXOPOULOS, 1968), atuando diretamente no desenvolvimento dos mixomicetos. O pH também seleciona as espécies de bactérias e fungos que estão presentes no substrato e que serviriam de alimento para os mixomicetos, e conseqüentemente, influenciando nas espécies de mixomicetos que teriam especificidade por algum grupo de microrganismo que ocorre em uma determinada faixa de pH.

Há comentários sobre a diminuição do pH da madeira com o avanço da decomposição (ING, 1994), porém neste estudo nenhuma relação foi encontrada (Tabela 4) para os 84 troncos analisados. Contudo observa-se uma tendência dos mixomicetos que ocorrem em troncos mais decompostos, preferirem um substrato

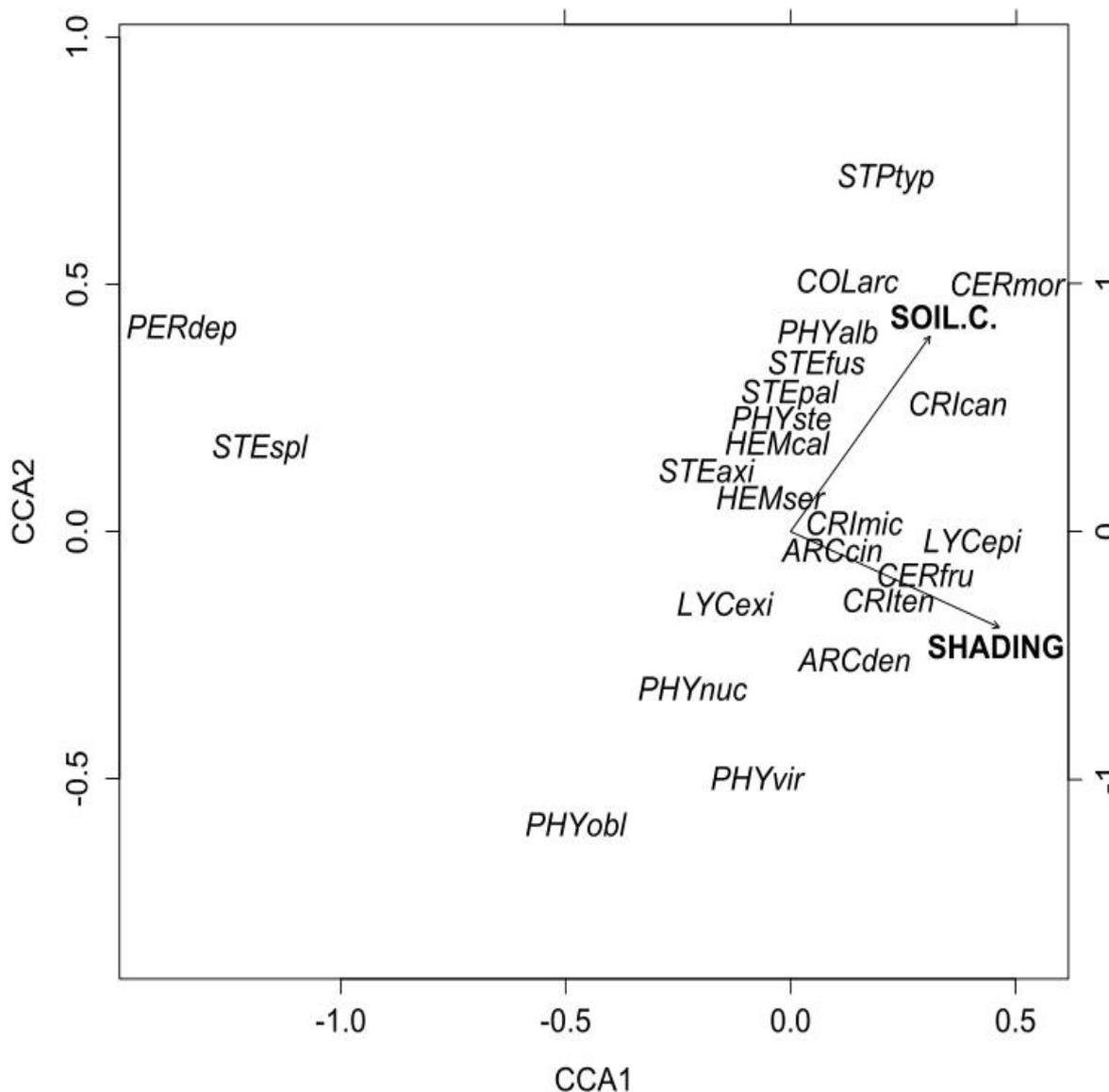
mais ácido, como *Cribraria* spp, *Ceratiomyxa morchella* e *Stemonitis pallida*, comportamento que reflete nas correlações contrárias do pH e estágio de decomposição com os eixos da DCA (Tabela 5).

2.2.6 Localização e posição dos troncos

Os mixomicetos registrados em campo apresentaram preferência por um sombreamento intermediário (Tabela 6). Contudo, há duas espécies que possuem preferência por um ambiente com maior incidência de luz: *Perichaena depressa* e *Stemonitis splendens* (Figura 4). Ambas as espécies habitam troncos em estágio inicial de decomposição. Troncos expostos ao Sol secam rapidamente e sofrem grandes variações de temperatura (BODDY ET AL, 2008). Difícil dizer se existe alguma adaptação morfológica ou fisiológica para este tipo de condição, visto que as duas espécies são muito distintas, uma possuindo um afanoplasmódio produzindo extensas frutificações, enquanto a outra possui um faneroplasmódio formando frutificações inconspícuas. Do restante das espécies, a que demonstra suportar maior exposição ao Sol é *Physarella oblonga*, outra espécie típica em troncos duros.

Muitas vezes os troncos não estavam totalmente em contato com o solo, devido à irregularidade do solo, do próprio tronco ou outros fatores. Estes troncos muitas vezes estavam claramente menos encharcados que os outros, visto que a face inferior também estava exposta ao ar e não mais em contato com a umidade constante do solo. Então, mesmo que o tronco estivesse em um estágio relativamente avançado de decomposição, perde umidade mais rapidamente. Outras espécies que estão adaptadas a troncos pouco decompostos também possuem preferência por troncos que sequecem mais rápido, como *Physarella oblonga*, *Physarum nucleatum*, *Perichaena depressa* e *Stemonitis splendens* (Figura 4 e 5).

Figura 5 - Análise de Correspondência Canônica, mostrando a relação entre as espécies de mixomicetos (acrônimos de acordo com a Tabela 1) registradas nos troncos com o contato com o solo (SOIL.C.) e sombreamento (SHADING).



Fonte: XAVIER DE LIMA, 2013

2.2.7 Condições meteorológicas

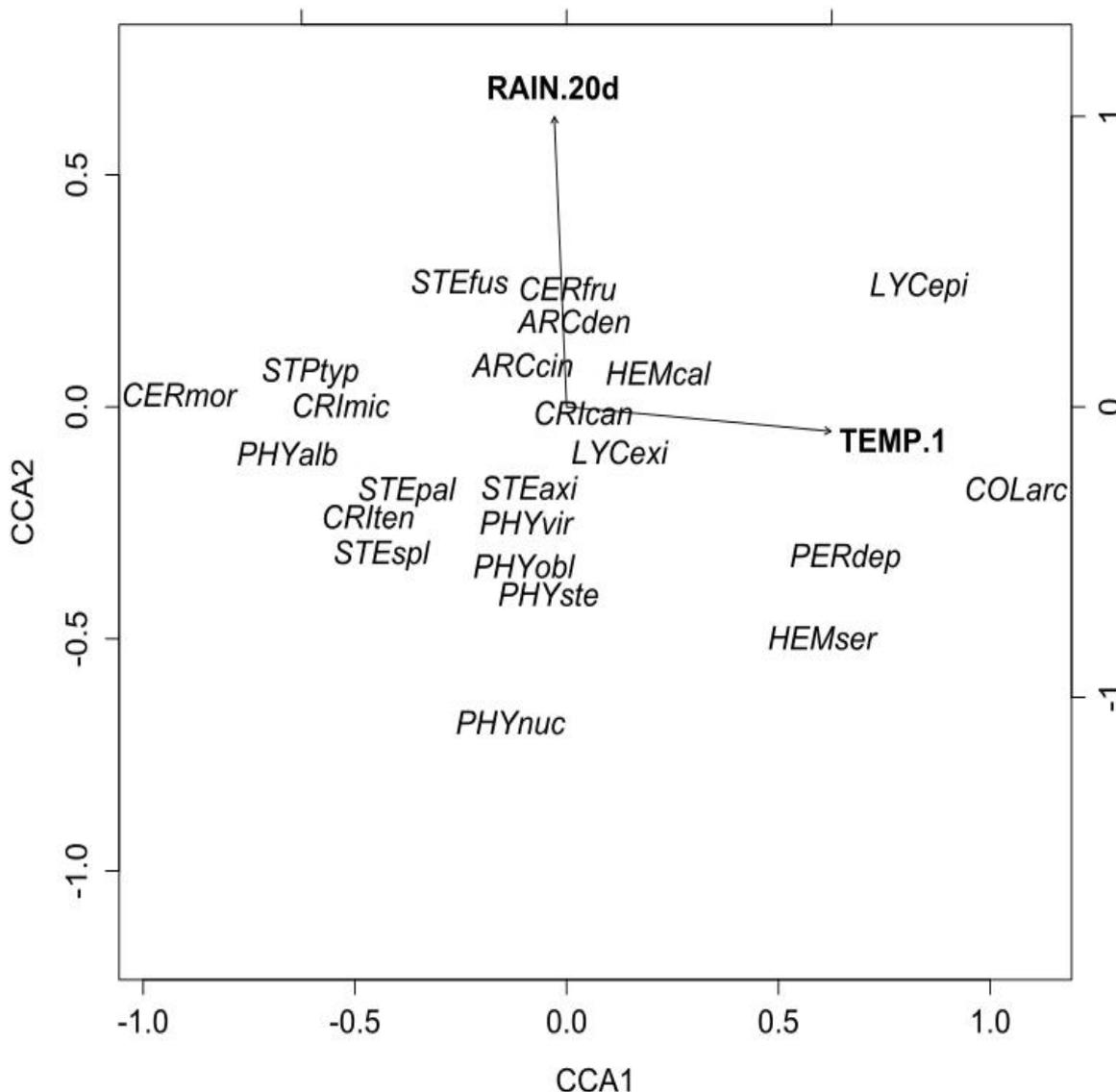
Como visto anteriormente, através da metodologia utilizada, as condições de pluviosidade e temperatura apresentaram um papel secundário na ocorrência dos mixomicetos registrados neste estudo. Sem dúvidas a umidade do ambiente é um fator determinante na presença dos mixomicetos (GRAY; ALEXOPOULOS, 1968). Mesmo que a pluviosidade durante o período de coletas tenha sido menor do que a média, não ocorreu um período em que houvesse um mês inteiro sem pelo menos alguma leve precipitação. Nestes momentos mais secos, no verão, os troncos estavam superficialmente secos, porém na região em contato com o solo permaneciam sempre úmidos. Podemos deduzir que durante todo o ano não exista realmente um período em que a umidade seja limitante para o crescimento dos mixomicetos, mas sim para a sua esporulação. Fato que parece ter alguma relação com o que foi apresentado das correlações com a ocorrência das espécies na DCA, indicando que a chuva de poucos dias anteriores ao seu registro é mais influente na sua esporulação.

As espécies que ocorreram em troncos pouco decompostos parecem preferir condições menos úmida, situação que se reflete também analisando o período em que encontramos esporocarpos em campo das respectivas espécies (Figura 6). Não é difícil imaginar o porquê, visto que para os mixomicetos esporularem eles precisam sair de dentro do substrato onde eles estavam habitando, e se expor à procura de um local ideal para formar os esporocarpos, de preferência que receba correntes de ar e seja mais luminoso, onde os esporos possam secar e dispersar facilmente, condições contrárias às ideais para a sobrevivência do plasmódio. Então, se determinada espécie de mixomiceto não for adaptada para suportar grandes variações de umidade no período de esporulação, estará dependente das condições externas ideais. Espécies de Physaraceae e *Perichaena* parecem capazes de suportar estas variações. De forma geral, parecem existir adaptações comportamentais, como foi observado em *S. splendens*, em que a esporulação começa no final da tarde, quando não há incidência direta da luz solar e a temperatura torna-se mais amena. *Stemonitis fusca*, assim como *S. splendens*, prefere madeira em estágio inicial de decomposição, porém ao contrário desta, possui uma forte preferência em esporular nos períodos mais chuvosos. As outras espécies parecem dependentes de condições boas de umidade, especialmente *Ceratiomyxa* spp. que produzem esporos em uma matriz mucilaginosa muito frágil.

TAKAHASHI; HADA (2010) encontraram uma relação significativa com a temperatura do ar no Japão, onde exploraram áreas com diferenças na temperatura média anual de até 7°C, e diferenças ainda maiores entre as médias das mínimas ou das máximas. A média anual na região de coletas deste estudo é de 25.5°C (INMET, 2012), com uma diferença de 2.6°C entre o mês mais frio e o mais quente. Entre os períodos de coleta houve uma diferença de somente 4.5°C, provavelmente não representando um fator importante na ocorrência de mixomicetos.

Exceto *Stemonitis splendens*, que ocorreu em três coletas seguidas, e cada uma destas em áreas diferentes nos meses de agosto e setembro de 2012, nenhuma outra espécie que tenha ocorrido mais de três vezes apresentou uma distribuição temporal tão limitada. Todas as outras espécies registradas ocorreram em períodos não contíguos, geralmente com vários meses de diferença entre os registros. Em 2011, foram realizadas coletas entre abril e outubro, porém nenhuma amostra de *S. splendens* foi encontrada. Um período de menos de dois anos não é suficiente para verificar algum padrão de sazonalidade, no entanto, pelo que foi observado, as espécies encontradas não apresentaram nenhuma relação com um período específico do ano.

Figura 6 - Análise de Correspondência Canônica, mostrando a relação entre as espécies de mixomicetos (acrônimos de acordo com a Tabela 1) registradas nos troncos com a pluviosidade acumulada (RAIN.20d) e temperatura média (TEMP.1) de 20 dias anteriores às coletas.



Fonte: XAVIER DE LIMA, 2013

Avaliando todas as características citadas acima e sua influência na ocorrência dos mixomicetos, podemos notar que não existe uma relação estrita com, por exemplo, o estágio de decomposição do tronco, mas sim a um intrincado conjunto de variáveis que influenciam nas condições de umidade e nutricionais do microhabitat. Um caso marcante é das Physaraceae, *Perichaena depressa* e *Stemonitis splendens*, que de modo geral ocorrem em um ambiente mais

estressante, susceptível a um mais rápido ressecamento tanto devido às qualidades da madeira e exposição à luz e calor, quanto às condições atmosféricas, esporulando em períodos mais secos. Não é surpreendente que Physarales e *Perichaena* spp. são um dos componentes mais característicos de regiões secas ao redor do mundo (BLACKWELL; GILBERTSON, 1984; NOVOZHILOV; SCHNITTLER, 2008; SCHNITTLER, 2001; NOVOZHILOV ET AL, 2006; ESTRADA-TORRES ET AL, 2009; BELTRÁN-TEJERA ET AL, 2010). O pH por sua vez parece também atuar nos mixomicetos lignícolas afetando diretamente na sua fisiologia.

Visto que são muito abundantes tanto em madeira morta quanto em qualquer material vegetal em decomposição, podemos inferir que os mixomicetos possuem um papel chave no controle de populações de bactérias, e talvez também de fungos. Conseqüentemente, afetando indiretamente, mas significativamente, nos processos de ciclagem de nutrientes. Estudos são necessários ainda para saber a real atuação dos mixomicetos nos ecossistemas.

2.2 PRIMEIROS REGISTROS E INFLUÊNCIA DA ATIVIDADE HUMANA NOS DICTIOSTELÍDEOS DA MATA ATLÂNTICA

Os Dictiostelídeos são amebas capazes de se agregar em pseudoplasmodios, formando corpos de frutificação (RAPER, 1984). Habitam principalmente o solo, onde podem ser encontradas populações extremamente numerosas (VADELL ET AL, 2011), mas também são registrados em outros ambientes como fezes de herbívoros e os detritos orgânicos que ficam retidos nas copas das árvores (RAPER, 1984; STEPHENSON; LANDOLT, 1998). Considerando a ampla distribuição mundial, a condição de bacterívoros e sua abundância nos diferentes microambientes que ocupam, estes organismos provavelmente têm forte atuação no controle de populações de bactérias.

Os três gêneros e mais de 120 espécies reconhecidas para o grupo possuem registro de ocorrência em diversos ecossistemas, nos diferentes continentes, porém ainda existem extensas áreas em que nenhum estudo foi desenvolvido, a exemplo do Brasil (SWANSON ET AL, 1999). Na América do Sul foram realizados no Peru, Uruguai, Argentina e Chile (SWANSON ET AL, 1999; VADELL, 2000; VADELL; CAVENDER, 2007; VADELL ET AL, 2011). No Brasil foram explorados o extremo sul e parte da região amazônica, porém estes resultados nunca foram publicados (SWANSON, 1999).

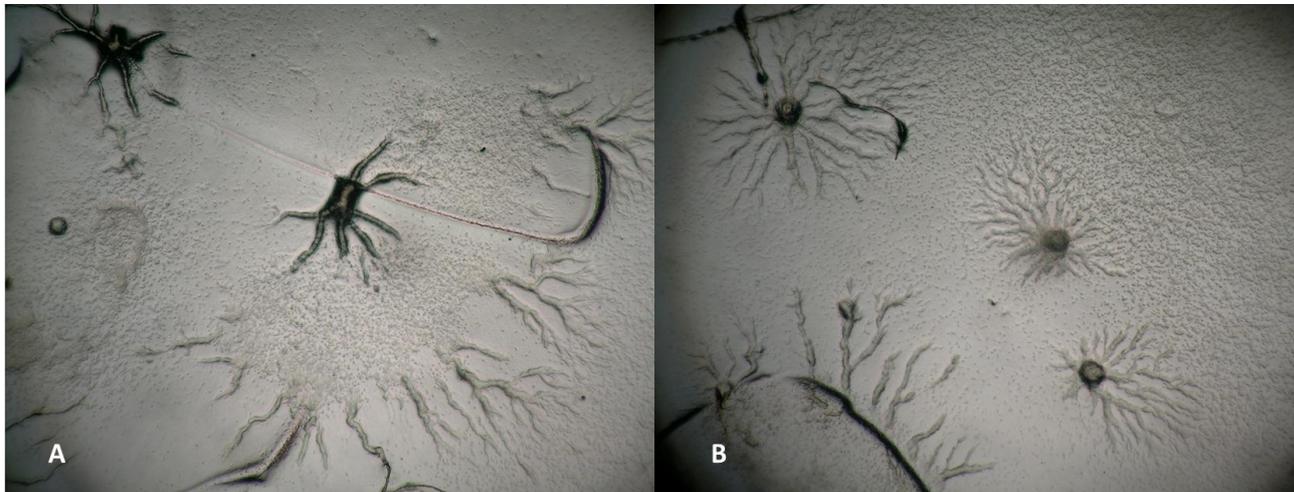
O presente trabalho fornece as primeiras informações sobre espécies de Dictiostelídeos ocorrentes no Brasil, em ambientes naturais de Mata Atlântica e áreas cultivadas, no estado de Pernambuco, região Nordeste do país.

Todas as áreas analisadas revelaram a presença de dictiostelídeos. Nos ambientes de Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas e cultivo da macaxeira e cana-de-açúcar verificou-se a ocorrência de dois gêneros e nove espécies, com uma média de 50,3 clones por grama de solo. Apresenta-se a seguir características e comentários sobre as espécies encontradas, indicando o ambiente onde foram registradas.

Dictyostelium fasciculatum Traub, M. Hohl & Cavender [Macaxeira]

Sorocarpos delicados, em grupos, até 5 mm de altura. Esporos elipsoides com grânulos polares consolidados conspícuos. Uma característica marcante desta espécie é a variação de formas de agregação. No espécime encontrado foi possível observar duas das formas de agregação descritas por Raper (1984): uma delas é a formação de uma grande agregação achatada, onde na periferia podem ser vistos vários fluxos de amebas; durante o desenvolvimento ocorre a fragmentação, formando-se vários centros independentes (Figura 7A). No segundo tipo as agregações também são achatadas, porém menores, centralizadas e não ocorre a fragmentação, diversos sorocarpos se originam de uma mesma agregação (Figura 7B). Fora da Europa, esta espécie tem registro na Nova Zelândia (CAVENDER ET AL, 2002) e América do Norte (LANDOLT ET AL, 2006). Este é o primeiro registro da espécie para a região tropical.

Figura 7 - A: Agregações centrais e periféricas de uma agregação maior de *Dictyostelium fasciculatum*, após ocorrer fragmentação. B: Agregações menores da mesma espécie, as quais não se fragmentam.



Fonte: XAVIER DE LIMA, 2013

Dictyostelium firmibasis H. Hagiw. [Cana-de-açúcar]

Muito similar a *D. giganteum* Singh, porém facilmente reconhecível pelo tamanho maior dos esporos (média de 7.5 x 3.2 μ m), tendo uma aparência mais alongada, e a coloração levemente amarelada do soro. Também difere por possuir frequentemente expansões na base clavada do soróforo.

HAGIWARA (1989) comenta que esta espécie é rara em regiões mais quentes, no entanto já foi encontrada no sul da Europa (ROMERALO; LADO, 2006) e também há um possível registro no Peru (LANDOLT; STEPHENSON, 1991).

Dictyostelium macrocephalum H. Hagiw., Z.Y. Yeh & C.Y. Chien [Macaxeira]

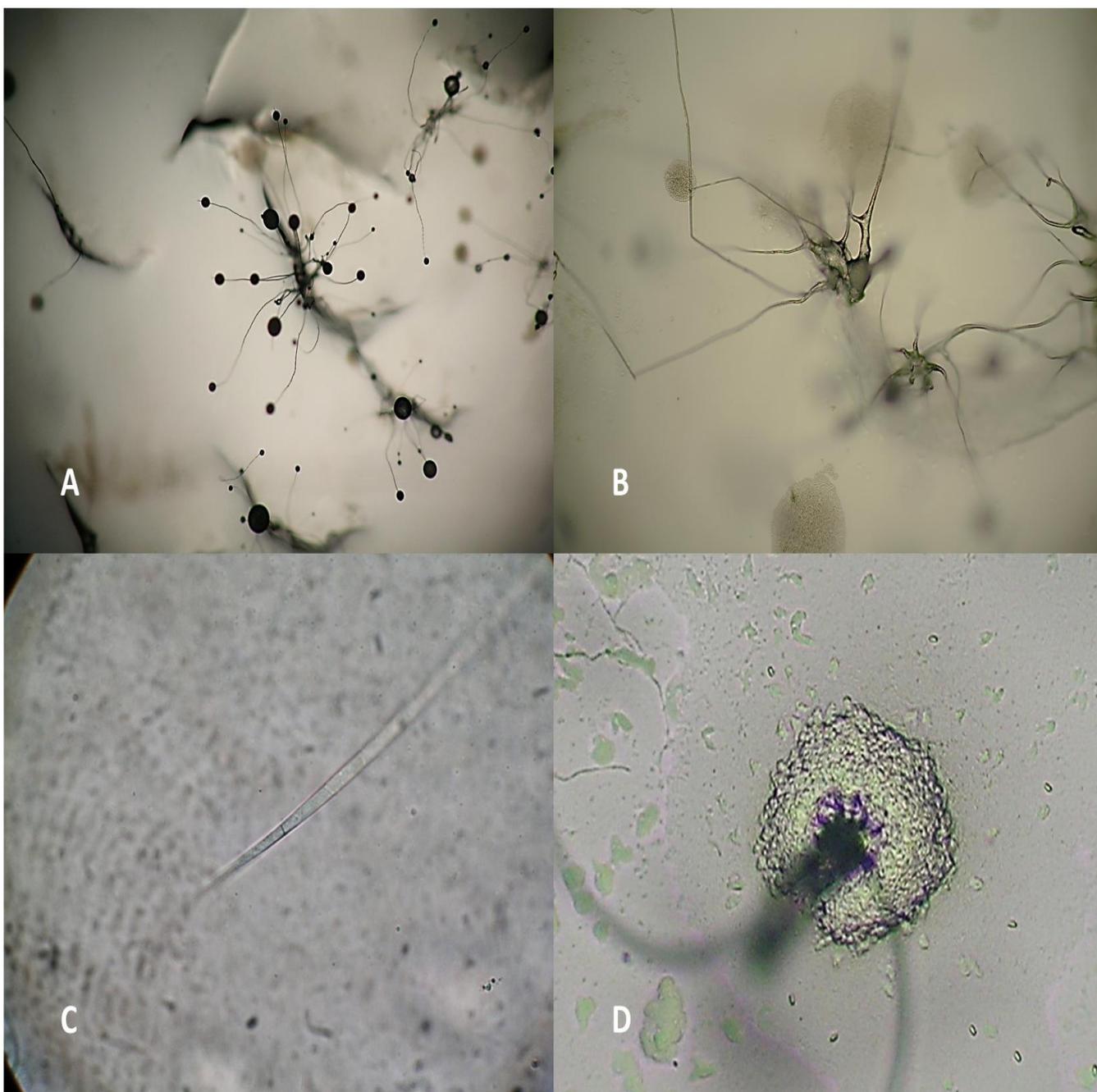
Esta espécie se caracteriza pelos esporocarpos solitários, raramente ramificados, eretos, raramente passando dos 2 mm de altura, média de 1,7 mm, afinando conspicuamente até o topo. Ponta clavada e base expandida, geralmente cônica. Soros brancos, globosos, contendo esporos oblongos, hialinos, com grânulos espalhados irregularmente geralmente visíveis, tamanho médio de 7 x 3.8 µm. Agregação grande, tipo mucoroides (HAGIWARA, 1989).

É uma espécie bem característica, geralmente sendo possível reconhecer ao microscópio estereoscópico. Sua altura, forma e tamanho dos esporos e sua ponta clavada a diferenciam das outras espécies semelhantes. É uma espécie tropical (SWANSON et al, 1999).

Dictyostelium aff. monochasioides H. Hagiw. [Macaxeira]

O espécime encontrado (Figura 8A) é muito semelhante à *D. monochasioides* H. Hagiw., diferindo nos seguintes aspectos: as pontas são acuminadas a filiformes (Figura, 8C), ao contrário de serem simples capitadas a clavadas. Sempre se agregando em montes, sem nunca formar fluxos. Durante a esporulação, os sorocarpos no mesmo monte se formam sequencialmente (Figura 8D), o primeiro normalmente servindo de suporte para os que se formam em seguida, dando a característica ramificação tipo monocásio (Figura 8B). Este mesmo monte pode permanecer funcional por alguns dias, com amebas se agregando continuamente e formando novos sorocarpos (Figura 8D). É uma espécie típica de regiões tropicais (SWANSON ET AL, 1999).

Figura 8 - A: Hábito gregário dos sorocarpos do espécime de *Dictyostelium* aff. *monochasioides*. B: Aspecto da ramificação na base dos sorocarpos. C: Ápice de soróforo acuminado. D: Visão inferior da agregação em monte, de onde três sorocarpos e um sorógeno se desenvolvem, enquanto amebas ainda se agregam ao monte e ocorrerá a formação posterior de mais sorocarpos.



Fonte: XAVIER DE LIMA, 2013

***Dictyostelium mucoroides* complex** Bref. [Floresta; Macaxeira]

Este complexo de espécies se caracteriza principalmente pelos sorocarpos solitários, brancos, e esporos elípticos a oblongos, hialinos, sem grânulos polares (Figura 9). Pelo modo em que *D. mucoroides* foi descrita, abrange uma grande diversidade de formas, que alguns consideram variações de uma espécie, e outros tentam encontrar padrões (HAGIWARA, 1989). No presente estudo foram encontrados vários espécimes que se enquadram na descrição de *D. mucoroides*, mas alguns, descritos a seguir, parecem se encaixar nas descrições do conceito proposto por HAGIWARA (1989):

- *D. brefeldianum*: Soróforo delgado, até 6 mm de altura, com a ponta composta capitada. Esporos oblongos, em média 6.7 x 3.6 μm . Agregação radial, tipo mucoroides, geralmente pequena.

- *D. pseudo-brefeldianum*: Soróforo delgado, até 4 mm de altura, com a ponta composta clavada. Esporos elípticos, em média 6.9 x 3.7 μm .

Figura 9 - Hábito típico de *Dictyostelium mucoroides* complex.



Fonte: XAVIER DE LIMA, 2013

Dictyostelium purpureum Olive [Floresta; Macaxeira]

Uma das espécies mais comuns das áreas estudadas. Extremamente característica, produz grandes sorocarpos, de até 1 cm de altura. Muitas vezes são encontrados prostrados no ágar, formando estruturas de suportes grandes no ponto onde o sorocarpo volta-se para cima. Tanto o soro quanto a maior parte do soróforo possuem uma cor púrpura variável, algumas vezes chegando próximo do negro. A ponta do soróforo é capitada composta, ocasionalmente simples capitada nos espécimes menores. Esporos elípticos e longos, grandes, em média 7.8 x 3, sem grânulos polares aparentes. Suas agregações podem atingir vários centímetros, geralmente centralizadas; em alguns espécimes maiores foi observado que uma agregação pode se dividir em um dos ramos, formando um novo centro.

Espécie cosmopolita, porém com certa preferência por baixas latitudes (Swanson, 1999).

Polysphondylium pallidum Olive [Floresta]

Sorocarpos levemente fototróficos, com a ramificação típica do gênero, geralmente em grupos densos, partindo de um mesmo centro de uma grande agregação radial (Figura 10). Soros brancos, um no eixo central e outro nas 3 – 5 ramificações laterais. As pontas do eixo central e ramificações são acuminadas. Os ramos são de aproximadamente 200 - 300 µm de comprimento. Esporos hialinos, com grânulos polares não consolidados, com média de 6.8 x 3.6 µm. Espécie cosmopolita (SWANSON ET AL, 1999).

Figura 10 - Agregação grande e com muitas ramificações de *Polysphondylium pallidum*



.Fonte: XAVIER DE LIMA, 2013

***Polysphondylium pseudocandidum* H. Hagiw. [Floresta]**

Faz parte do complexo do *P. pallidum*, diferindo da espécie anterior nos seguintes aspectos: ramos mais delicados, de 100 a 200 μm e o segmento terminal do eixo central se alongando muito, muitas vezes não formando um soro terminal. Certas vezes o segmento terminal atinge a tampa da placa de Petri. Esta espécie tem uma aparência mais delicada em comparação com *P. pallidum*, sendo mais delgada e com soros menores, e diferencia de *P. candidum* por seus esporos menores. Responde fracamente a estímulos luminosos na esporulação. No Japão, onde foi descrita, tende a ocorrer nas regiões mais quentes (HAGIWARA, 1989). Em regiões tropicais foi encontrada em Tikal, Guatemala (VADELL; CAVENDER, 1998).

***Polysphondylium violaceum* Bref. [Macaxeira]**

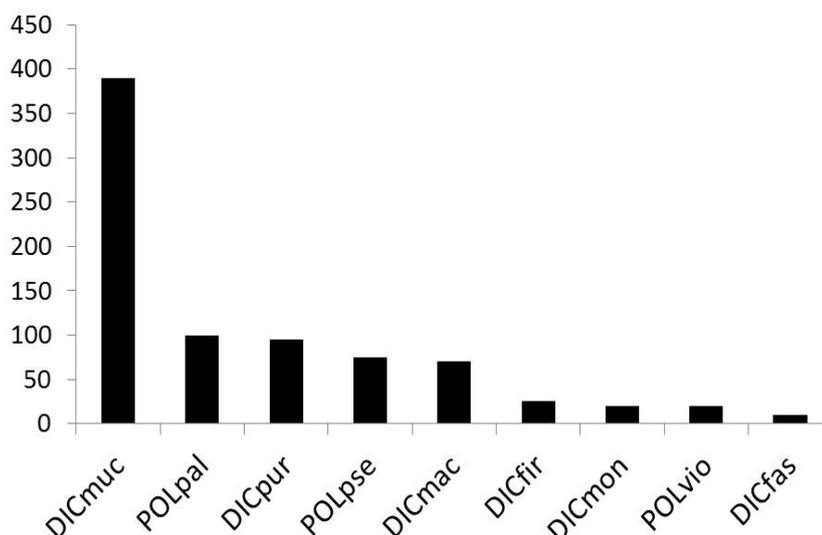
É facilmente distinguível das outras espécies de *Polysphondylium* pela cor violeta a púrpura dos sorocarpos. Outra característica importante é a agregação tipo violaceum (HAGIWARA, 1989), formando grandes agregações centralizadas, que ao se desenvolver se subdivide em vários outros centros, formando esporocarpos agrupados. Ponta do eixo principal do soróforo e dos ramos laterais

caracteristicamente clavadas. No espécime encontrado, os grânulos polares dos esporos variavam de consolidados a não consolidados.

Apenas um registro desta espécie foi obtido no presente estudo, em solo proveniente do cultivo de macaxeira. Cosmopolita, sendo mais frequente em ambientes temperados (SWANSON, 1999).

Os primeiros registros dos dictiostelídeos no Brasil, obtidos em áreas cultivadas e em remanescentes da Floresta Atlântica se enquadram no que já é conhecido para as regiões tropicais (SWANSON, 1999). Dentre as espécies encontradas, as que ocorreram no maior número de amostras, em ordem decrescente, são *Dictyostelium mucoroides*, *D. purpureum*, *Polysphondylium pallidum* e *P. pseudocandidum*, e as mais abundantes foram *D. mucoroides* e *P. pallidum*, *D. purpureum* e *P. pseudocandidum* (Figura 11). Estas espécies são cosmopolitas e, exceto *P. pseudocandidum*, incluem-se entre as mais abundantes encontradas em diferentes tipos de ambientes (SWANSON, 1999).

Figura 11 - Gráfico de barras mostrando a abundância em clones/g das espécies de dictiostelídeos encontradas em solo de duas áreas naturais e duas cultivadas na Zona da Mata do Estado de Pernambuco.



Fonte: XAVIER DE LIMA, 2013

O número de clones por grama recuperado no estudo de LANDOLT; STEPHENSON (1991) em floresta amazônica peruana é semelhante ao

encontrado no presente estudo (63 clones/g de solo), porém é bem menor do que é referido para algumas florestas temperadas (LANDOLT ET AL, 2006; VADELL ET AL, 2011) e tropicais (CAVENDER ET AL, 2012).

Na Argentina, na região subtropical da América do Sul, VADELL; CAVENDER (2007) também coletaram em áreas de Mata Atlântica, encontrando 27 espécies, sendo sete novas para a ciência. Dentre as espécies encontradas, cinco também são registradas neste estudo: *D. macrocephalum*, *D. mucoroides*, *D. purpureum*, *P. violaceum* e *D. monochasioides*. Dentre as 13 espécies provenientes de 30 amostras de solo coletadas no Peru (LANDOLT; STEPHENSON, 1991), *D. mucoroides*, *D. purpureum*, *P. pallidum*, *D. monochasioides* e *D. firmibasis*, o qual foi considerado sinônimo de *D. mucoroides*, também ocorreram neste estudo. As três espécies mais abundante encontradas neste estudo incluem-se entre as mais abundantes em florestas úmidas no México, compartilhando também *D. macrocephalum* e *P. violaceum* (CAVENDER ET AL, 2012).

Tabela 8 - Número de clones por grama, frequência das espécies e pH da amostra do solo onde ocorreu o registro de cada espécie de dictiostelídeo identificada.

Espécies	Clone/g por Ambiente		Total	Frequência*	pH de ocorrência
	Natural	Cultivado			
<i>Dictyostelium fasciculatum</i>	-	10	10	1	6,3
<i>D. firmibasis</i>	-	25	25	1	6,0
<i>D. macrocephalum</i>	-	70	70	2	6,3
<i>D. monochasioides</i> aff	-	20	20	1	6,3
<i>D. mucoroides</i> complex	350	40	390	9	3,8; 4,4; 4,6; 5,3; 5,8; 6,2; 6,3
<i>D. purpureum</i>	95	-	95	4	4,6; 6,2; 6,3
<i>Polysphondylium pallidum</i>	100	-	100	3	3,8; 4,4; 4,6
<i>P. pseudocandidum</i>	75	-	75	3	3,8; 5,8; 6,2
<i>P. violaceum</i>	-	20	20	1	6,3
Riqueza	4	6	9		
Abundância média ¹	77,5	23,1	50,3		

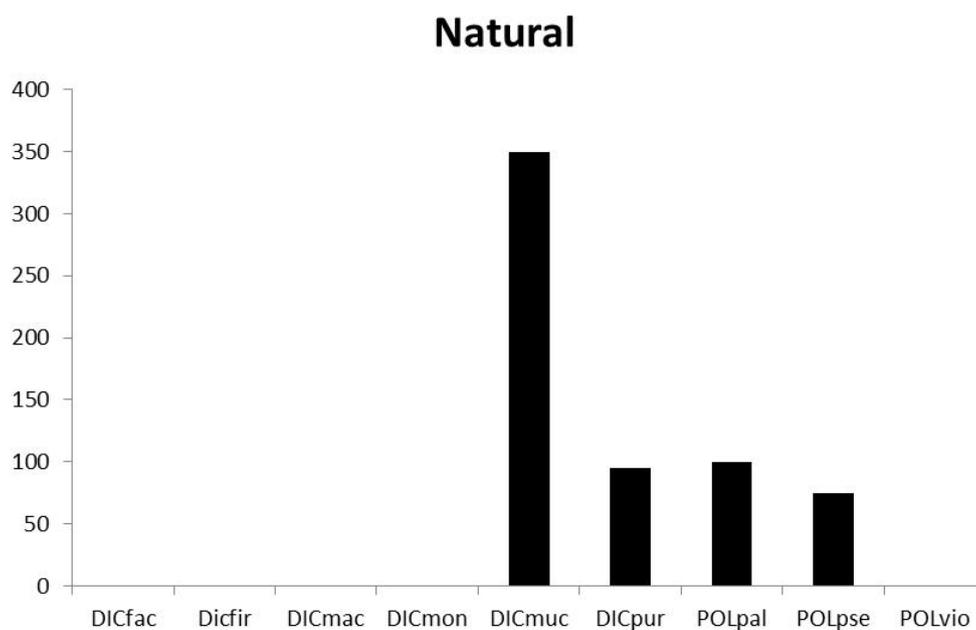
* O número de amostras analisadas em que respectiva espécie ocorreu.

¹ Abundância média de dictiostelídeos por amostra analisada.

Fonte: XAVIER DE LIMA, 2013

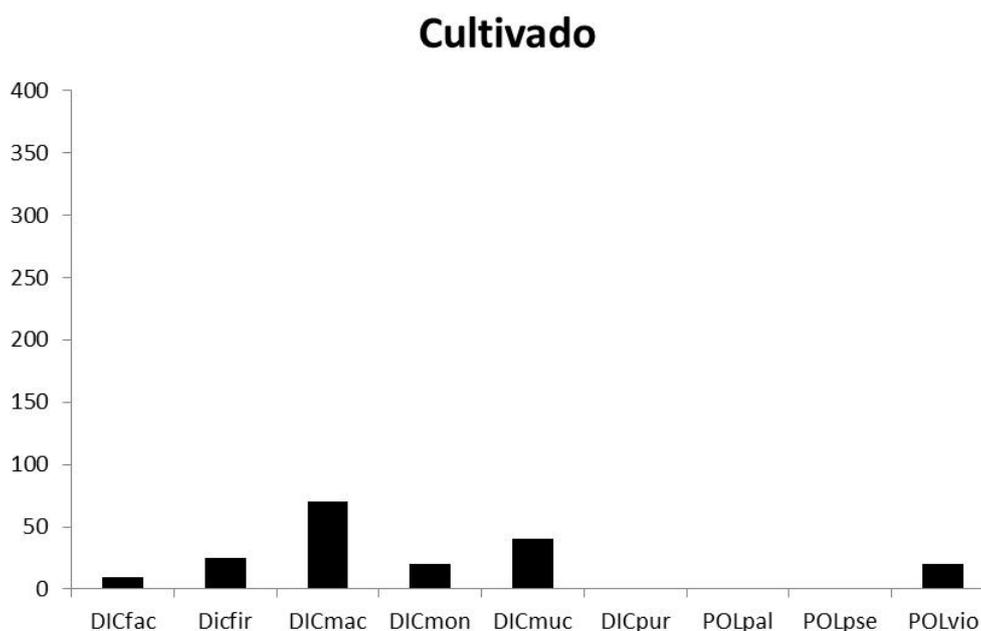
Observou-se uma diferença significativa (teste t: $t=2,19$; $p < 0.05$) no número de registros efetuados nos solos de áreas naturais e cultivadas (Figura 1). Estudos indicam uma relação positiva entre a diversidade de plantas com a diversidade de dictiostelídeos (CAVENDER ET AL, 2004), porém neste trabalho o número de espécies encontradas nas monoculturas foi maior, devido a somente uma das amostras, proveniente de plantação de macaxeira, da qual foram obtidas cinco espécies (*Dictyostelium macrocephalum*, *D. mucoroides*, *D. monochasioides*, *D. fasciculatum* e *D. purpureum*), duas delas exclusivas de todo o estudo, e 140 clones/g, superando os valores encontrados em solos das florestas. Em outra amostra desta mesma área obteve-se o único registro de *Polysphondylium violaceum*. Em áreas cultivadas, mesmo que a riqueza de dictiostelídeos seja maior, são populações pequenas e de baixa distribuição, sendo recuperada em no máximo duas amostras, no caso de *D. macrocephalum*, enquanto todas as outras só ocorreram em uma amostra. Interessante notar o quão distinta é comunidade recuperada em ambientes naturais da de áreas cultivadas (Figura 12 e 13). As duas áreas só compartilham uma espécie, *D. mucoroides*, a qual é a mais abundante em floresta, contudo isso não se repete nas monoculturas. As outras três espécies ocorrentes em florestas, que também foram as mais abundantes do estudo, não ocorreram em ambiente de cultivo. A comunidade de floresta aparenta ser mais homogênea, com poucas espécies abundantes, mas a ideia de que o solo de monoculturas oferece uma maior diversidade de nichos que o em ambientes naturais parece improvável. Talvez uma explicação para esse fenômeno seria uma forma de sucessão ecológica, em que a comunidade clímax é dominada por espécies grandes e rápido desenvolvimento (*Dictyostelium* spp. do Grupo 4, e *Polysphondylium* spp.), enquanto que em ambientes que sofreram perturbação, devido à temporária baixa competição, favoreça o desenvolvimento de outras espécies.

Figura 12 - Gráfico de barras mostrando a abundância em clones/g das espécies de dictiostelídeos encontradas em solo de duas áreas naturais na Zona da Mata do Estado de Pernambuco.



Fonte: XAVIER DE LIMA, 2013

Figura 13 - Gráfico de barras mostrando a abundância em clones/g das espécies de dictiostelídeos encontradas em solo de duas áreas cultivadas na Zona da Mata do Estado de Pernambuco.



Fonte: XAVIER DE LIMA, 2013

Em florestas nos Alpes franceses, PAILLET; SATRE (2010) constataram que o número de espécies diminui conforme aumenta o nível de acidez do solo em florestas nos Alpes franceses e indica que outros fatores além do manejo (como o pH do solo) de uma floresta são mais influentes na composição e abundância de dictiostelídeos; porém uma atividade humana mais drástica como a monocultura, não parece se enquadrar na hipótese. Neste estudo, nenhuma relação foi encontrada entre o pH do solo e a riqueza ($\rho = -0.017$, $p > 0.05$) e abundância ($\rho = -0.032$, $p > 0.05$) de dictiostelídeos. Os resultados obtidos são semelhantes ao que foi encontrado por HAMMER (1984), onde a abundância de dictiostelídeos foi menor em áreas de cultivo. STEPHENSON; RAJGURU (2010) encontraram somente *Dictyostelium sphaerocephalum* (Oudem.) Sacc. & Marchale e *D. giganteum* em áreas de cultivo de trigo e canola em abundância semelhante ao que foi encontrado no presente estudo. Vários motivos podem estar associados à menor abundância dos dictiostelídeos nas áreas de cultivo da macaxeira e da cana-de-açúcar. Primeiramente, nestas áreas não foi encontrada uma camada de folhas mortas no solo, como nas áreas de floresta, fazendo com que o solo perca a água mais rapidamente (ROLLINS ET AL, 2012), além de diminuir a quantidade e riqueza de bactérias disponíveis como alimento (STEPHENSON; RAJGURU, 2010), fato também relacionado com a adubação e utilização de pesticida.

Este trabalho corrobora a conclusão a que chegaram STEPHENSON; RAJGURU (2010) de que os dictiostelídeos são bons bioindicadores de perturbação no ambiente, após analisarem diversos trabalhos que lidam com estes microrganismos em áreas degradadas. O número de espécies encontradas em somente 16 amostras analisadas, provenientes de áreas pouco favoráveis para o crescimento dos dictiostelídeos, como áreas cultivadas e florestas em recuperação, indica que existe uma diversidade de espécies nesta região do Brasil ainda a ser descoberta.

3 CONSIDERAÇÕES FINAIS

- As condições microambientais são mais importantes para determinar a ocorrência dos mixomicetos do que as condições climáticas em Mata Atlântica de Pernambuco
- Os fatores que mais influenciam na ocorrência dos mixomicetos lignícolas em Mata Atlântica é o estágio de decomposição e pH dos troncos.
- O estágio de decomposição do tronco influencia fortemente nas condições microclimáticas, determinando as espécies de mixomicetos capazes de habitar o microhabitat.
- A antropização afeta na abundância e composição de dictiostelídeos no solo.
- Os primeiros registros de dictiostelídeos no Brasil apontam para uma possível alta diversidade destes organismos, sendo mais estudos necessários.

REFERÊNCIAS

- ADAMONYTĖ, G. Lithuanian Stemonitales (Myxomycetes), genera *Amaurochaete* and *Brefeldia*. **Botanica Lithuanica** v.16, n.3, p.75–82. 2010.
- ALEXOPOULOS, C. J. Gross Morphology of the plasmodium and its possible significance in the relationships among the myxomycetes. **Mycologia** v.52, n.1, p.1–20. 1960.
- ALEXOPOULOS, C. J.; MIMS, C. W.; BLACKWELL, M. 1996. **Introductory Mycology**, 4a ed., New York, John Wiley.
- ALI, N. M.; KALYANASUNDARAM, I.. Amylase as an extracellular enzyme from plasmodia of myxomycetes. **Mycological Research**, v.95, n.7, p.885–896. 1991
- BALDAUF, S. L. An overview of the phylogeny and diversity of eukaryotes. **Journal of Systematics and Evolution**, v.46, n.3, p.263-273. 2008.
- BALDAUF, S. L.; DOOLITTLE, W. F.. Origin and evolution of the slime molds (Mycetozoa). **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v.94, n.22, p.21-34. 1997.
- BELTRÁN-TEJERA, E.; MOSQUERA, J.; LADO, C. Myxomycete diversity from arid and semiarid zones of the Canary Islands (Spain). **Mycotaxon**, v.113, p.439-442. 2010.
- BLACKWELL, M.; GILBERTSON, R. L. Distribution and sporulation phenology of myxomycetes in the Sonoran-desert of Arizona. **Microbial Ecology** v.10, n.4, p.369-377. 1984.
- BODDY, L.; FRANKLAND, J. C.; WEST, P. V. **Ecology of Saprophytic Basidiomycetes**. Oxford, Elsevier. 2008
- BONKOWSKI, M. Protozoa and plant growth: the microbial loop in soil revisited. **New Phytologist** v.162, p.617–631. 2004.
- CAVALCANTI, L.H.; TAVARES, H.F.; NUNES, A.T.; SIVA, C.F. Myxomycetes. In: K.C. Porto, J. S. A. Cortez and M. Tabarelli (eds.) **Diversidade Biológica e Conservação da Floresta Atlântica ao Norte do Rio São Francisco**. Brasília, Ministério do Meio Ambiente p.53-72. 2006.
- CAVALIER-SMITH, T. Protist phylogeny and the high-level classification of Protozoa. **European Journal of Protistology**, v.39, n.4, p.338-348. 2003.
- CAVENDER, J. C.; LANDOLT, J. C., SUTHER, H. B.; STEPHENSON, S. L. Dictyostelid cellular slime moulds of Mexico. **Mycosphere** v.3, n.3, p.336-351. 2012.

CAVENDER, J. C.; RAPER, K. B. The Acrasiae in nature I. Isolation. **American Journal of Botany** v.52, p.294–296. 1965.

CAVENDER, J. C.; STEPHENSON, S. L.; LANDOLT, J. C.; VADELL, E. M. Dictyostelid cellular slime moulds in the forests of New Zealand. **New Zealand Journal of Botany** v.40, p.235-264. 2002.

CHAMBER, J. Q.; HIGUCHI, N.; SCHIMEL, J. P.; FERREIRA, L. V.; MELACK J. M. Decomposition and carbon cycling of dead trees in tropical forests of the central Amazon. **Oecologia** v.122, p.380-388. 2000.

CLARK, J. Reproductive systems and taxonomy in the myxomycetes. **Systematics and Geography of Plants** v.74, p.209-216, 2004.

CLARK, J.; HASKINS, F. E.. Reproductive systems in the myxomycetes: a review. **Mycosphere** v.1, n.4, p.337–353. 2010

CLAUSEN, C. A.; Bacterial Associations with Decaying Wood: a Review. **International Biodeterioration & Biodegradation** v.95, p.101 – 107. 1996.

COSTA JUNIOR, R. F.; FERREIRA, R. L. C.; RODAL, M. J. N.; FELICIANO, A. L. P.; MARANGON, L. C.; SILVA, W. C. Estrutura fitossociológica do componente arbóreo de um fragmento de Floresta Ombrófila Densa na mata sul de Pernambuco, Nordeste do Brasil. **Ciência Florestal** v.18, n.2, p.173-183. 2008.

COÛTEAUX, M., DARBYSHIRE, J. F. Functional diversity amongst protozoa. **Applied Soil Ecology**, v.10, p.229-237. 1998.

ELIASSON, U. Ecological notes on *Amaurochaete* Rost. (Myxomycetes). **Bot. Notiser** v.129, p.419 – 425. 1977.

ELIASSON, U. Patterns of occurrence of myxomycetes in a spruce forest in South Sweden. **Holarctic Ecology** v.4, p.20–31. 1981.

ESTRADA-TORRES, A.; WRIGLEY DE BASANTA, D.; CONDE, E.; LADO, C. Myxomycetes associated with dryland ecosystems of the Tehuacan-Cuicatlan Valley Biosphere Reserve, Mexico. **Fungal Diversity** v.36, p.17-56. 2009.

EVERHART, S. E.; ELY, J. S.; KELLER, H. W. Evaluation of tree canopy epiphytes and bark characteristics associated with the presence of corticolous myxomycetes. **Botany** v.87, p.509–517. 2009.

EVERHART, S. E.; KELLER, H. W. Life history strategies of corticolous myxomycetes: the life cycle, fruiting bodies, plasmodial types, and taxonomic orders. **Fungal Diversity** v.29, p.1-16. 2008.

- EVERHART, S. E.; KELLER, H. W.; ELY, J. S. Influence of bark pH on the occurrence and distribution of tree canopy myxomycetes species. **Mycologia** v.100, n.2, p.191–204. 2008.
- FARR, M. L. **Flora Neotropica**. New York Botanical Garden Press (Monograph 16), New York. 1976.
- FIORE-DONNO, A. M.; KAMONO, A.; MEYER, M.; SCHNITTLER, M.; FUKUI, M.; THOMAS-CAVALIER, S. 2012. 18S rDNA Phylogeny of Lamproderma and Allied Genera (Stemonitales, Myxomycetes, Amoebozoa). **PLoS ONE** v.7, n.4, e35359.
- FIORE-DONNO, A. M.; MEYER, M.; BALDAUF, S. L.; PAWLOWSKI, J. Evolution of dark-spored Myxomycetes (slime-molds): Molecules versus morphology. **Molecular Phylogenetics and Evolution** v.46, p.878–889. 2008.
- FIORE-DONNO, A. M.; NIKOLAEV, S. I.; NELSON, M. PAWLOWSKI, J.; CAVALIER-SMITH, T.; BALDAUF, S. L. Deep Phylogeny and Evolution of Slime Moulds (Mycetozoa). **Protist** v.161, n.1, p.55-70. 2010.
- GRAY, W. D., ALEXOPOULOS, C. J. **Biology of the Myxomycetes**. Ronald Press Company. New York, 1968.
- GREAVES, H. The Bacterial Factor in Wood Decay. **Wood Science and Technology** v.5, p.6-16. 1971.
- HAGIWARA, H. **The taxonomic study f Japanese dictyostelid cellular slime mould**. Tóquio, National Science Museum. 1989.
- HAILMANN-CLAUSSEN, J. A gradient analysis of communities of macrofungi and slime moulds on decaying beech logs. **Mycological Research**. v.105, n.5, p.575-596. 2001.
- HÄRKÖNEN, M. Corticolous Myxomycetes in three different habitats in southern Finland. **Karstenia** v.17, p.19-32. 1977.
- HÄRKÖNEN, M.; Myxomycetes developed on litter of common Finnish trees in moist chamber cultures. **Nordic Journal of Botany** v.1, p.791-794. 1978.
- HARMON, M. E.; FRANKLIN, J. F.; SWANSON, F. J.; SOLLINS, P.; GREGORY, S. V.; LATTIN, J. D.; ANDERSON, N. H.; CLINE, S. P.; AUMEN, N. G.; SEDELL, J. R.; LIENKAEMPER, G. W.; CROMACK, K.; CUMMINS, K. W. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. **Advances in Ecological Research** v.15, p.133–302. 1986.
- HILL, M. O.; GAUCH, H. G. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. **Vegetatio** v.42, p.47–58. 1980.
- IBGE. Manual Técnico da Vegetação Brasileira. **Série Manuais Técnicos em Geociências** v.1, p.1-92. 1992.

ING, B. The phytosociology of myxomycetes. **New Phytologist** v.126, n.2, p.175-201. 1994.

INMET – **Instituto Nacional de Meteorologia**. Disponível em <<http://www.inmet.gov.br/portal/>> Acesso em 15 janeiro 2013.

KILGORE, C. M.; KELLER, H. W.; ELY, J. S. Aerial reproductive structures of vascular plants as microhabitat for myxomycetes. **Mycologia** v.101, n.3, p.305–319. 2009.

LADO C.; PANDO F. **Myxomycetes. I. Ceratiomyxales, Echinosteliales, Liceales, Trichiales. Flora Mycologica Iberica**. Real Jardin Botanico, Madrid, the Botanical Garden of Madrid, Spain. 1997.

LADO, C.. **An on line nomenclatural information system of Eumycetozoa**. Disponível em <<http://www.nomen.eumycetozoa.com>> Acesso em 15 janeiro 2013.

LADO, C.; WRIGLEY DE BASANTA, D.; ESTRADA-TORRES, A.; STEPHENSON, S. L. The biodiversity of myxomycetes in central Chile. **Fungal Diversity** v.59, p.3-32. 2013.

LANDOLT, J. C.; CAVENDER, J. C.; STEPHENSON, S. L.; VADELL, E. M. New species of dictyostelid cellular slime moulds from Australia. **Australian Systematic Botany**, v.21, p.50–66. 2008.

LANDOLT, J. C.; STEPHENSON, S. L. Cellular Slime Molds from Tropical Rain Forests of Eastern Peru. **Cryptogamic Botany** v.2, n.3, p.258–260. 1991.

LANDOLT, J. C.; STEPHENSON, S. L.; CAVENDER, J. C. Distribution and ecology of dictyostelid cellular slime molds in Great Smoky Mountains National Park. **Mycologia**, v.98, n.4, p.541–549. 2006.

LISTER, A.. **A monograph of the Mycetozoa**. 3rd edition. British Museum of Natural History, London. 1925

MADELIN, M. F. Myxomycete data of ecological significance. **Transactions of the British Mycological Society** v.83, p.1-19. 1984.

MAIMONI-RODELLA, R., GOTTSBERGER, G. Myxomycetes from the forest and the cerrado vegetation in Botucatu, Brazil: a comparative ecological study. **Nova Hedwigia** v.34, p.207-246. 1980.

MARTIN G. W., ALEXOPOULOS C.J. **The Myxomycetes**. Iowa City, University of Iowa Press, 1969.

MCMANUS, M. A. Some observations on plasmodia of trichiales. **Mycologia** v.54, n.1, p.78-90. 1962.

- NANNENGA-BREMEKAMP, N. E. **A guide to temperate Myxomycetes**. Bristol, Biopress Limited. 1991.
- NOVOZHILOV, Y. K., MITCHELL, D. W., SCHNITTLER, M. Myxomycete biodiversity of the Colorado Plateau. **Mycological Progress** v.2, n.4, p.243-258. 2003.
- NOVOZHILOV, Y. K.; SCHNITTLER, M. Myxomycete diversity and ecology in arid regions of the Great Lake Basin of western Mongolia. **Fungal Diversity** v.30, p.97-119. 2008.
- NOVOZHILOV, Y. K.; SCHNITTLER, M. ZEMLIANSKAIA, I. V.; FEFELOV, K. A.. Biodiversity of plasmodial slime moulds (Myxogastria): measurement and interpretation. **Protistology** v.1, n.4, p.161–178. 2000.
- NOVOZHILOV, Y. K.; SCHNITTLER, M.; VLASENKO, A. V.; FEFELOV, K. A. Myxomycete diversity of the Altay Mountains (southwestern Siberia, Russia). **Mycotaxon** v.111, n.91-94. 2010.
- NOVOZHILOV, Y. K.; ZEMLIANSKAIA, I. V.; SCHNITTLER, M.; FEFELOV, K. A. An annotated checklist of the Myxomycetes of the northwestern Caspian lowland. **Mikologiya I Fitopatologiya** v.37, n.6, p.53-65. 2003.
- NOVOZHILOV, Y. K.; ZEMLIANSKAIA, I. V.; SCHNITTLER, M.; STEPHENSON, S. L. Myxomycete diversity and ecology in the arid regions of the Lower Volga River Basin (Russia). **Fungal Diversity** v.23, p.193-241. 2006.
- OGATA, N., RICO-GRAY, V., NESTEL, D. Abundance, Richness, and Diversity of Myxomycetes in a Neotropical Forest Ravine. **Biotropica** v.28, n.4, p.627-635. 1996.
- OKSANEN, J.; BLANCHET, F. G.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; MICHIN, P. R.; O'HARA, R. B.; SIMPSON, G. L.; SOLYMOS, P.; STEVENS, M. H. H.; WAGNER, H. 2012. **Vegan: Community Ecology Package**. Disponível em <<http://CRAN.R-project.org/package=vegan>>.
- OLIVE, L. S. **The Mycetozoans**. Academic Press, New York. 1975.
- PAILLET, Y.; SATRE, M. The biodiversity of dictyostelids in mountain forests: A case study in the French Alps. **Pedobiologia** v.53, p.337–341. 2010.
- PAWLOWSKI, J.; BURKI, F. Untangling the Phylogeny of Amoeboid Protists. **Journal of Eukaryotic Microbiology** v.56, n.1, p.16-25. 2009.
- PIETROBOM, M. R.; BARROS, I. C. L. Pteridófitas de um fragmento florestal na Serra do Mascarenhas, Estado de Pernambuco, Brasil. **Insula** v.32, p.73-118. 2003.
- PIROLA, A.; CREDARO, V. Tentativo di inquadramento sinecologico di mixomiceti italiani. **Not. Fitosoc.** p.111-130. 1975.

- POOLE, R. W. A simple measure of niche breadth. **Ecology** v.62, n.1, p.27–32. 1981.
- POULAIN, M., MEYER, M., BOZONNET, J. **Les Myxomycètes**. Suíça, FMBDS. 2011.
- R CORE TEAM. 2012. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- RAPER, K. B. **The Dictyostelids**. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 1984.
- ROJAS, C.; SCHNITTLER, M.; BIFFI, D.; STEPHENSON, S. L. Microhabitat and niche separation in species of *Ceratiomyxa*. **Mycologia** v.100, n.6, 843–850. 2008.
- ROJAS, C.; STEPHENSON, S. L. Myxomycetes ecology along an elevation gradient on Cocos Island, Costa Rica. **Fungal Diversity** v.29, p.117-127. 2008.
- ROJAS, C.; STEPHENSON, S. L.; HUXEL, G. R. Macroecology of high-elevation myxomycete assemblages in the northern Neotropics. **Mycological Progress** v.10, n.4, p.423 – 437. 2012.
- ROLLINS, A.; STEPHENSON, S. Myxomycetes associated with grasslands of the western central United States. **Fungal Diversity**. Doi: 10.1007/s13225-012-0204-7. 2013.
- ROMERALO, M.; LADO, C. Dictyostelids from Mediterranean forests of the south of Europe. **Mycological Progress** v.5, p.231-241. 2006.
- ROMERALO, M.; CAVENDER, J. C.; LANDOLT, J. C.; STEPHENSON, S. L.; BALDAUF, S. L. An expanded phylogeny of social amoebas (Dictyostelia) shows increasing diversity and new morphological patterns. **BMC Evolutionary Biology** 11 doi: 10.1186/1471-2148-11-84. 2011.
- ROSS, I. K. The Stemonitomycetidae, a new subclass of Myxomycetes. **Mycologia** v.65, n.2, p.477-485. 1973.
- RUFINO, M. U. D.; CAVALCANTI, L. D. Alterations in the lignicolous myxomycete biota over two decades at the Dois Irmaos Ecologic State Reserve, Recife, Pernambuco, Brazil. **Fungal Diversity** v.24, p.159-171. 2007.
- SCHNITTLER, M. Ecology of myxomycetes of a winter-cold desert in western Kazakhstan. **Mycologia** v.93, n.4, p.653-669. 2001.
- SCHNITTLER, M. Foliicolous liverworts as a microhabitat for Neotropical Myxomycetes. **Nova Hedwigia** v.72, p.259-270. 2001.
- SCHNITTLER, M. **Ecology and Biogeography of Myxomycetes**. Tese de Doutorado. Universidade Friedrich Schiller de Jena, Jena. 2000.

SCHNITTLER, M.; STEPHENSON, S. L.. Inflorescences of Neotropical herbs as a newly discovered microhabitat for myxomycetes. **Mycologia** v.94, n.1, p.6-20. 2002

SCHNITTLER, M.; UNTERSEHER, M.; PFEIFFER, T.; NOVOZHILOV, Y. K.; FIORE-DONNO, A. M. Ecology of sandstone ravine myxomycete from Saxonian Switzerland (Germany). **Nova Hedwigia** v.90, p.277–302. 2010.

SCHNITTLER, M.; UNTERSEHER, M.; TESMER, J. Species Richness and Ecological Characterization of Myxomycetes and Myxomycete-like Organisms in the Canopy of a Temperate Deciduous Forest. **Mycologia** v.98, n.2, p.223-232. 2006.

SCHNITTLER, M.; NOVOZHILOV, Y. K.; CARVAJAL, E.; SPIEGEL, F. W. Myxomycete diversity in the Tarim basin and the western Tian-Shan, Xinjiang Prov., China. **Fungal Diversity** DOI 10.1007/s13225-012-0199-0. 2012.

STEPHENSON, S. L. Distribution and ecology of Myxomycetes in temperate forests. I. Patterns of occurrence in the upland forests of southwestern Virginia. **Can. J. Bot.** v.66, p.2187–2206. 1988.

STEPHENSON, S. L. Distribution and ecology of myxomycetes in temperate forests. II. Patterns of occurrence on bark surface of living trees, leaf litter, and dung. **Mycologia** v.81, n.4, p.608-621. 1989.

STEPHENSON, S. L.; LANDOLT, J. C. Dictyostelid Cellular Slime Molds in Canopy Soils of Tropical Forest. **Biotropica**, v.30, n.4, p.657-661, 1998.

STEPHENSON, S. L.; RAJGURU, S. N. Dictyostelid cellular slime moulds in agricultural soils. **Mycosphere** v.1, n.4, p.333-336. 2010.

STEPHENSON, S. L.; SCHNITTLER, M.; LADO, C. Ecological characterization of a tropical myxomycete assemblage— Maquipucuna Cloud Forest Reserve, Ecuador. **Mycologia**, v.96, n.3, p.488–497. 2004.

STEPHENSON, S. L.; SLAY, M. E.; SLAY, C. A.; TUGGLE, A. Cave crickets (Orthoptera: Rhaphidophoridae) as vectors of dictyostelids (Protista: Dictyosteliida). **Entomological News** v.118, n.3, p.292–295. 2006.

SWANSON, A. R.; VADELL, E. M.; CAVENDER, J. C.. Global distribution of forest soil dictyostelids. **Journal of Biogeography** v.26, n.1, p.133–148. 1999.

TAKAHASHI, K. Succession in myxomycete communities on dead *Pinus densiflora* wood in a secondary forest in southwestern Japan. **Ecological Research** v.25, p.995-1006. 2010.

TAKAHASHI, K.; HADA, Y. Distribution of Myxomycetes on coarse woody debris of *Pinus densiflora* at different decay stages in secondary forests of western Japan. **Mycoscience** v.50, p.253–260. 2009.

TAKAHASHI, K.; HADA, Y. Geographical distribution of myxomycetes on coniferous deadwood in relation to air temperature in Japan. **Mycoscience** v.51, p.281–290. 2010.

TAKAHASHI, K.; HADA, Y.; MITCHELL, D. W. Substrate preference of lignicolous myxomycetes relative to wood types in temperate Japanese forests. **Hikobia** 15:287–298. 2009.

TRAN, H. T. M.; STEPHENSON, S. L.; HYDE, K. D. MONGKOLPORN, O. Distribution and occurrence of myxomycetes on agricultural ground litter and forest floor litter in Thailand. **Mycologia** v.100, n.2, p.181–190. 2008.

URICH, T.; LAZÉN, A.; QI, J.; HUSON, D. H.; SCHLEPER, C.; SCHUSTER, C. Simultaneous Assessment of Soil Microbial Community Structure and Function through Analysis of the Meta-Transcriptome. **Plos One** v.3, n.6. 2008.

VADELL, E. M. Dictiostelídeos (Eumycetozoa) de suelos de Punta Lara, Provincia de Buenos Aires, Argentina. **Revista Argentina de Microbiología** v.32, p.89–96. 2000.

VADELL, E. M.; CAVENDER, J. C. Dictyostelids living in the soils of the Atlantic Forest, Iguazú region, Misiones, Argentina: description of new species. **Mycologia** v.99, n.1, p.112–124. 2007.

VADELL, E. M.; CAVENDER, J. C. *Polysphondylium* from forest soils of Tikal, Guatemala. **Mycologia** v.90, n.4, p.715–725. 1998.

VADELL, E. M.; CAVENDER, J. C.; ROMERALO, M.; EDWARDS, S. M.; STEPHENSON, S. L.; BAUDALF, S. L. New species of dictyostelids from Patagonia and Tierra del Fuego, Argentina. **Mycologia** v.103, n.1, p.101–117. 2011.