



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE MICOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA DE FUNGOS

LARISSA CARDOSO VIEIRA

**DIVERSIDADE DE FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES EM
GRADIENTES DE ALTITUDE DE DIFERENTES SERRAS NO BRASIL**

Recife
2020

LARISSA CARDOSO VIEIRA

**DIVERSIDADE DE FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES EM
GRADIENTES DE ALTITUDE DE DIFERENTES SERRAS NO BRASIL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia de Fungos do Departamento de Micologia do Centro de Biociências da Universidade Federal de Pernambuco como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Biologia de Fungos.

Área de concentração: Micologia básica

Orientador: Gladstone Alves da Silva

Coorientadora: Danielle Karla Alves da Silva

Recife

2020

Catálogo na Fonte:
Bibliotecário Bruno Márcio Gouveia, CRB-4/1788

Vieira, Larissa Cardoso

Diversidade de fungos micorrízicos arbusculares em gradientes de altitude de diferentes serras no Brasil / Larissa Cardoso Vieira. - 2020.

88 f. : il.

Orientador: Prof. Dr. Gladstone Alves da Silva.

Coorientadora: Profa. Dra. Danielle Karla Alves da Silva.

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-graduação em Biologia de Fungos, Recife, 2020.

Inclui referências e apêndices.

1. Fungos. 2. Micorrizas. 3. Taxonomia. I. Silva, Gladstone Alves da (orientador). II. Silva, Danielle Karla Alves da (coorientadora). III. Título.

579.5

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2021-078

LARISSA CARDOSO VIEIRA

**DIVERSIDADE DE FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES EM
GRADIENTES DE ALTITUDE DE DIFERENTES SERRAS NO BRASIL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia de Fungos do Departamento de Micologia do Centro de Biociências da Universidade Federal de Pernambuco como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Biologia de Fungos.

Data da defesa: 04/03/2020

COMISSÃO EXAMINADORA

Dra. Danielle Karla Alves da Silva (Co-orientadora)/ Universidade Federal da Paraíba

Dra. Adriana Mayumi Yano de Melo/ Universidade Federal do Vale do São Francisco

Dra. Daniele Magna Azevedo de Assis/ Universidade Federal de Pernambuco

Dra. Iolanda Ramalho da Silva/ University of California

Dra. Juliana Souza de Pontes Pessoa/ Universidade Federal de Pernambuco

Aos meus pais,
Fátima e Benedito,

Dedico

AGRADECIMENTOS

A Deus, pela minha vida e por me conceder tantas bênçãos.

Aos meus pais por todo carinho, amparo e por sempre me incentivar a conquistar meus objetivos. À minha irmã Luana por ser um ponto de incentivo e ajuda.

A Filipe, pelo amor, amizade e compreensão em tantos momentos, e por sempre estar ao meu lado me encorajando.

Ao Professor Gladstone Silva, pela orientação, conselhos e todo apoio durante a minha jornada científica.

À Danielle Silva, pela amizade, pela coorientação e apoio desde a iniciação científica, sempre entusiasmada no trabalho com os FMA.

A Fritz Oehl, pela disponibilidade em ensinar e ampliar os conhecimentos sobre a taxonomia dos FMA e por contribuir na identificação das espécies.

À FACEPE pela concessão da bolsa de estudo.

Ao Parque Nacional do Caparaó por fornecer acesso e hospedagem durante a coleta.

À Indra Escobar e Silvio Monte, que foram indispensáveis para a realização deste trabalho através das coletas, além de Nara Escobar, Carlos Fragoso e Renato Alvarenga.

À Vilma Santos pela colaboração com a análise do solo.

Às meninas que me ajudaram imensamente durante várias etapas e na contagem exaustiva dos esporos: Maielly Sena, Mayara Correia, Julyana Silva, Ingrid Moura e Deborah Raposo. Agradeço também a Iolanda Silva, Camila Gonçalves e Rejane Silva por todo auxílio no trabalho da biologia molecular.

Pela amizade, pela disponibilidade e alegria em ajudar em vários momentos, agradeço por todo apoio de Dani Magna, Dani Karla, Iolanda, Juliana, Fred, Jailma e Hilton.

Aos amigos do laboratório de micorrizas pelos cafés, conversas e risadas compartilhadas, trazendo muitos momentos de alegria: Alícia, Arthur Vinícius, Arthur Travassos, Danilo, Inácio, Indra, Joana, Neide e Ubirajara.

À Juliana Souza de Pontes, Iolanda Ramalho da Silva, Daniele Magna Azevedo de Assis e Adriana Mayumi Yano de Melo por aceitar avaliar este trabalho.

Aos meus colegas de turma do doutorado e da pós-graduação em biologia de fungos pela companhia nas disciplinas e momentos diários.

E a todos que contribuíram de alguma forma, muito obrigada.

RESUMO

Áreas montanhosas estão distribuídas em várias partes do mundo e submetidas a diversas condições ambientais. No Brasil, as áreas de altitude compreendem serras montanhosas que abrigam grande heterogeneidade de ecossistemas, com representantes endêmicos e elevada biodiversidade. Nos ambientes montanhosos, a distribuição dos organismos é moldada pelas mudanças edáficas, climáticas e topográficas que variam com o acréscimo da altitude. Essas condições podem influenciar as preferências ecológicas dos fungos micorrízicos arbusculares (FMA), que estão presentes no solo e em associação com as raízes de plantas. A distribuição dos FMA é pouco conhecida nas áreas montanhosas tropicais, dessa forma, o objetivo deste trabalho foi avaliar os fatores relacionados com a estrutura das assembleias de FMA em gradientes de altitude no Brasil. Foram selecionadas três áreas montanhosas com diferentes altitudes para o estudo das assembleias de FMA: Serra das Almas (1560 a 1760 m), Serra do Ponto (900 a 1170 m) e Serra do Caparaó (1350 a 2520 m). A coleta de solo foi realizada uma vez em cada área no período de abril/2016 a novembro/2018. Na Serra das Almas foram observadas 69 espécies incluídas em 21 gêneros, sendo *Glomus* e *Acaulospora* os gêneros mais representativos com 17 e 13 espécies, respectivamente. Houve diferença na assembleia de FMA entre a maior e menor altitude. As variáveis areia grossa, areia total e pH foram relacionadas com as espécies da altitude 1660 e 1760 m, enquanto silte e fatores químicos (Zn, C, K, P, MO, H e CTC) foram relacionados com a assembleia de FMA em 1560 m. Na Serra do Ponto foram identificadas 77 espécies distribuídas em 24 gêneros, maior riqueza foi encontrada em *Acaulospora* com 20 espécies e *Glomus* com 14 táxons. A ordem Gigasporales foi predominante na altitude mais arenosa e foi considerada indicadora dessa área. Apenas as assembleias de FMA da menor e maior altitude diferiram. A composição da assembleia de FMA na menor altitude (900 m) foi relacionada com argila, e na maior altitude (1170 m) os atributos do solo relacionados com a distribuição das espécies de FMA foram carbono e acidez potencial. Na Serra do Caparaó foram identificadas 84 espécies de FMA classificadas em 19 gêneros. *Acaulospora* foi predominante nessa área, seguido por *Glomus* com 30 e 19 espécies, respectivamente. Representantes da ordem Diversisporales foram mais abundantes nas maiores altitudes dessa área. As assembleias de FMA diferiram em todas as altitudes e variáveis químicas e físicas foram relacionadas com essa composição. Com as culturas armadilhas foi possível ampliar a riqueza encontrada, com a adição de três espécies na Serra das Almas e três espécies na Serra do

Ponto, recuperando táxons que não tinham sido observados nas amostras de campo. Na Serra das Almas e na Serra do Ponto foi observada menor diversidade nas menores altitudes, enquanto a Serra do Caparaó mostrou diferença estatística entre as altitudes intermediárias. Os ambientes estudados abrigam elevada riqueza de FMA (totalizando 158 espécies), com diferentes composições e preferências ecológicas das assembleias desses fungos ao longo dos gradientes de altitude.

Palavras-chave: Ecologia de fungos. Glomeromycota. Montanhas tropicais. Taxonomia.

ABSTRACT

Mountainous areas are distributed in various parts of the world and are subject to different environmental conditions. In Brazil, the high altitude areas comprise mountain ranges that are home to shelter great heterogeneity of ecosystems, with endemic representatives and high biodiversity. In mountainous environments, the distribution of organisms is shaped by edaphic, climatic and topographic changes that vary with the increase in altitude. These conditions can influence the ecological preferences of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF), which are present in the soil and in association with plant roots. The distribution of AMF is little known in tropical mountain areas, therefore, the objective of this study was to evaluate the factors related to the structure of the AMF assemblies in altitudinal gradients in Brazil. Three mountainous areas with different altitudes were selected for the study of AMF assemblies: Serra das Almas (1560 to 1760 m), Serra do Ponto (900 to 1170 m) and Serra do Caparaó (1350 to 2520 m). Soil collection was performed once in each area from April/2016 to November/2018. In Serra das Almas, 69 species included in 21 genera were observed, with *Glomus* and *Acaulospora* being the most representative with 17 and 13 species, respectively. There was a difference in the AMF assembly between the highest and lowest elevation. The variables coarse sand, total sand and pH were related to species at altitude 1660 and 1760 m, while silt and chemical factors (Zn, C, K, P, OM, H and CEC) were related to the AMF assembly in 1560 m. In Serra do Ponto 77 species were identified, distributed in 24 genera, of which there was greater richness of *Acaulospora* with 20 species and *Glomus* with 14 taxa. The order Gigasporales was predominant at the most sandy altitude and was considered an indicator of this area. Only the lowest and highest altitude AMF assemblies differed. The composition of the AMF assembly at the lowest altitude (900 m) was related to clay, and at the highest altitude (1170 m) the soil attributes related to the distribution of the AMF species were carbon and potential acidity. In Serra do Caparaó, 84 AMF species classified in 19 genera were identified. *Acaulospora* was predominant in this area, followed by *Glomus* with 30 and 19 species, respectively. Representatives of the order Diversisporales were more abundant at the highest altitudes in this area. The AMF assemblies differed at all altitudes and chemical and physical variables were related to this composition. With the trap cultures it was possible to expand the richness found, with the addition of three species in Serra das Almas and three species in Serra do Ponto, recovering taxa that had not been observed in the field samples. In Serra das Almas

and Serra do Ponto less diversity was observed at lower altitudes, while Serra do Caparaó showed a statistical difference between intermediate altitudes. The studied environments have a high FMA richness (totaling 158 species), with different compositions and ecological preferences of the assemblies of these fungi along the altitude gradients.

Keywords: Fungi ecology, Glomeromycota, tropical mountains, taxonomy.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Locais de coleta do estudo: Serra do Ponto (PE), Serra das Almas (BA) e Serra do Caparaó (MG/ES).....	28
Figura 2 - Locais de coleta na Serra das Almas. (a) 1560 m, (b) 1660 m, (c) 1760 m.....	29
Figura 3 - Locais de coleta na Serra do Ponto. (a) LCC: 1170 m, (b) MCC: 1660 m, (c) HCC: 1760 m.....	30
Figura 4 - Locais de coleta na Serra do Caparaó. (a) 1350 m, (b) 1970 m, (c) 2360 m, (d) 2520 m.....	32
Figura 5 - Curva de acumulação de espécies de fungos micorrízicos arbusculares em três níveis de altitude (1560, 1660 e 1760 metros) na Serra das Almas, BA. O = riqueza de espécies observada; E = riqueza de espécies estimada pelo índice de Jackknife de primeira ordem (Jackknife1).....	38
Figura 6 - Escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) baseado na composição da comunidade de FMA em três níveis de altitude (1560, 1660 e 1760 metros) na Serra das Almas, BA. Areia G=areia grossa, Areia T=areia total, P = fósforo, MO = matéria orgânica, H = hidrogênio, CTC = capacidade de troca catiônica, K = potássio, C = carbono, Zn = zinco.....	44
Figura 7 - Número de esporos geral (a), tipo de formação de esporos acaulosporoide (b), gigasporoide (c) e glomoide (d) no solo em três áreas sob gradiente de argila (LCC: Low Clay Content, MCC: Medium Clay Content, HCC: High Clay Content). Barras seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente.....	47
Figura 8 - Abundância dos gêneros (a-e) e ordens (f-h) de FMA no solo em três áreas sob gradiente de argila (LCC: Low Clay Content, MCC: Medium Clay Content, HCC: High Clay Content). (a) <i>Acaulospora</i> , (b) <i>Gigaspora</i> , (c) <i>Glomus</i> , (d) <i>Orbispora</i> , (e) <i>Scutellospora</i> , (f) Diversisporales, (g) Gigasporales, (h) Glomerales. Barras seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente.....	51
Figura 9 - Curva de acumulação de espécies de FMA em gradiente de argila (HCC. LCC: Low Clay Content, MCC: Medium Clay Content, HCC: High Clay Content). (a) Total Richness, (b) LCC, (c) MCC, (d) HCC.....	52
Figura 10 - Análise de escalonamento multidimensional da comunidade de FMA correlacionada com os dados do solo em três áreas sob gradiente de argila (LCC: Low Clay Content, MCC: Medium Clay Content, HCC: High Clay Content).....	54

Figura 11 - Diagrama de Venn das espécies de FMA em quatro em quatro níveis de altitude (1350, 1970, 2360 e 2520 m) na Serra do Caparaó.....	59
Figura 12 - Abundância das ordens Diversisporales (a), Gigasporales (b) e Glomerales (c) em quatro níveis de altitude (1350, 1970, 2360 e 2520 m) na Serra do Caparaó. Barras seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente.....	61
Figura 13 - Análise de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) da comunidade de FMA correlacionado com fatores do solo em quatro níveis de altitude (1350, 1970, 2360 e 2520 m) na Serra do Caparaó. Stress: 0,17.....	62

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Atributos químicos do solo em três altitudes na Serra das Almas, Bahia. Médias seguidas da mesma letra nas colunas não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. CTC: capacidade de troca de cátions; SB: soma de bases; V: saturação de bases; m: saturação de alumínio.....	39
Tabela 2 - Atributos granulométricos do solo em três altitudes da Serra das Almas, Bahia. Médias seguidas da mesma letra nas colunas não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.....	39
Tabela 3 - Espécies de fungos micorrízicos arbusculares em três níveis de altitude (1560, 1660 e 1760 metros), a partir de amostras de campo e cultura armadilha (CA), na Serra das Almas, BA.	41
Tabela 4 - Riqueza de espécies de FMA (S) e diversidade de Shannon (H') em três níveis de altitude (1560, 1660 e 1760 metros) na Serra das Almas, BA.....	44
Tabela 5 - Comparação entre os níveis de altitude por análise de permutação multivariada (PERMANOVA) em uma área de montanha na Serra das Almas, BA.....	45
Tabela 6 - Atributos físicos e umidade (U) do solo em três áreas sob gradiente de argila (LCC: Low Clay Content, MCC: Medium Clay Content, HCC: High Clay Content). U: umidade.....	46
Tabela 7 - Atributos químicos do solo em três áreas sob gradiente de argila (LCC: Low Clay Content, MCC: Medium Clay Content, HCC: High Clay Content). COT: carbono orgânico total, CE: condutividade elétrica, H^+Al^{3+} : acidez potencial.....	46
Tabela 8 - Tipo de formação de esporo, espécie, gênero, família, ordem de FMA indicador de alguma área de acordo com o teste de Monte Carlo ($IV \geq 25\%$, $p < 0.05$). LCC: Low Clay Content, MCC: Medium Clay Content, HCC: High Clay Content.....	47
Tabela 9 - Abundância relativa (AR) e frequência de ocorrência (FO) de espécies de FMA em campo e cultura armadilha no solo de três áreas sob gradiente de argila (LCC: Low Clay Content, MCC: Medium Clay Content, HCC: High Clay Content).....	48
Tabela 10 - Propriedades químicas do solo em quatro níveis de altitude (1350, 1970, 2360 e 2520 m) na Serra do Caparaó. SB: soma de bases; CTC: capacidade de troca de cátions; V: saturação de bases; m: saturação de alumínio; MO: matéria orgânica.....	56
Tabela 11 - Composição granulométrica (%) do solo em quatro níveis de altitude (1350, 1970, 2360 e 2520 m) na Serra do Caparaó.....	56

Tabela 12 - Abundância das espécies de fungos micorrízicos arbusculares em quatro níveis de altitude (1350, 1970, 2360 e 2520 m) na Serra do Caparaó.....	57
Tabela 13 - Média da riqueza de espécies de FMA (S) e diversidade de Shannon (H') por amostra em quatro níveis de altitude (1350, 1970, 2360 e 2520 m) na Serra do Caparaó.....	60
Tabela 14 - Espécies indicadoras de fungos micorrízicos arbusculares nos níveis de altitude na Serra do Caparaó. (IV $\geq$ 25%, p < 0.05).....	60

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	16
1.1 OBJETIVOS.....	17
1.1.1 Objetivo geral.....	17
1.1.2 Objetivos específicos.....	17
2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	19
2.1 GRADIENTES DE ALTITUDE EM MONTANHAS.....	19
2.2 FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES.....	21
2.3 FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES EM AMBIENTES DE ALTITUDE.....	23
2.4 IDENTIFICAÇÃO MOLECULAR E MORFOLÓGICA.....	26
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	28
3.1 ÁREAS DE ESTUDO.....	28
3.1.1 Serra das Almas.....	28
3.1.2 Serra do Ponto.....	29
3.1.3 Serra do Caparaó.....	31
3.2 COLETA DE SOLO.....	32
3.3 CULTURA ARMADILHA.....	33
3.4 EXTRAÇÃO DOS ESPOROS E IDENTIFICAÇÃO MORFOLÓGICA DAS ESPÉCIES.....	33
3.5 ANÁLISE DO SOLO.....	34
3.6 ANÁLISES ECOLÓGICAS E ESTATÍSTICAS.....	34
4 RESULTADOS.....	37
4.1 ARTIGO 1 – FATORES EDÁFICOS INFLUENCIAM A DISTRIBUIÇÃO DE FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES AO LONGO DE UM GRADIENTE ALTITUDINAL DE UMA MONTANHA TROPICAL.....	37
4.1.1 Propriedades edáficas.....	37
4.1.2 Diversidade e riqueza de FMA.....	37
4.1.3 Composição das assembleias de FMA.....	44
4.2 ARTIGO 2 – MUDANÇAS NA COMUNIDADE DE FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES AO LONGO DE UM GRADIENTE AMBIENTAL.....	46
4.2.1 Propriedades do solo.....	46

4.2.2 Riqueza de FMA no campo.....	46
4.2.3 Riqueza e composição da assembleia de FMA nas culturas armadilhas.....	53
4.2.4 Composição da assembleia de FMA das amostras de campo.....	53
4.3 ARTIGO 3 – FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES AO LONGO DE GRADIENTE ALTITUDINAL EM CLIMA TROPICAL DE ALTITUDE.....	55
4.3.1 Caracterização do solo.....	55
4.3.2 Distribuição das espécies de FMA no gradiente de altitude.....	55
4.3.3 Composição das espécies de FMA.....	62
5 DISCUSSÃO.....	63
5.1 ARTIGO 1.....	63
5.2 ARTIGO 2.....	66
5.3 ARTIGO 3.....	70
6 CONCLUSÕES GERAIS.....	73
REFERÊNCIAS.....	74
APÊNDICE A – ARTIGO 1 PUBLICADO NA REVISTA MICROBIAL ECOLOGY.....	86
APÊNDICE B – ARTIGO 2 PUBLICADO NA REVISTA PLANTS.....	87
APÊNDICE C – ESPÉCIES DE FMA IDENTIFICADAS NA ÁREA DE ESTUDO.....	88

1 INTRODUÇÃO

Modificações abióticas definem os processos que ocorrem nos ecossistemas e nas relações entre a biodiversidade. Dentre os fatores que formam os habitats, as propriedades climáticas podem moldar os ambientes de diferentes formas, bem como os organismos presentes nesses locais. A região tropical é notável por sua grande biodiversidade originada através de modificações geológicas e ecológicas. O elevado número de espécies nas áreas tropicais está relacionado à maior quantidade de umidade e energia (O'BRIEN, 1993), que favorece a atividade fotossintética proporcionando maior produtividade biológica, sendo associada positivamente com a riqueza (BHATTARAI; VETTAS, 2003).

As variações latitudinais entre ambientes temperados e tropicais são conhecidas por representar diferentes nichos para os organismos. Porém, em uma escala menor, mudanças altitudinais se assemelham às latitudinais por ocorrerem mudanças graduais semelhantes, porém de uma forma mais abrupta em menores distâncias. Diante disso, gradientes de altitude formam ambientes heterogêneos com variações em curtas distâncias facilitando estudos ecológicos dos organismos (FISCHER; BLASCHKE; BÄSSLER, 2011). Montanhas compreendem áreas de altitude que estão distribuídas em várias partes do globo, desde regiões tropicais a árticas, e formam uma vasta heterogeneidade de habitats, que abrigam grande parte da biodiversidade mundial (FOGGIN, 2016).

A vegetação montanhosa tem sido amplamente estudada e as dinâmicas acima do solo nas áreas elevadas estão esclarecidas, porém as atividades dos microrganismos presentes no solo, bem como associados às raízes das plantas precisam de mais estudos para compreensão de sua distribuição nas áreas de altitude (HAGEDORN; GAVAZOV; ALEXANDER, 2019). As plantas e microrganismos trocam sinais no solo para regular sua interação e proporcionar benefícios mútuos entre os hospedeiros e microbiota do solo (BONFANTE; GENRE, 2015). Fungos micorrízicos arbusculares (FMA) são organismos que formam simbiose com a maioria das plantas e estão presentes nas raízes e no solo (SMITH; READ, 2008). Os FMA disponibilizam água e nutrientes para as plantas e em troca recebem lipídeos e carboidratos (KEYMER et al., 2017).

Mudanças topográficas no relevo tais como processos erosivos formam diferentes texturas e disponibilidade de nutrientes no solo, proporcionando heterogeneidade ambiental que pode influenciar a comunidade de FMA em diferentes maneiras (JOHNSON; MILLER; WILSON, 2017). Mudanças nas condições ambientais e do solo também interferem na

comunidade de plantas, influenciando as espécies de FMA de forma indireta (HART; READER; KLIRONOMOS, 2001). Além disso, fatores históricos que formaram os biomas terrestres e perturbações antrópicas podem modificar a diversidade local e regional desses microrganismos (PÄRTEL et al., 2017).

A maior parte dos estudos de FMA em montanhas e gradientes de altitude foi desenvolvida em áreas fora dos trópicos (KIVLIN et al., 2017; WAHL; SPIEGELBERGER, 2016), e as áreas de altitude tropicais apresentam poucos trabalhos, a maioria deles realizados na América do Sul (SILVA et al., 2014; COUTINHO et al., 2015; BONFIM et al., 2016; LOOBY; MALTZ; TRESEDER, 2016; VIEIRA et al., 2019), sendo necessário ampliar o conhecimento da distribuição dos FMA em ambientes montanhosos tropicais no Brasil. De forma geral, a riqueza diminui com o acréscimo de altitude (GAI et al., 2012; LI et al., 2014; LUGO et al., 2008; SHI et al., 2014). Adicionalmente, determinados grupos taxonômicos podem predominar em algum estrato altitudinal (GAI et al., 2012; LI et al., 2015) o que pode ser associado aos diferentes tipos de estratégias de vida dos FMA (CHANGON et al., 2013).

Como as montanhas tropicais abrigam elevada biodiversidade, espera-se que seja recuperada maior riqueza de FMA em relação aos ambientes montanhosos temperados. Além disso, o Brasil possui alta diversidade de FMA e pode ser potencialmente explorado para obtenção de novos táxons (PÄRTEL et al., 2017), uma vez que a região tropical constitui um hot-spot de diversidade de Gigasporales e novas descrições têm sido realizadas (MARINHO et al., 2014). Diante do exposto, levantamos a hipótese de que a composição da comunidade de FMA ao longo do gradiente de altitude nas montanhas tropicais estudadas será diferente em cada altitude devido à heterogeneidade de habitats nessas áreas.

1.1 OBJETIVOS

1.1.1 Objetivo geral

Determinar a distribuição, diversidade e similaridade de FMA em gradientes de altitude no Brasil.

1.1.2 Objetivos específicos

- Quantificar e identificar os FMA encontrados;
- Determinar a diversidade, a frequência e a abundância de espécies de FMA;

- Determinar quais fatores bióticos e abióticos influenciam a distribuição das espécies de FMA.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 GRADIENTES DE ALTITUDE EM MONTANHAS

Montanhas estão distribuídas em várias partes do globo terrestre, com ampla variação de altitudes e condições ecológicas (BYERS; PRICE; PRICE, 2013), sendo consideradas refúgio para cerca de 25% da biodiversidade terrestre (FAO, 2011). Em virtude da grande diversidade de biomas, condições climáticas, relevo, níveis de inclinação e ampla variação de altitude nas quais as áreas montanhosas estão inseridas, a definição geral de montanha torna-se complexa. De acordo com a classificação mais utilizada mundialmente, considera-se áreas acima de 2.500 m de altitude como montanhosas, e áreas entre 300 m e 2.499 m podem ser incluídas de acordo com o grau de inclinação da encosta, desta forma 24% da superfície terrestre é coberta por montanhas (KAPOS et al., 2000).

As montanhas são ecologicamente similares a ilhas, atuando como uma barreira para dispersão de espécies devido às condições ecológicas diferentes entre áreas elevadas e terras circundantes mais baixas, dessa forma, esses ambientes são úteis para avaliar adaptação e preferências dos organismos em habitats de altitude (HARLEY, 1995; SPEHN, 2011). Por outro lado, cordilheiras são consideradas corredores, pois permitem a movimentação de espécies de habitats similares através de condições ambientais diferentes, conservando a diversidade biológica (HADLEY; PRICE; GRABHERR, 2013).

Um dos maiores benefícios das montanhas é o fornecimento de água originada pela precipitação nas maiores altitudes, essa água forma os rios que se estendem até áreas adjacentes mais baixas, sendo utilizados pela população para uso próprio e agrícola (AZEVEDO et al., 2016). A vegetação nas montanhas mitiga a probabilidade de desastres naturais, aumenta a capacidade de retenção de água, reduzindo a erosão do solo, sendo este um reservatório de água e carbono (KÖRNER; OHSAWA, 2005). Essas áreas também são fontes de minerais, madeira, plantas medicinais e ornamentais, energia eólica e solar, além de fornecer entretenimento com paisagens turísticas (FAO, 2011).

Apesar dos esforços de conservação das montanhas propostos desde 1992 na Agenda 21, estas são ameaçadas pelas mudanças climáticas decorrentes de diversas ações antrópicas, tais como desmatamentos, mineração e agricultura. As modificações antrópicas nas montanhas afetam a biodiversidade e os serviços ecossistêmicos prestados por essas áreas, modificando a produtividade e interações bióticas (BECKER et al., 2007). Diante da crescente

degradação, é necessário preservar as montanhas para evitar a escassez de recursos ambientais, principalmente hídrico, e perda de biodiversidade (FAO, 2011). Além disso, são necessários esforços para compreender a distribuição e preferências ecológicas da biodiversidade nesses locais tão peculiares.

Nas áreas montanhosas as modificações provenientes do relevo e clima com o aumento de altitude caracterizam propriedades bióticas e abióticas pontuais. De modo geral, com o acréscimo de altitude ocorre redução de gases atmosféricos, de temperatura, diminuição de quantidade de terra e aumento da radiação solar. Por outro lado, fatores regionais influenciam habitats montanhosos de modo mais específico (por exemplo, variações na precipitação, sazonalidade e inclinação), que abrigam comunidades de organismos adaptadas a essas condições (KÖRNER, 2004; KÖRNER, 2007).

A vegetação nas montanhas temperadas está distribuída de acordo com limites altitudinais, formando gradientes. Essas delimitações podem ser facilmente observadas em climas temperados, nos quais ocorre uma zona com crescimento de árvores até determinada altitude (montana), seguida por vegetação de menor estatura (alpina), e a partir do último limite que ocorre nas maiores altitudes são encontrados gelo e neve permanentemente (KÖRNER, 2004). Em geral, com o aumento de altitude, a vegetação passa por mudanças fisiológicas e fisionômicas, predominando plantas com estatura e taxas de crescimento inferiores (HADLEY; PRICE; GRABHERR, 2013).

Ambientes tropicais montanhosos são formados por habitats e substratos heterogêneos, com alta diversidade e espécies endêmicas (RIBEIRO; MEDINA; SCARANO, 2007). A ampla variedade de ecossistemas pode formar mosaicos de vegetação adaptados a modificações peculiares de determinado local. No Brasil é possível encontrar nas áreas montanhosas ecossistemas de florestas úmidas, campos gramíneos, bem como diferentes ecótonos formados pela mudança gradual da vegetação (RIBEIRO; FONSECA; CARVALHO, 2017). Nas áreas elevadas próximas ao cume da montanha, as temperaturas frias em pleno clima tropical forma um habitat exclusivo com diferentes condições da base montanhosa (MARTINELLI, 2007).

Estudos em gradientes são úteis para entender quais condições conduzem a distribuição da riqueza (número de espécies) e diversidade dos organismos. Análises em gradientes latitudinais terrestres mostram que a distribuição das espécies ocorre devido a fatores ambientais gerais ou processos locais que moldam a comunidade, tais como

especiação e extinção (GASTON, 2000). A diversidade de plantas é maior na zona tropical do que na temperada, que representam menores e maiores latitudes, respectivamente (BARTHLOTT; LAUER; PLACKE, 1996; GASTON, 2000), evidenciando que o clima está relacionado com a distribuição das espécies (FIELD et al., 2009). Os gradientes de altitude se assemelham a gradientes latitudinais, entretanto em montanhas as mudanças ocorrem de forma gradativa em distâncias curtas, enquanto no globo terrestre a mesma mudança gradativa latitudinal é acompanhada por longas distâncias (KÖRNER, 2004). Essa facilidade de estudar gradiente de mudanças em uma única montanha facilita o estudo de assembleias em habitats diferentes num espaço reduzido em oposição a proporções continentais.

A riqueza de cada grupo de organismo pode variar entre as altitudes analisadas num mesmo local, como observado para diferentes fisionomias e grupos taxonômicos de plantas (BHATTARAI; VETAAS, 2003; GRYTNES; HEEGAARD; IHLEN, 2006; KRÖMER et al., 2013). Dessa forma, não há um consenso sobre qual nível altitudinal pode atingir maior riqueza e diversidade, uma vez que tais atributos podem atingir um valor máximo em altitudes intermediárias (RAHBK, 1995; FISCHER et al., 2011) ou diminuir com o acréscimo de altitude, como ocorre de modo geral em plantas (FOSAA, 2004). As espécies na maior e menor altitude podem se deslocar para altitudes intermediárias como uma forma de buscar refúgio nesses locais de clima ameno, quando as condições das altitudes extremas não são favoráveis, ocasionando maior riqueza nesse intervalo altitudinal (GRYTNES; VETAAS, 2002). Além disto, a redução de espécies está associada com a menor quantidade de área nos topos das montanhas em relação às áreas mais baixas que fornecem maior disponibilidade de substrato (LOMOLINO, 2001). Assim, o estudo desses ambientes provê informações importantes sobre a ecologia dos organismos e preferência por habitats.

2.2 FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES

No período similar de origem das primeiras plantas terrestres, ocorreram também associações entre plantas e microrganismos (MARTIN; UROZ; BARKER, 2017). Os fungos micorrízicos arbusculares foram os primeiros simbiontes micorrizícos a surgirem e tiveram apenas um único ponto de origem na história evolutiva, os demais foram originados em seguida ao longo dos períodos geológicos (BRUNDRETT; TEDERSOO, 2018). Além da micorriza arbuscular existem ectomicorrizas, micorriza ericóide, arbutóide, monotropóide e

orquidóide, que diferem quanto às estruturas morfológicas que formam nas plantas e grupos vegetais e de fungos envolvidos na associação.

Os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) formam simbiose obrigatória com a maioria das plantas, e precisam delas para obtenção de carboidratos e lipídeos que são utilizados como fonte de carbono pelo fungo, em troca, fornecem água e nutrientes para o hospedeiro, desenvolvendo uma relação mutualista (SMITH; READ, 2008; JIANG et al., 2017). Esses fungos aumentam a absorção de nutrientes para as plantas através da expansão das hifas no solo, explorando áreas onde raízes não alcançam (ENTRY et al., 2002). O desenvolvimento da colonização ocorre a partir da troca de sinais moleculares do fungo com a planta (BONFANTE; GENRE, 2015). Em seguida, o micélio penetra até o córtex da raiz, onde forma hifas intra e intercelulares, vesículas e arbúsculos. Estes últimos estão inseridos no interior das células, e são estruturas altamente ramificadas que representam o sítio de troca de compostos entre os simbioses. A colonização radicular ocorre de forma apoplástica, dessa forma, sempre há uma membrana do hospedeiro que recobre o tecido fúngico, mesmo durante a ramificação para formação dos arbúsculos (MARTIN; UROZ; BARKER, 2017).

Como não ocorrem mudanças significativas na raiz, não é possível visualizar se os FMA estão no interior das raízes macroscopicamente. Assim, para observar a presença de colonização micorrízica, é necessário submeter as raízes a um processo de coloração e em seguida fazer a análise microscópica. Outra forma de saber se há FMA associados com plantas é por meio de análises moleculares, com obtenção de sequências dos fungos intraradiculares é possível saber quais táxons de Glomeromycota encontra-se em associação com determinado grupo/espécie vegetal (SMITH; READ, 2008).

Solo e raízes consistem em nichos diferentes que podem agir como filtros ambientais para selecionar as espécies (VÁLYI et al., 2016) e tipos de propágulos de FMA (VARELA-CERVERO et al., 2015). Espécies glomoides colonizam as raízes mais rapidamente do que os outros grupos e tem maior quantidade de biomassa nas raízes do que no solo, enquanto espécies gigasporoides produzem maior quantidade de micélio extrarradicular no solo (KLIRONOMOS, 2000; HART; READER, 2002; ALLEN et al., 2003; VARELA-CERVERO et al., 2015). Baseado nos traços funcionais e fisiológicos dos grupos de fungos, CHAGNON et al. (2013) classificaram as estratégias de vida dos FMA em três tipos: competidores, tolerantes a estresses e ruderais. Separar as espécies de FMA em grupos

funcionais pode auxiliar na compreensão dos processos ecológicos dos fungos em gradientes ambientais e sucessionais (CHAGNON et al., 2013).

Embora os FMA dependam da associação com hospedeiros vegetais para sua sobrevivência, e apesar de existir mais espécies de plantas do que de FMA, aparentemente não há especificidade entre os simbioses (VÁLYI et al., 2016). Comumente observa-se que a mudança da diversidade de FMA acompanha variações na diversidade de plantas. Diante disso, Hart, Reader e Klironomos (2001) sugeriram duas hipóteses acerca das modificações que ocorrem na simbiose micorrízica arbuscular e seus hospedeiros: na primeira, a mudança da comunidade de FMA é capaz de modificar as espécies vegetais associadas (hipótese *driver*), enquanto na segunda, as plantas podem ter a capacidade de atuar na comunidade de fungos, modificando sua estrutura (hipótese *passenger*). Adicionalmente a essas hipóteses, Zobel e Öpik (2014) propuseram a hipótese *habitat*, na qual fatores abióticos ambientais são responsáveis pela mudança na comunidade de plantas e fungos simultaneamente.

A composição da comunidade de FMA é formada por diferentes processos que atuam como filtros selecionando as espécies, esses fatores mudam em função da amplitude espacial analisada. A planta hospedeira é o filtro mais significativo para os FMA em escala local, entretanto, à medida que a escala espacial foi ampliada para nível global, a dispersão e os fatores ambientais tiveram mais importância do que a planta hospedeira na determinação da comunidade (VÁLYI et al., 2016).

2.3 FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES EM AMBIENTES DE ALTITUDE

Nos últimos anos houve um empenho crescente para ampliar o conhecimento sobre as micorrizas em áreas elevadas, sendo a micorriza arbuscular o tipo de micorriza com maior número de estudos nesse tipo de ambiente (KIVLIN et al., 2017). Wahl e Spiegelberger (2016) realizaram uma compilação dos trabalhos com FMA em gramíneas montanhosas, a maioria destes analisam gradientes de altitudes localizados principalmente nas áreas montanhosas da América do Norte, Europa e Ásia.

Com o aumento de altitude, a riqueza de FMA pode diminuir (LUGO et al., 2008; GAI et al., 2012; LI et al., 2014; SHI et al., 2014; LIU et al., 2015), aumentar (BONFIM et al., 2016), ter acréscimo nas altitudes intermediárias e em seguida diminuir (COUTINHO et al., 2015), e até mesmo não diferir ao longo do gradiente altitudinal (VÄRE; VESTBERG; OHTONEN, 1997; LI et al., 2014; LIU et al., 2015). No gradiente de 1.990 a 4.648 m de

altitude no Monte Tibete, China, a composição de espécies de FMA diferiu, com menor riqueza nas maiores elevações, porém a diversidade não diferiu (GAI et al., 2012). Em análise de gradiente de 800 a 1.400 m de altitude no Brasil em habitats de campos rupestres, ocorreram maior riqueza e número de esporos em altitudes intermediárias, além de forte correlação das espécies com fatores do solo (COUTINHO et al., 2015). Bonfim et al. (2016) observaram que houve diferença entre a comunidade de FMA nas quatro estações analisadas em Floresta no Brasil, apesar de não ocorrer diferença em riqueza e diversidade entre as estações.

Além das diferenças na riqueza geral, mudanças na distribuição de grupos taxonômicos de FMA podem ocorrer nas áreas montanhosas pelo aumento gradual da altitude. Representantes de Glomerales, Diversisporales e Gigasporales foram encontrados na ecorregião de Puna na Argentina, entretanto, espécies de Glomerales foram mais abundantes e apenas membros dessa ordem ocorreram nas maiores altitudes (3.700 e 3.870 m) no gradiente analisado (LUGO et al., 2008). Similarmente, a família Glomeraceae predominou em Segrila, Monte Tibete na China (GAI et al., 2012). Em oposição a esses resultados, a abundância de Glomeraceae diminuiu com o acréscimo de altitude, enquanto a abundância de Acaulosporaceae aumentou no gradiente de 4.149 a 5.033 m no monte Mila, Monte Tibete na China (LIU et al., 2015). A família Acaulosporaceae foi dominante em número de espécies e abundância de esporos em ecossistemas de 830 a 2.005 m de altitude nos Andes da Patagônia, Argentina (VELÁZQUEZ et al., 2016).

O percentual de colonização por FMA geralmente é maior nas altitudes intermediárias tais como na zona alpina, diminuindo nas altitudes mais elevadas como na zona de neve em regiões frias (HASELWANDTER; READ, 1980; READ; HASELWANDTER, 1981). Foi sugerido que em áreas montanhosas altas, tais como topos cobertos de neve, a menor taxa de colonização pode ser causada por diminuição dos recursos nutricionais, crescimento radicular reduzido, menor quantidade de raízes em contato com o fungo (READ; HASELWANDTER, 1981), além da maior quantidade de plantas não micorrízicas presentes nessas áreas elevadas em relação aos terrenos mais baixos (VÄRE; VESTBERG; OHTONEN, 1997). Em contraste com esses resultados, no estudo de modelagem com plantas na Europa foi possível visualizar um acréscimo contínuo de espécie hospedeira micorrízica obrigatória e redução de plantas micorrízicas facultativas com o aumento de altitude (BUENO et al., 2017). Adicionalmente,

foi observado que plantas não micorrízicas predominaram em altas latitudes incluindo as áreas altas desses locais (BUENO et al., 2017).

Com o acréscimo de altitude de 600 a 900 m, a taxa de colonização por FMA diminuiu na vegetação alpina da Finlândia (VÄRE et al., 1997), enquanto nos Alpes da Noruega a colonização radicular de plantas herbáceas subárticas não diferiu entre o gradiente de 0 a 1.400 m (RUOTSALAINEN et al., 2004). Fisher e Fulé (2004) analisaram o potencial de inóculo de FMA utilizando solos sob áreas florestais no Arizona (EUA), mas o percentual de colonização não diferiu ao longo do gradiente de 2.595 a 3.308 m. Schmidt et al. (2008) verificaram que ao longo do gradiente de 4.720 a 5.391 m nos Andes Peruanos as raízes foram fracamente colonizadas e a colonização micorrízica não diferiu, enquanto no gradiente de 3.400 a 4.298 m em Rocky Mountains do Colorado (EUA) a colonização diminuiu na maior altitude. Avaliando colonização em plantas com substrato calcário e não calcário, Zubek et al. (2009) encontraram diferenças entre os dois substratos: no primeiro apenas a colonização arbuscular diferiu entre o gradiente, sendo maior nas altitudes inferiores (1.000 e 1.510 m) e menor na maior altitude (2.050 m), enquanto no segundo tipo de substrato, a colonização arbuscular e o comprimento de raiz colonizada foram maior na maior altitude (2.050 m) do que a menor altitude (1.040 m). Como foi amostrada apenas uma espécie diferente em cada substrato, os autores sugerem que a espécie hospedeira, o tipo de solo, tipo de vegetação e altitude podem estar relacionados com as mudanças obtidas na colonização.

Ao longo do gradiente de 1.990 a 4.648 m no Monte Tibete, houve diminuição do percentual de colonização, número de esporos e riqueza de FMA (GAI et al., 2012). Lugo et al. (2012) verificaram menor colonização com o aumento de altitude de 3.220 a 4.314 m em plantas do tipo C3 e C4 na ecorregião de Puna na Argentina. No Monte Taibai, China, a colonização aumentou até certa altitude, em seguida diminuiu e aumentou novamente (SHI et al., 2014). Os autores associaram essas modificações com a correlação encontrada com fósforo e com o tipo de vegetação, pois as plantas de altitudes mais baixas eram micorrízicas e as da elevação intermediária, na qual houve redução da colonização, eram não micorrízicas. Li et al. (2014) encontraram pouca variação na colonização em duas espécies de plantas no Tibete. Através de análises moleculares de solo de 400 a 2.160 m de altitude nos Andes, Argentina, a diversidade de FMA foi maior nas menores altitudes, enquanto houve maior número de sequências relacionadas a fungos ectomicorrízicos em maiores elevações (GEML et al., 2014). Não há consenso sobre o padrão de ocorrência dos FMA em ambientes de

altitude, e há poucos estudos em áreas tropicais. Sendo assim, torna-se importante conhecer o padrão de distribuição desse grupo de organismos nesses ambientes para que possa gerar subsídios para conservação desses habitats.

2.4 IDENTIFICAÇÃO MOLECULAR E MORFOLÓGICA

Os FMA estão classificados no Reino Fungi, Subreino Mucoromycota, Filo Glomeromycota (TEDERSOO et al., 2018) contendo 41 gêneros e 305 espécies. As espécies de FMA são identificadas morfolologicamente pelas características dos esporos, tais como: tamanho, número de paredes, ornamentação, cor do esporo e da placa germinativa, reação ao melzer e tipo de formação do esporo (OEHL et al., 2011a, 2011b). A identificação morfológica dos esporos coletados no solo é a técnica geralmente utilizada para avaliar a comunidade de FMA nos ecossistemas (STÜRMER; SIQUEIRA, 2008). Porém, essa abordagem apresenta alguns desafios, pois muitos dos esporos coletados podem estar degradados, parasitados ou com caracteres estruturais ausentes (REDECKER; HIJRI; WIEMKEN, 2003), o que dificulta ou até mesmo impede a identificação das espécies. Além disso, algumas espécies de FMA podem não estar esporulando no momento da amostragem em campo e consequentemente não serão identificadas (REDECKER; HIJRI; WIEMKEN, 2003).

A composição da comunidade difere entre esporos, micélio extraradicular e raízes colonizadas, uma vez que as espécies têm diferentes estratégias de propagação (VARELA-CERVERO et al., 2015). Diante disso, a análise da comunidade de FMA através de esporos representa apenas uma parte da biomassa fúngica, pois não abrange os demais propágulos presentes no solo e nas raízes (ÖPIK et al., 2014).

As análises moleculares representam uma alternativa para a identificação dos FMA, permitindo recuperar as espécies através de análises de solo ou raiz, sem a necessidade de utilizar esporos para identificação dos fungos (REDECKER; HIJRI; WIEMKEN, 2003). Entretanto, a maior dificuldade nessas análises é a variabilidade genética que ocorre nas espécies de FMA. Os núcleos desses fungos estão distribuídos ao longo do micélio cenocítico e podem se mover pelo citoplasma, entretanto o modo de propagação não está esclarecido (CORRADI; BRACHMANN, 2017) diante das hipóteses do micélio heterocariótico ou homocariótico (BRUNS et al., 2017). Até o momento só foi reconhecida a reprodução assexuada nesses fungos, entretanto, debates recentes têm sugerido que esses organismos

provavelmente realizam reprodução sexuada de uma maneira similar a Mucoromycotina e Mortierellomycotina, seus grupos irmãos (BRUNS et al., 2017). Diante disso, há especulações sobre como esses fungos mantem a sua variação genética mesmo sem apresentar reprodução sexuada por milhares de anos.

O conceito de espécie de FMA não está bem definido por causa das divergências genéticas desses organismos (BONFANTE; GENRE, 2010). Foi sugerido recentemente que novas espécies possam ser descritas a partir de sequências, não apenas com material físico (LÜCKING; HAWKSWORTH, 2018). Entretanto essa sugestão não é válida, pois a sequência é considerada apenas um dos caracteres necessários para diferenciar uma espécie das demais. Para a descrição de um organismo é ideal obter o máximo de informações (ZAMORA et al., 2018). Adicionalmente, isso não é viável por causa das falhas durante os processos de extração, amplificação e sequenciamento.

Através da abordagem molecular é possível analisar os FMA diretamente do solo ou das raízes, o que auxilia na compreensão da filogenia do grupo e na história evolutiva (REDECKER; HIJRI; WIEMKEN, 2003). Porém, a técnica molecular tem certas limitações que podem resultar em variações na riqueza, tais como região amplificada a ser considerada e os níveis de similaridade entre as sequências (KIVLIN et al., 2011). Além disso, *primers* muito específicos podem negligenciar alguns grupos de FMA e dessa forma, nem todos os representantes de Glomeromycota presentes seriam obtidos. Por outro lado, *primers* de espectro mais amplo possivelmente são capazes de detectar todos os grupos de FMA, entretanto fungos de outros filos também serão recuperados, o que prejudica as análises (REDECKER; HIJRI; WIEMKEN, 2003). Atualmente não é possível associar todas as espécies morfológicas a uma sequência, devido a ausência de sequências de muitas das espécies descritas nas bases de dados (ÖPIK et al., 2014) ou pelas sequências de espécies identificadas erroneamente, além da presença de espécies crípticas para uma mesma sequência (ÖPIK et al., 2010).

Táxons dominantes são encontrados através da identificação molecular e morfológica (BAINARD et al., 2015; WETZEL et al., 2014). Entretanto, a identificação morfológica recupera maior número de táxons, o que permite visualizar melhor a comunidade de FMA (WETZEL et al., 2014). Dessa forma, utilizar as duas abordagens aumenta as chances de identificar a maior parte da comunidade de FMA (VIEIRA et al., 2018).

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 ÁREAS DE ESTUDO

Para análise do gradiente altitudinal neste estudo foram selecionadas três áreas montanhosas no Brasil, duas situadas na região Nordeste e uma na região Sudeste. A Serra das Almas localiza-se no estado da Bahia, a Serra do Ponto no estado de Pernambuco e a Serra do Caparaó na divisa entre Minas Gerais e Espírito Santo (Figura 1).



Figura 1 - Locais de coleta do estudo: Serra do Ponto (PE), Serra das Almas (BA) e Serra do Caparaó (MG/ES).

3.1.1 Serra das Almas

A Serra das Almas está inserida no município de Rio de Contas, estado da Bahia, na região Nordeste do Brasil. A partir de aproximadamente 1200 m de altitude o tipo vegetacional que predomina são os campos rupestres, que podem estar entremeados por outros tipos de vegetação (HARLEY, 1995). Campos rupestres são ecossistemas com alta biodiversidade que possuem uma composição de espécies endêmicas, a grande riqueza é causada por modificações no clima, relevo e solo, que formam condições ambientais únicas que oferecem ambientes propícios para diversas espécies (FERNANDES, 2018). As montanhas originadas nessa área foram resultado de eventos geológicos do Proterozóico, que

estruturou uma vegetação heterogênea sobre o substrato quartzítico (SCHAEFER et al., 2018). O clima da área de estudo é tropical de altitude, com chuvas no verão e inverno seco, considerado Cwb, segundo a classificação de Köppen. A temperatura média anual é 22°C e a precipitação média anual de 821 mm.

Para o estudo na Serra das Almas, foram selecionadas três altitudes: 1.560 m (13°31'27.66"S; 41°57'19.64"O), na qual ocorre um fragmento de floresta; 1.660 m (13°31'24.84"S; 41°57'36.33"O), onde há gramíneas e campo rupestre; e 1.760 m (13°31'12.17"S; 41°57'52.61"O), com vegetação predominantemente herbácea sob afloramentos rochosos (Figura 2).



Figura 2 - Locais de coleta na Serra das Almas. (a) 1560 m, (b) 1660 m, (c) 1760 m.

3.1.2 Serra do Ponto

A Serra do Ponto localiza-se no município de Brejo da Madre de Deus, estado de Pernambuco, sendo o pico da Boa Vista o ponto culminante do estado com 1.195 m de altitude (IBGE, 2014). O clima da cidade é tropical com chuvas de outono-inverno, do tipo As' de acordo com a classificação de Köppen, sendo a temperatura média anual de 22 °C e

precipitação média anual de 952 mm. O solo da área foi formado no período Proterozóico, sendo composto por granito e diorito (SOUZA; OLIVEIRA, 2006).

Essa área está inserida na região semiárida no Nordeste do Brasil, onde predomina vegetação de florestas tropicais secas, denominada Caatinga (QUEIROZ et al., 2017). Esses ecossistemas são altamente diversificados, e compostos por diferentes fisionomias, formando um mosaico vegetacional de florestas secas, plantas arbustivas, florestas úmidas montanas e cerrado (TABARELLI; SILVA, 2003).

Foram escolhidas três altitudes (Figura 3) que apresentaram um gradiente de decréscimo no teor de argila, seguindo o decréscimo de altitude: 1170 m (“low clay content” - LCC), 1030 m (“medium clay content” - MCC) e 900 m (“high clay content” - HCC).

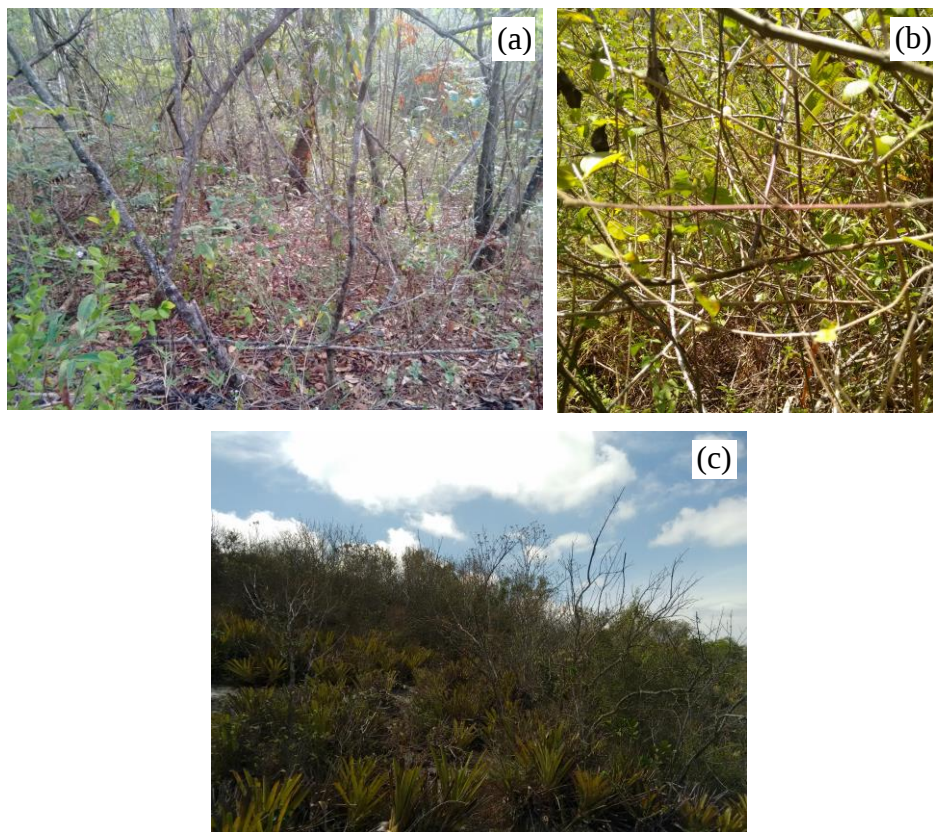


Figura 3 - Locais de coleta na Serra do Ponto. (a) LCC: 1170 m, (b) MCC: 1030 m, (c) HCC: 900 m.

Essas áreas apresentam diferenças na comunidade vegetal: em LCC ($8^{\circ}9'24.65''$ S; $36^{\circ}23'36.05''$ W) ocorre vegetação arbustiva de altitude em afloramentos rochosos, similar a cerradão, um tipo de ecossistema do cerrado. É comum que nos platôs das áreas montanhosas úmidas em meio a caatinga estejam presentes espécies de cerrado e campos rupestres,

formando ambientes peculiares com representantes endêmicos (SILVA et al., 2017). Por outro lado, HCC (8°10'43.53" S; 36°23'25.61" W) possui vegetação arbórea com fisionomia de transição entre o bioma semiárido (Caatinga) e a vegetação de floresta úmida montana. É possível ocorrer compartilhamento das mesmas espécies entre esses ambientes (ALCOFORADO-FILHO; SAMPAIO; RODAL, 2003), pois a área de transição sucede de uma forma gradual, de acordo com mudanças na altitude e topografia do terreno (RODAL; NASCIMENTO, 2002). MCC (8°9'47.31" S; 36°23'14.36" W), também foi considerada uma área de transição entre ambiente seco e úmido, porém esse ambiente estava mais degradado. Na época da coleta isso pôde ser observado por atividades agropecuárias e a dominância de gramíneas forrageiras em grandes clareiras.

3.1.3 Serra do Caparaó

A Serra do Caparaó está distribuída entre os estados de Espírito Santo e Minas Gerais, no Parque Nacional do Caparaó. Nessa serra está inserido o terceiro maior pico do Brasil, o pico Bandeira, o qual é o mais alto da região Sudeste com 2890 m de altitude (IBGE, 2016). A Serra do Caparaó tem um histórico de expansão e retração da floresta e das gramíneas pela influência de fogo (PEREIRA; SAFFORD; BEHLING, 2012). O gnaíse é a rocha predominante nessa área (SAFFORD, 1999a). A região possui clima tropical de altitude (Cwb), pelos padrões de Köppen, com temperatura média anual entre 19°C e 22°C. A pluviosidade é cerca de 1.000 mm anualmente, e a época mais chuvosa ocorre entre os meses de novembro e janeiro.

Na serra do Caparaó a vegetação predominante abaixo de 2000 m de altitude é floresta montana pertencente ao bioma Mata Atlântica (PEREIRA; SAFFORD; BEHLING, 2012). Nas maiores altitudes a vegetação florestal é substituída por campos de altitude, nos quais predomina a fisionomia herbácea com algumas plantas arbustivas (CORDEIRO; NERI, 2019). Os campos de altitude estão restritos às áreas mais elevadas no sudeste brasileiro (SAFFORD, 1999b) e possuem elevada riqueza e endemismo (SAFFORD, 1999a).

Foram selecionadas quatro altitudes ao longo do gradiente altitudinal: 1350 m (20°25'10.15"S; 41°50'38.28"O), 1970 m (20°24'37.48"S; 41°50'10.40"O), 2360 m (20°25'17.07"S; 41°48'42.45"O) e 2520 m (20°25'20.52"S; 41°48'13.32"O). As duas últimas altitudes (2360 e 2520 m) apresentam vegetação de campos de altitude. As duas primeiras

(1350 e 1970 m) são formadas por vegetação florestal, sendo que em 1350 m é observada uma mata com dossel elevado, enquanto em 1970 m, as plantas possuem menor porte (Figura 4).

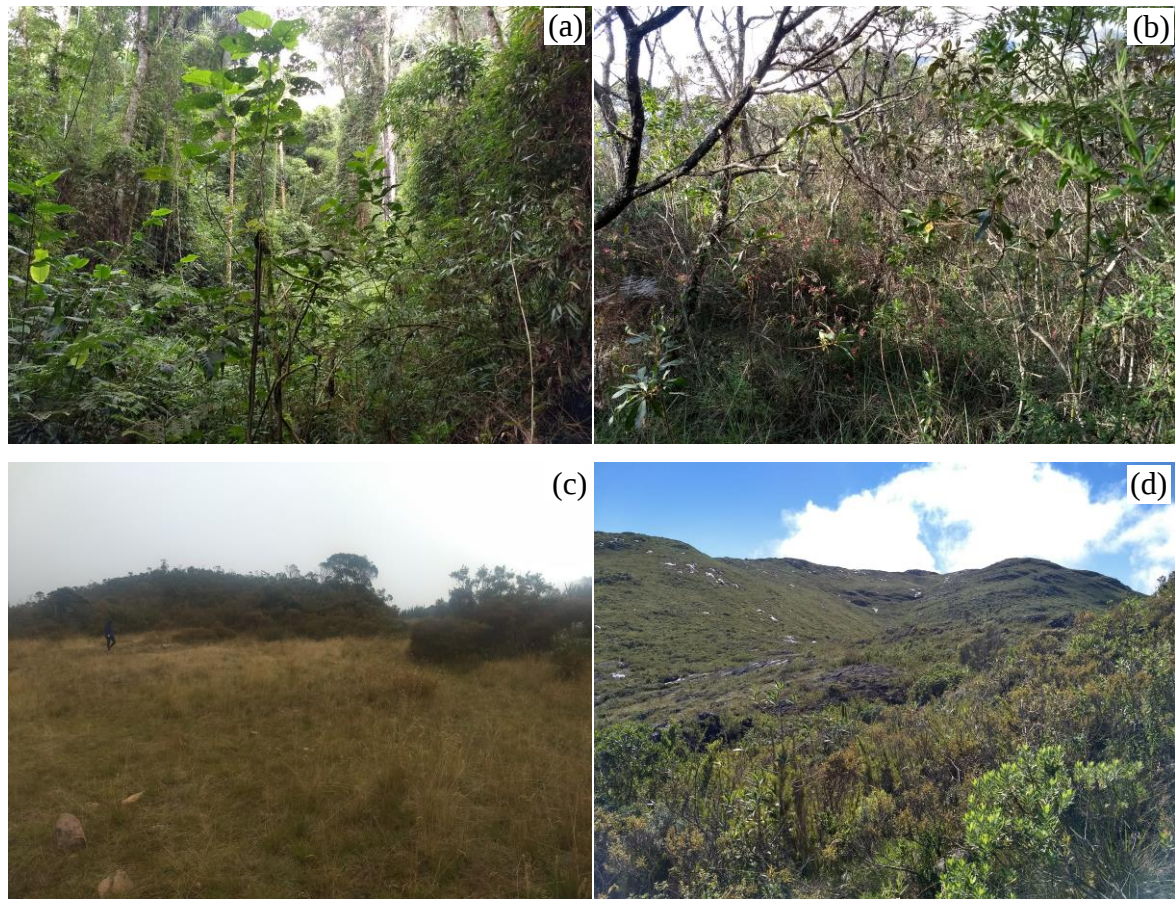


Figura 4 - Locais de coleta na Serra do Caparaó. (a) 1350 m, (b) 1970 m, (c) 2360 m, (d) 2520 m.

3.2 COLETA DE SOLO

A coleta na Serra das Almas foi realizada no mês de abril/2016, na Serra da Boa Vista em novembro/2016 e na Serra do Caparaó em novembro/2018. Nas duas primeiras serras foram selecionadas áreas com distância aproximada de 100 a 150 m de altitude, enquanto na Serra do Caparaó o nosso método de amostragem permitiu a seleção de áreas com variação entre 150 a 600 m de altitude entre as elevações.

Cada altitude possui três parcelas, em cada parcela foi delimitada uma área de 30 x 30 m, na qual foram coletadas cinco amostras de solo e raízes até 20 cm de profundidade, totalizando 15 amostras em cada altitude. Parcelas na mesma altitude estão distantes entre si de 50 a 300 m, devido às condições geográficas íngremes das serras. O solo coletado foi armazenado em sacos plásticos e conduzido ao laboratório de micorrizas (UFPE) para estudo

dos FMA. As amostras foram mantidas em temperatura ambiente (25 a 30 °C) para diminuir a umidade e evitar a germinação dos esporos.

A permissão para as coletas de solo foram disponibilizadas pelo Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade (SISBIO). Autorização para a Serra das Almas e Serra da Boa vista foi registrada com o número 52408-1 e código de autenticação 92517616 (data da emissão: 22/02/2016). Para a Serra do Caparaó, o registro consta com o número 58995-1 e código de autenticação 96249491 (data da emissão: 07/06/2017).

3.3 CULTURA ARMADILHA

As culturas armadilhas foram utilizadas para obter esporos viáveis com o objetivo de auxiliar a identificação morfológica de espécies do campo e representar melhor a assembleia de FMA. Para isso, foram montados vasos para multiplicação dos esporos em potes de 15 cm de diâmetro contendo o substrato formado por uma mistura de 500 g de areia lavada esterilizada e 500 g de solo da área (1:1 v:v) para cada amostra coletada. Nos potes foram semeados sorgo e milho como plantas hospedeiras. As plantas foram regadas periodicamente e foram mantidas em casa de vegetação durante oito meses. No fim desse período, as plantas foram submetidas a estresse hídrico durante quinze dias para favorecer a esporulação. Em seguida, foram retirados 50 g de solo de cada vaso de cultura armadilha para a extração dos esporos.

3.4 EXTRAÇÃO DOS ESPOROS E IDENTIFICAÇÃO MORFOLÓGICA DAS ESPÉCIES

Esporos do campo e das culturas armadilhas foram extraídos do solo (50 g) através de peneiramento úmido (GERDEMANN; NICOLSON, 1963) e centrifugação em água e sacarose (50%) (JENKINS, 1964). Em seguida, os esporos foram contabilizados em placa canelada sob estereomicroscópio (40x), separados em morfotipos e montados em lâmina com PVLG (álcool-polivinílico em lactoglicerol) e PVLG + reagente de Melzer (1:1). A identificação das espécies de FMA foi realizada com auxílio de manuais de identificação (SCHENCK; PÉREZ, 1990; BŁASZKOWSKI, 2012) e artigos com a descrição das espécies. Os esporos de cada espécie foram contados e os esporocarpos foram considerados uma unidade.

3.5 ANÁLISE DO SOLO

As análises química e física do solo da Serra das Almas e Serra do Caparaó foram realizadas na Estação Experimental de Cana-de-açúcar do Carpina (EECAC) da Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE) e as análises da Serra do Ponto foram realizadas no Centro de Ciências Agrárias na Universidade Federal do Piauí.

O pH foi determinado em solução solo:água (1:2,5). A acidez potencial (H^+Al^{3+}) foi mensurada após extração com acetato de cálcio (SILVA, 2009). Conteúdos de P, Na^+ , K^+ , Cu, Zn e Mn foram extraídos com solução Mehlich I, sendo o P quantificado por espectrofotometria, Na e K^+ por fotometria de chama (SILVA, 2009), Cu, Zn, Mn e Fe foram determinados por espectrometria de absorção atômica. Al^{3+} foi extraído com cloreto de potássio (KCl 1N) e quantificado por titulometria. O Al^{3+} , Ca^{2+} e Mg^{2+} foram extraídos com cloreto de potássio (KCl 1N). O Al^{3+} foi quantificado por titulometria e o Ca^{2+} e Mg^{2+} quantificados por espectrometria de absorção atômica (SILVA, 2009). O carbono orgânico total (COT) foi mensurado por oxidação do carbono por via úmida (Walkley-Black) (TEDESCO et al., 1995). A matéria orgânica (MO) e C foram determinados por oxidação e titulação com dicromato de potássio com sulfato de amônio ferroso. As análises granulométricas foram realizadas pelo método da pipeta, e umidade foi determinada após a secagem do solo em estufa a 105 °C por 24 horas (EMBRAPA, 1997).

3.6 ANÁLISES ECOLÓGICAS E ESTATÍSTICAS

As análises foram realizadas para verificar a diferença das espécies de FMA entre as altitudes. Foram calculados para cada amostra: riqueza, abundância relativa das espécies de FMA e diversidade de Shannon. Foi calculada a abundância relativa de cada espécie através da soma dos esporos em cada altitude, dividido pelo número total de esporos e finalmente multiplicado por 100. O índice de diversidade de espécies de Shannon foi calculado de acordo com a equação $H' = -\sum (X_i/X_o) \times \log(X_i/X_o)$, onde X_i é o número de esporos de cada espécie; X_o é o número total de esporos de todas as espécies, para fins estatísticos foram utilizados os valores de $\exp(H')$.

Na Serra do Ponto foi determinada a frequência de ocorrência (FO) e o índice de Sørensen. A frequência de ocorrência (FO) das espécies foi estimada segundo a equação: $FO = J_i/k$ onde, FO = frequência de ocorrência da espécie, J_i = número de amostras onde a espécie ocorreu na área analisada, k = número total de amostras de solo. As espécies foram

classificadas como dominantes ($FO > 50\%$), muito comuns ($31\% \leq FO \leq 50\%$), comuns ($10\% \leq FO \leq 30\%$) ou raras ($FO < 10\%$) (ZHANG; GUO; LIU, 2004). Para avaliar a similaridade das espécies de FMA entre as áreas, foi utilizado o índice de Sørensen (BROWER; ZAR, 1984).

Para verificar as espécies compartilhadas e exclusivas entre as diferentes altitudes na Serra do Caparaó, foram gerados diagramas de Venn através de ferramenta interativa online (HEBERLE et al., 2015).

Foi realizada a análise de espécie indicadora (DUFRENE; LEGENDRE, 1997) para espécies, gênero, família, ordem e tipo de formação de esporos para cada altitude. O valor de indicação (IndVal) foi calculado e a significância dos valores foi obtida pelo teste de Monte Carlo, sendo cada uma das classificações analisadas, consideradas indicadoras quando apresentaram $p < 0,05$ e IndVal maior ou igual a 25%.

Para comparar a composição da comunidade entre as altitudes foi realizada a análise de Permutação multivariada (PERMANOVA). Para verificar o efeito de cada altitude na estrutura e composição da comunidade de FMA, foram utilizados dados de abundância relativa de cada espécie de FMA na análise de NMDS (*non-metric multidimensional scaling*) de ordenação multivariada, e o índice de Sørensen. As propriedades físicas e químicas do solo foram utilizadas para verificar a correlação desses fatores com os eixos da ordenação.

Para a Serra das Almas, as análises de espécie indicadora e NMDS foram realizadas através do programa PC-ORD versão 5.0. A análise de agrupamento e a curva de acumulação de espécies foram realizadas com auxílio do programa Primer 6.0 (CLARKE; GORLEY, 2006). Com os valores obtidos foi construído o gráfico das curvas de acumulação no programa Excel.

Para a Serra do Ponto e Serra do Caparaó, o NMDS, espécie indicadora e curva de acumulação de espécies foram realizadas com o programa R (R CORE TEAM, 2016). As propriedades físicas e químicas do solo foram utilizadas para verificar a correlação desses fatores com os eixos da ordenação através da análise Envfit, sendo os fatores mostrados juntos com o NMDS.

Para a Serra das Almas, os dados de número de esporos, riqueza e diversidade de Shannon foram submetidos à análise de variância e as médias comparadas pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$), utilizando o programa R. Os atributos do solo foram submetidos à análise de variância e as médias comparadas pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$) no programa Assistat.

Para as demais áreas, o índice de Shannon, riqueza, densidade de esporos geral e por gênero, família, ordem e tipo de formação de esporos, bem como os atributos do solo foram submetidos aos testes de normalidade e heterogeneidade. Índice de Shannon e riqueza atenderam a esses testes e então foram submetidos à análise de variância e as médias comparadas pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$). Como as demais análises não responderam a esses requisitos foi realizado o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis ($P \leq 0,05$). Todas as análises e figuras foram desenvolvidas utilizando o programa RStudio 3.5.1 (R CORE TEAM, 2016), utilizando as seguintes funções e pacotes: para as curvas de acumulação de espécies e estimador de riqueza foi utilizado a função '*specpool*' e '*specaccum*' do pacote *vegan* (OKSANEN et al., 2019) e '*iNEXT*' do pacote *iNEXT* (CHAO et al., 2014; HSIEH; MA; CHAO, 2019); a análise de espécie indicadora foi feita utilizando a função '*multipatt*' do pacote *indicspecies* (CÁCERES; LEGEDRE, 2009); o NMDS, o ENVFIT e a PERMANOVA foram feitos utilizando as funções '*metaMDS*', '*envfit*' e '*adonis*' do pacote *vegan* (OKSANEN et al., 2019).

4 RESULTADOS

4.1 ARTIGO 1 – FATORES EDÁFICOS INFLUENCIAM A DISTRIBUIÇÃO DE FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES AO LONGO DE UM GRADIENTE ALTITUDINAL DE UMA MONTANHA TROPICAL

4.1.1 Propriedades edáficas

Em geral, na Serra das Almas maiores teores de nutrientes (Zn, Mn, P, K, H), C, CTC e matéria orgânica ocorrem na altitude de 1560 m. O pH foi maior nas altitudes 1660 m e 1760 m (Tabela 1). Em 1660 m houve maior concentração de ferro, e saturação de alumínio (m), enquanto em 1760 m foram obtidos maiores teores de Ca, Mg e maior percentual de saturação de bases (V). Os solos diferem texturalmente, com maior percentual de silte em 1560 m, argila em 1560 m e 1660 m, e maior percentual de areia em 1760 m (Tabela 2).

4.1.2 Diversidade e riqueza de FMA

Na Serra das Almas foram observados 43.053 esporos de FMA nas amostras de campo, identificados em 69 espécies, pertencentes a 21 gêneros e 13 famílias. Três espécies foram adicionadas a partir das análises das culturas armadilhas, totalizando 72 espécies. A riqueza total observada foi maior no menor nível de altitude (1560m), diminuindo à medida que a altitude foi aumentando (Figura 5). Observando-se as curvas de acumulação de espécies é possível perceber que, nas três altitudes, as curvas não atingiram o potencial estimado. Na altitude 1560 m e 1660 m foram recuperados 75% e 77% dos táxons, contudo em 1760 m a curva de riqueza observada se aproximou mais da riqueza esperada, na qual foram obtidas 87% das espécies estimadas pelo índice de Jackknife 1 (Figura 5).

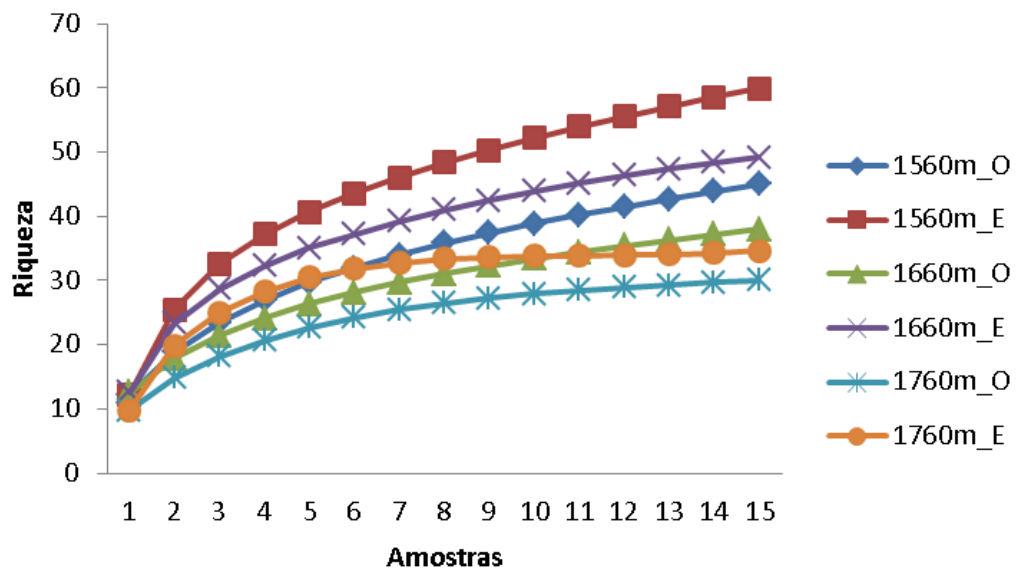


Figura 5 - Curva de acumulação de espécies de fungos micorrízicos arbusculares em três níveis de altitude (1560, 1660 e 1760 metros) na Serra das Almas, BA. O = riqueza de espécies observada; E = riqueza de espécies estimada pelo índice de Jackknife de primeira ordem (Jackknife1).

Tabela 1 - Atributos químicos do solo em três altitudes na Serra das Almas, Bahia. Médias seguidas da mesma letra nas colunas não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. CTC: capacidade de troca de cátions; SB: soma de bases; V: saturação de bases; m: saturação de alumínio.

Altitude	mg/dm ³					pH	cmol _c /dm ³								%			
	Fe	Cu	Zn	Mn	P		K	Na	Al	Ca	Mg	H	SB	CTC	V	C	m	MO
1560m	271,71b	0,49a	1,25a	2,1a	13,07a	4,55b	0,36a	0,08a	0,95a	0,07b	0,02b	20,21a	0,54a	21,12a	2,65b	9,13a	63,70b	15,74a
1660m	642,72a	0,39a	0,78b	1,37b	2,87b	4,9a	0,10b	0,07a	1,18a	0,07b	0b	6,87b	0,20b	7,35b	2,54b	3,27b	86,58a	5,64b
1760m	348,07b	0,3a	0,35c	0,39c	4,2b	4,75a	0,03c	0,03b	0,84a	0,24a	0,21a	4,37b	0,51a	4,88b	11,74a	1,71b	58,25b	2,94b

Tabela 2 - Atributos granulométricos do solo em três altitudes da Serra das Almas, Bahia. Médias seguidas da mesma letra nas colunas não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Altitude	(%)				
	Areia Total	Areia Grossa	Areia Fina	Silte	Argila
1560m	18,21c	11,72c	6,49c	71,39a	10,37a
1660m	49,89b	37,03b	12,85b	40,51b	9,57ab
1760m	71,41a	51,39a	20,02a	20,88c	7,69b

Todas as classes e ordens de FMA foram registradas na área de estudo (Tabela 3). Os gêneros com o maior número de espécies foram *Glomus* e *Acaulospora*, com 17 e 13 espécies, respectivamente. O gênero *Scutellospora* foi representado por seis espécies, *Cetraspora*, *Gigaspora*, *Racocetra*, *Rhizoglomus* com quatro, *Diversispora* com três espécies, *Ambispora*, *Dentiscutata*, *Paradentiscutata* e *Paraglomus* com duas e *Archaeospora*, *Bulbospora*, *Claroideoglomus*, *Corymbiglomus*, *Dominikia*, *Funneliformis*, *Intraornatospora*, *Orbispora* e *Pervetustus* com uma espécie cada.

Além da adição das espécies *Acaulospora excavata*, *Acaulospora* sp. 6 e *Racocetra castanea* a partir das culturas armadilhas, foi possível recuperar algumas espécies que não tinham sido encontradas nas análises de amostras de campo da mesma altitude, tais como *Bulbospora minima* e *Paraglomus occultum* em 1560 m e *Acaulospora* sp. 3 e sp. 4 em na maior altitude (1760 m). As espécies mais abundantes encontradas nas culturas armadilha foram *G. brohultii*, *G. glomerulatum*, *Pg. occultum* e *G. macrocarpum*.

Com o acréscimo da altitude ocorreu decréscimo na abundância relativa de algumas espécies: *Acaulospora mellea*, *Acaulospora morrowiae*, *Acaulospora* sp. 2, *Glomus brohultii*, *Glomus glomerulatum*, *Glomus macrocarpum*, *Glomus microcarpum* e *Glomus* sp. 4. Por outro lado, algumas espécies tiveram maior abundância relativa na altitude intermediária (1660 m): *Acaulospora longula*, *Bu. minima*, *Claroideoglomus etunicatum*, *Glomus* sp. 6 e *Scutellospora calospora*.

Quatorze espécies foram consideradas indicadoras de alguma altitude: *Acaulospora* sp. 4, *Glomus brohultii*, *Glomus* sp. 3, *Glomus* sp. 8, *Glomus* sp. 11 e *Scutellospora* sp. 3 na altitude 1560 m; enquanto que, *Acaulospora longula*, *Glomus* sp. 4, *Glomus* sp. 6, *Paradentiscutata bahiana*, *Rhizoglomus clarum*, *Scutellospora calospora* e *Scutellospora* sp. 1 foram indicadoras da altitude 1660 m e somente *Scutellospora* sp. 2 foi indicadora em 1760 m (Tabela 3). Os gêneros *Glomus* e *Racocetra* e a família Glomeraceae foram indicadores da altitude 1560 m, por outro lado, *Acaulospora*, *Cetraspora*, *Paradentiscutata* e a família Intraornatosporaceae foram indicadores em 1660 m. Esporos com tipo de formação glomoide e acaulosporoide foram indicadores das altitudes 1560 m e 1660 m, respectivamente.

O índice de diversidade de Shannon foi maior na altitude intermediária e na mais elevada. Por outro lado, a riqueza de FMA não diferiu entre os níveis de altitudes na Serra das Almas e nem mostraram qualquer tendência com o aumento de altitude (Tabela 4).

Tabela 3 - Abundância relativa de espécies de fungos micorrízicos arbusculares e espécies indicadoras em três níveis de altitude (1560, 1660 e 1760 metros), a partir de amostras de campo e cultura armadilha (CA), na Serra das Almas, BA.

Espécies	1560 m	1660 m	1760 m	Altitude	IV	p	CA 1560	CA 1660	CA 1760
<i>Acaulospora delicata</i>	0	0	0,067	1760	20,0	0,09	0	0	0
<i>Acaulospora excavata</i>	0	0	0	-	-	-	0,042	0	0
<i>Acaulospora foveata</i>	0,003	0	0	1560	6,7	1,00	0	0	0
<i>Acaulospora laevis</i>	0,031	0	0,093	1560	8,0	0,54	0,417	0	0
<i>Acaulospora longula</i>	0,044	0,555	0,250	1660	48,6	0,01	0	0	0
<i>Acaulospora mellea</i>	0,862	0,697	0,439	1660	39,5	0,25	1,959	1,584	0,250
<i>Acaulospora morrowiae</i>	0,101	0,075	0,052	1560	17,4	0,59	0	0	0
<i>Acaulospora</i> sp. 1	0	0,003	0,008	1760	12,2	0,32	0	0	0
<i>Acaulospora</i> sp. 2	1,628	0,067	0	1560	30,1	0,07	0	0	0
<i>Acaulospora</i> sp. 3	0,010	0	0	1560	6,7	1,00	0	0	1,959
<i>Acaulospora</i> sp. 4	0,083	0	0	1560	33,3	0,01	0,083	0	3,668
<i>Acaulospora</i> sp. 5	0,132	0	0,005	1560	24,5	0,08	2,084	0	0
<i>Acaulospora</i> sp. 6	0	0	0	-	-	-	0	0,917	4,752
<i>Ambispora appendicula</i>	0	0,077	0,003	1660	18,2	0,16	0	0,125	0,042
<i>Ambispora</i> sp.	0,008	0	0	1560	6,7	1,00	0	0	0
<i>Archaeospora trappei</i>	0	0,005	0	1660	6,7	1,00	0	0	0
<i>Bulbospora minima</i>	0	0,374	0,237	1760	39,9	0,08	0,042	0	0,083
<i>Cetraspora gilmorei</i>	0,046	0,005	0	1560	12,4	0,35	0	0	0
<i>Cetraspora pellucida</i>	0	0,008	0	1660	13,3	0,32	0	0	0
<i>Cetraspora</i> sp. 1	0	0,005	0	1660	13,3	0,31	0	0	0
<i>Cetraspora</i> sp. 2	0	0,013	0	1660	13,3	0,32	0	0	0
<i>Claroideoglosum etunicatum</i>	0,023	0,124	0,075	1760	43,8	0,16	0	0	0
<i>Corymbiglosum tortuosum</i>	0,003	0	0	1560	6,7	1,00	0	0	0
<i>Dentiscutata cerradensis</i>	0,003	0,005	0	1560	5,5	1,00	0,167	0	0
<i>Dentiscutata</i> sp.	0,003	0	0	1560	6,7	1,00	0	0	0

Cont. Tabela 3 - Abundância relativa de espécies de fungos micorrízicos arbusculares e espécies indicadoras em três níveis de altitude (1560, 1660 e 1760 metros), a partir de amostras de campo e cultura armadilha (CA), na Serra das Almas, BA.

Espécies	1560 m	1660 m	1760 m	Altitude	IV	p	CA 1560	CA 1660	CA 1760
<i>Diversispora eburnea</i>	0	0	0,003	1760	6,7	1,00	0	0	0
<i>Diversispora</i> sp.	0	0,003	0	1660	6,7	1,00	0	0	0
<i>Diversispora spurca</i>	0	0,010	0	1660	6,7	1,00	0	0	0
<i>Dominikia aureum</i>	0,114	0	0	1560	13,3	0,31	0	0	0
<i>Funneliformis mosseae</i>	0,005	0	0,013	1760	19,9	0,09	0	0	0
<i>Gigaspora albida</i>	0,003	0	0	1560	6,7	1,00	0	0	0
<i>Gigaspora decipiens</i>	0,003	0,003	0	1660	5,9	1,00	0,042	0	0
<i>Gigaspora gigantea</i>	0,028	0,005	0,065	1760	22,5	0,22	0	0	0
<i>Gigaspora margarita</i>	0,054	0,026	0,052	1760	16,9	0,52	0,792	0	0,083
<i>Glomus brohultii</i>	41,848	3,277	3,855	1560	56,6	0,00	38,141	0,584	7,586
<i>Glomus glomerulatum</i>	8,214	5,646	2,428	1660	39,4	0,20	1,834	0	4,919
<i>Glomus macrocarpum</i>	13,966	3,128	1,399	1560	39,9	0,34	6,169	2,168	4,002
<i>Glomus microcarpum</i>	0,498	0,384	0,013	1560	26,0	0,34	0,083	0	0,083
<i>Glomus</i> sp. 1	0,274	0,186	0,232	1660	14,9	0,94	0	0,042	0,042
<i>Glomus</i> sp. 10	0	0,008	0	1660	6,7	1,00	0	0	0
<i>Glomus</i> sp. 11	3,414	0	0	1560	33,3	0,00	1,542	0	0
<i>Glomus</i> sp. 12	0,003	0	0	1560	6,7	1,00	0	0	0
<i>Glomus</i> sp. 13	0,003	0	0	1560	6,7	1,00	0	0	0
<i>Glomus</i> sp. 2	0	0	0,003	1760	6,7	1,00	0	0	0
<i>Glomus</i> sp. 3	0,581	0	0,005	1560	64,2	0,00	0,042	0	0
<i>Glomus</i> sp. 4	0,862	0,612	0,075	1660	52,3	0,00	2,459	0,083	0,042
<i>Glomus</i> sp. 5	0	0	0,199	1760	20,0	0,09	0	0	1,251
<i>Glomus</i> sp. 6	0,008	1,130	0,111	1660	33,8	0,05	0	0	0
<i>Glomus</i> sp. 7	0	0,021	0	1660	20,0	0,10	0	0	0

Cont. Tabela 3 - Abundância relativa de espécies de fungos micorrízicos arbusculares e espécies indicadoras em três níveis de altitude (1560, 1660 e 1760 metros), a partir de amostras de campo e cultura armadilha (CA), na Serra das Almas, BA.

Espécies	1560 m	1660 m	1760 m	Altitude	IV	p	CA 1560	CA 1660	CA 1760
Glomus sp. 8	0,026	0	0	1560	26,7	0,03	0,333	0	0
<i>Glomus</i> sp. 9	0,015	0	0	1560	13,3	0,32	0	0	0
<i>Intraornatospora intraornata</i>	0	0,005	0	1660	6,7	1,00	0	0	0
<i>Orbispora pernambucana</i>	0,054	0,062	0,103	1760	41,2	0,08	0	0	0
<i>Paradentiscutata maritima</i>	0	0,062	0	1660	13,3	0,31	0	0	0
<i>Paradentiscutata bahiana</i>	0	0,163	0	1660	40,0	0,00	0	0	0
<i>Paraglomus occultum</i>	0	0,026	0,026	1760	20,6	0,34	8,629	0	0
<i>Paraglomus pernambucanum</i>	0,013	0	0,015	1760	13,9	0,35	0,083	0	0
<i>Pervestustus simplex</i>	0,005	0,003	0	1660	5	1,00	0,042	0	0
<i>Racocetra castanea</i>	0	0	0	-	-	-	0,375	0,042	0
<i>Racocetra coralloidea</i>	0	0,003	0	1660	6,7	1,00	0	0	0
<i>Racocetra fulgida</i>	0,008	0	0	1560	20,0	0,09	0	0	0
<i>Racocetra tropicana</i>	0,008	0	0	1560	6,7	1,00	0,083	0	0
<i>Rhizoglomus clarum</i>	0	0,015	0	1660	26,7	0,03	0	0	0
<i>Rhizoglomus intraradices</i>	0	0	0,003	1760	6,7	1,00	0	0	0
<i>Rhizoglomus irregulare</i>	0,003	0	0	1560	6,7	1,00	0	0	0
<i>Rhizoglomus</i> sp.	0,005	0	0	1560	6,7	1,00	0	0	0
<i>Scutellospora aurigloba</i>	0,003	0	0	1560	6,7	1,00	0	0	0
<i>Scutellospora calospora</i>	0,044	0,129	0,008	1660	43,0	0,01	0	0	0
<i>Scutellospora spinosissima</i>	0,062	0	0	1560	13,3	0,32	0	0	0
<i>Scutellospora</i> sp. 1	0	0,054	0	1660	33,3	0,00	0	0	0
<i>Scutellospora</i> sp. 2	0	0	0,155	1760	26,7	0,03	0	0	0,250
<i>Scutellospora</i> sp. 3	0,258	0	0	1560	33,3	0,00	0	0	0

Espécies em negrito são selecionadas como indicadoras de algum dos níveis de altitude ($IV \geq 25\%$, $p < 0,05$).

Tabela 4 - Riqueza de espécies de FMA (S) e diversidade de Shannon (H') em três níveis de altitude (1560, 1660 e 1760 metros) na Serra das Almas, BA.

Altitude	S	H'
1560m	12.40a	1.11b
1660m	12.40a	1.77a
1760m	9.73a	1.52a

4.1.3 Composição das assembleias de FMA

A análise de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) explicou 82,4% da variação na distribuição das espécies, com o eixo 1 explicando 49,6% e o eixo 2 explicou 32,8% da variação dos dados (Figura 6). As variáveis areia grossa, areia total e pH foram relacionados positivamente com o eixo 2 e com as espécies da altitude 1660 e 1760 m, enquanto os teores silte e fatores químicos (zinco, carbono, potássio, fósforo, matéria orgânica, hidrogênio e capacidade de troca catiônica) foram relacionados negativamente com o mesmo eixo; essas variáveis foram relacionadas com a assembleia de FMA em 1560 m.

A análise de Permanova mostrou que a estrutura da assembleia de FMA da menor altitude (1560 m) difere dos demais níveis, mas não houve diferença entre as assembleias de FMA do nível intermediário e do de maior altitude (Tabela 5).

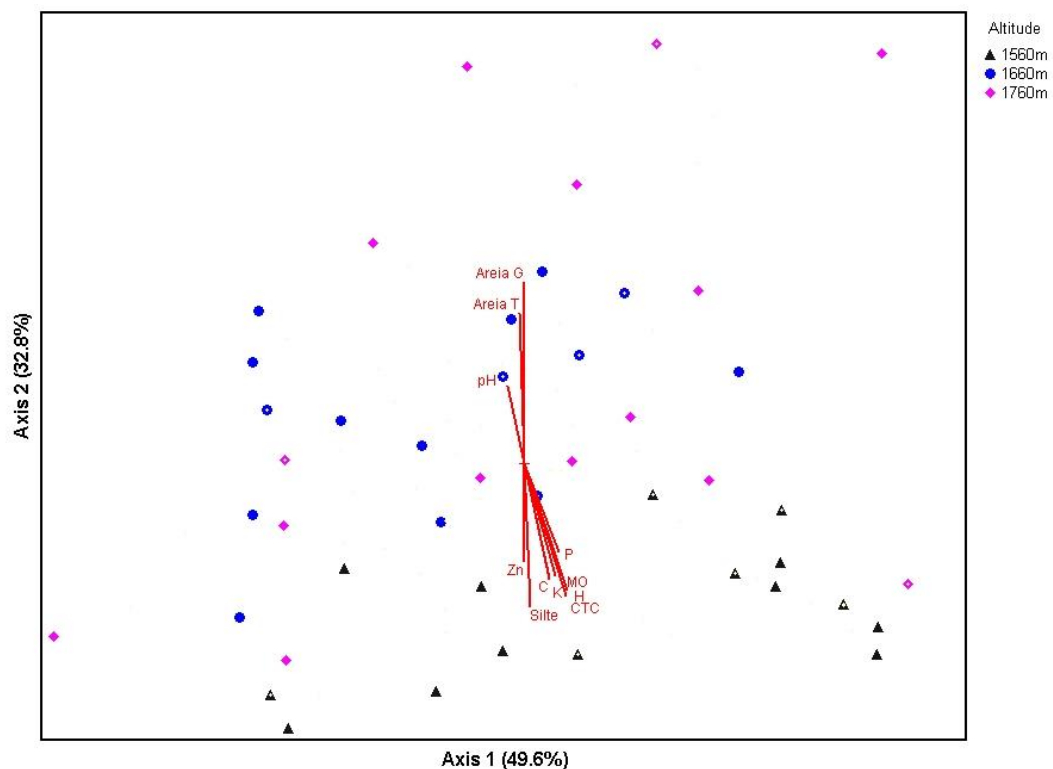


Figura 6 - Escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) baseado na composição da comunidade de FMA em três níveis de altitude (1560, 1660 e 1760 metros) na Serra das Almas, BA. Areia G=areia grossa, Areia

T=areia total, P = fósforo, MO = matéria orgânica, H = hidrogênio, CTC = capacidade de troca catiônica, K = potássio, C = carbono, Zn = zinco.

Tabela 5 - Comparação entre os níveis de altitude por análise de permutação multivariada (PERMANOVA) em uma área de montanha na Serra das Almas, BA.

Análise PERMANOVA					
	d.f.	SS	MS	F	p
Altitude	2	1,503	0,752	4,219	0,0001
Resíduo	42	7,486	0,178		
Total	44	8,989			
Comparações múltiplas					
Altitudes					p
1560m vs. 1660m					0,0004
1560m vs. 1760m					0,0042
1660m vs. 1760m					0,1205

Significativo quando o $p \leq 0.01$ considerando a correção de Bonferroni.

4.2 ARTIGO 2 – MUDANÇAS NA COMUNIDADE DE FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES AO LONGO DE UM GRADIENTE AMBIENTAL

4.2.1 Propriedades do solo

Foi observado um aumento gradual no teor de argila de LCC a HCC na Serra do Ponto, e todas as áreas diferem significativamente para esse atributo do solo (Tabela 6). Maior percentual de areia foi encontrado em LCC, e o teor de silte foi maior em MCC e LCC. Todas as três áreas possuem pH ácido com menores valores em LCC, diferindo significativamente das demais áreas, em LCC foram registrados menor teor de potássio, magnésio e cálcio e maior quantidade de alumínio e acidez potencial (Tabela 7). A quantidade de fósforo foi maior em HCC, diferindo apenas de MCC. O teor de COT foi maior em MCC e LCC diferindo estatisticamente de HCC, resultado similar foi observado para a umidade, que foi maior em LCC e MCC. Por outro lado, a condutividade elétrica foi maior em HCC. Não houve diferença para a quantidade de sódio entre os ambientes.

Tabela 6 - Atributos físicos e umidade (U) do solo em três áreas sob gradiente de argila (LCC: Low Clay Content, MCC: Medium Clay Content, HCC: High Clay Content). U: umidade.

Altitude	(%)			
	Areia	Silte	Argila	U
LCC	55.91a	28.89a	15.20c	12.94a
MCC	47.68b	27.16a	25.16b	11.70a
HCC	45.12b	21.48b	33.40a	7.23b

Médias seguidas da mesma letra na mesma coluna não diferem estatisticamente.

Tabela 7 - Atributos químicos do solo em três áreas sob gradiente de argila (LCC: Low Clay Content, MCC: Medium Clay Content, HCC: High Clay Content). COT: carbono orgânico total, CE: condutividade elétrica, H^+Al^{3+} : acidez potencial.

Altitude	(água)	mg/dm ³	cmol _c /dm ³						dS/m ¹	g/dm ³
	pH	P	K	Na	Mg	Ca	H^+Al^{3+}	Al	CE	COT
LCC	4.90b	5.72ab	0.28b	0.14a	5.42b	0.35b	5.17a	2.09a	0.15b	27.58a
MCC	5.31a	5.24b	0.59a	0.09a	6.57ab	0.84a	4.29a	0.75b	0.16b	24.61a
HCC	5.31a	6.49a	0.70a	0.08a	7.73a	0.70a	2.87b	0.43b	0.19a	20.24b

Médias seguidas da mesma letra na mesma coluna não diferem estatisticamente.

4.2.2 Riqueza de FMA no campo

Foram quantificados 37.971 esporos de FMA na Serra do Ponto. De modo geral, a densidade de esporos foi maior em LCC, diferindo significativamente apenas de MCC (Figura 7). O tipo de formação de esporos acaulosporoide foi mais abundante em LCC e MCC,

enquanto as formações gigasporoide e glomoide predominaram apenas em LCC (Figura 5). O tipo de formação gigasporoide indicador das áreas LCC e MCC (Tabela 8).

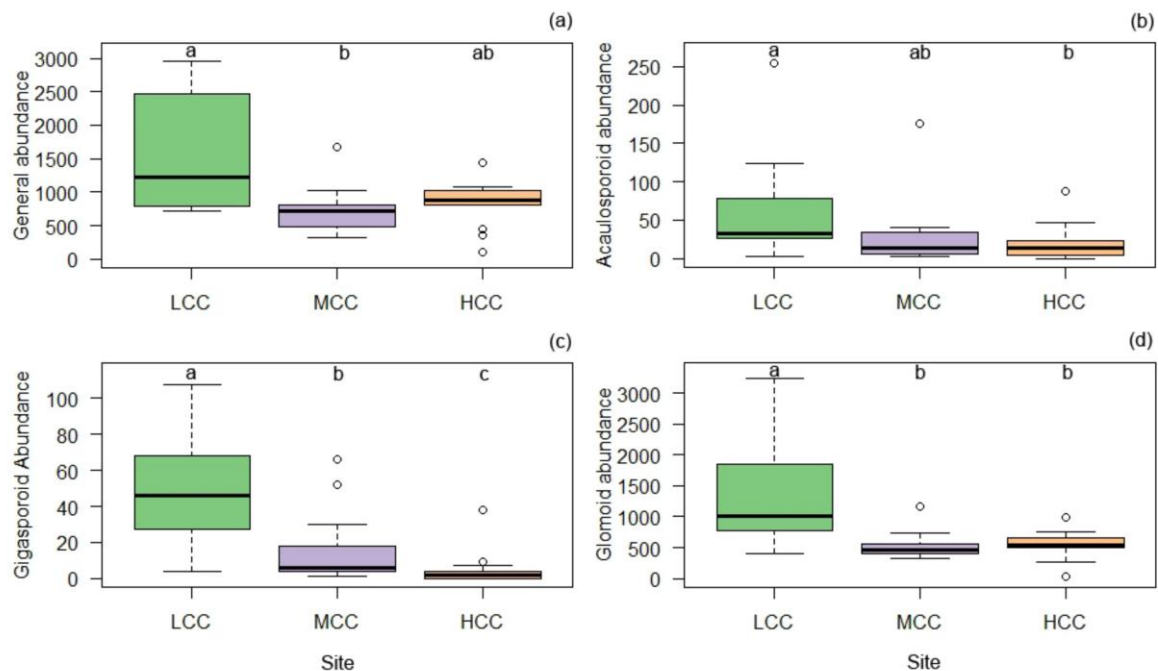


Figura 7 - Número de esporos geral (a), tipo de formação de esporos acaulosporoide (b), gigasporoide (c) e glomoide (d) no solo em três áreas sob gradiente de argila (LCC: Low Clay Content, MCC: Medium Clay Content, HCC: High Clay Content). Barras seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente.

Tabela 8 - Tipo de formação de esporo, espécie, gênero, família, ordem de FMA indicador de alguma área de acordo com o teste de Monte Carlo ($IV \geq 25\%$, $p < 0.05$). LCC: Low Clay Content, MCC: Medium Clay Content, HCC: High Clay Content.

	Área	IV	p
Tipo de formação de esporo			
Gigasporoide	LCC+MCC	96.6	0.001
Espécie			
<i>Acaulospora</i> sp. 4	LCC	57.7	0.008
<i>Scutellospora tepuiensis</i>	LCC	85.3	0.001
<i>Acaulospora</i> sp. 6	MCC	51.6	0.034
<i>Acaulospora</i> sp. 5	HCC	59.0	0.04
<i>Cetranspora pellucida</i>	HCC	51.6	0.025
<i>Glomus</i> sp. 9	HCC	63.2	0.001
<i>Glomus</i> sp. 10	HCC	51.6	0.022
<i>Gigaspora margarita</i>	LCC+MCC	81.6	0.001
<i>Orbispora pernambucana</i>	LCC+MCC	68.3	0.009
<i>Scutellospora calospora</i>	LCC+MCC	68.3	0.007
Gênero			
<i>Scutellospora</i>	LCC	78.4	0.002

Cont. Tabela 8 - Tipo de formação de esporo, espécie, gênero, família, ordem de FMA indicador de alguma área de acordo com o teste de Monte Carlo ($IV \geq 25\%$, $p < 0.05$). LCC: Low Clay Content, MCC: Medium Clay Content, HCC: High Clay Content.

<i>Racocetra</i>	MCC	51.6	0.03
<i>Gigaspora</i>	LCC+MCC	87.6	0.001
<i>Orbispora</i>	LCC+MCC	68.3	0.008
Família			
<i>Gigasporaceae</i>	LCC+MCC	87.6	0.001
<i>Scutellosporaceae</i>	LCC+MCC	81.2	0.001
Ordem			
<i>Gigasporales</i>	LCC+MCC	96.6	0.001

Foram identificadas 77 espécies de FMA distribuídas em 24 gêneros e 13 famílias (Tabela 9), dos quais 50 táxons foram identificados na área LCC, 55 em MCC e 42 na área HCC. A riqueza por amostra diferiu entre as áreas ($F = 4.11$, $P < 0.05$), sendo menor em HCC (13.2), diferindo significativamente de MCC (16.73) e LCC (16.8). Os gêneros predominantes no local de estudo foram *Acaulospora* com 20 espécies, seguido de *Glomus* com 14 táxons.

Tabela 9 - Abundância relativa (AR) e frequência de ocorrência (FO) de espécies de FMA em campo e cultura armadilha no solo de três áreas sob gradiente de argila (LCC: Low Clay Content, MCC: Medium Clay Content, HCC: High Clay Content).

Espécies	Campo						Cultura armadilha		
	LCC	MCC	HCC	LCC	MCC	HCC	LCC	MCC	HCC
	AR	AR	AR	FO	FO	FO	AR	AR	AR
<i>Acaulospora denticulata</i>		0.01			13.33				
<i>Acaulospora foveata</i>	0.02	0.05	0.03	26.67	20.00	26.67		0.04	0.05
<i>Acaulospora herrerae</i>		0.003			6.67				
<i>Acaulospora lacunosa</i>	0.01	0.003	0.01	13.33	46.67	6.67			
<i>Acaulospora longula</i>	0.26	0.03	0.03	60	46.67	26.67	0.31		0.07
<i>Acaulospora mellea</i>	0.50	0.41	0.07	66.67	46.67	66.67	0.5	0.03	0.14
<i>Acaulospora morrowiae</i>	0.14	0.18	0.33	40	53.33	73.33			0.19
<i>Acaulospora rehmmii</i>	0.01	0.02		6.67	20			0.05	
<i>Acaulospora scrobiculata</i>	0.65	0.08	0.05	60	53.33	26.67	0.12	0.04	0.04
<i>Acaulospora spinosa</i>	0.013	0.08	0.02	13.33	33.33	20			
<i>Acaulospora spinosissima</i>	0.01	0.003	0.01	13.33	6.67	13.33	0.03	0.03	
<i>Acaulospora spinulifera</i>	0.25	0.05		20	20				
<i>Acaulospora</i> sp. 1	0.01	0.04		13.33	13.33		0.01		
<i>Acaulospora</i> sp. 2	0.003	0.003		6.67	6.67		0.03		0.01
<i>Acaulospora</i> sp. 3	0.07	0.02	0.01	13.33		20	0.01	0.01	0.03
<i>Acaulospora</i> sp. 4	0.45			33.33					

Cont. Tabela 9 - Abundância relativa (AR) e frequência de ocorrência (FO) de espécies de FMA em campo e cultura armadilha no solo de três áreas sob gradiente de argila (LCC: Low Clay Content, MCC: Medium Clay Content, HCC: High Clay Content).

<i>Acaulospora</i> sp. 5	0.03	0.02	0.14	20	6.67	46.67			
<i>Acaulospora</i> sp. 6		0.08			26.67		0.01	0.01	
<i>Acaulospora</i> sp. 7		0.01			6.67				
<i>Acaulospora</i> sp. 8			0.003			6.67			
<i>Ambispora appendicula</i>	0.04	0.02	0.02	33.33	20	26.67	0.80	0.62	0.16
<i>Ambispora</i> sp.			0.07			6.67			
<i>Archaeospora</i> sp.		0.003			6.67				
<i>Bulbospora minima</i>			0.12			20		0.01	
<i>Cetraspora gilmorei</i>	0.01	0.03	0.003	13.33	26.67	6.67		0.01	
<i>Cetraspora pellucida</i>			0.02			26.67			
<i>Cetraspora</i> sp.			0.003			6.67			
<i>Claroideoglossum claroideum</i>									0.01
<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	0.08	0.01	0.01	13.33	13.33	6.67	0.04	0.03	0.01
<i>Dentiscutata cerradensis</i>	0.02	0.02		33.33	20		0.03		
<i>Dentiscutata scutata</i>	0.01			6.67					
<i>Dominikia aurea</i>	0.14	0.02	0.01	13.33	6.67	6.67	0.91		0.12
<i>Dominikia bernensis</i>	0.51		0.03	6.67		6.67			
<i>Entrophospora</i> sp.		0.01			13.33				
<i>Entrophospora hexagoni</i>		0.003			6.67				
<i>Funneliformis halonatus</i>	0.15	0.21	0.26	60	93.33	60	0.32	0.22	0.38
<i>Funneliformis mosseae</i>			0.003			6.67			0.01
<i>Fuscutata savannicola</i>	0.01	0.01	0.01	13.33	13.33	20			
<i>Gigaspora decipiens</i>	0.02	0.01		20	13.33				
<i>Gigaspora gigantea</i>	0.04	0.02		26.67	20				
<i>Gigaspora margarita</i>	0.40	0.11		66.67	66.67		0.07	0.05	
<i>Gigaspora</i> sp.	0.01			6.67			0.08		
<i>Glomus brohultii</i>	16.79	4.20	3.47	100	100	100	7.86	5.15	9.03
<i>Glomus glomerulatum</i>	16.47	4.62	3.62	100	100	100	4.65	2.14	2.08
<i>Glomus macrocarpum</i>	8.39	5.25	3.71	100	100	100	15.23	10.78	5.36
<i>Glomus microcarpum</i>	0.37	0.12	0.07	66.67	73.33	46.67	0.04		0.05
<i>Glomus</i> sp. 1	0.03	0.02		33.33	26.67				
<i>Glomus</i> sp. 2	0.64	0.19	0.03	40	73.33	33.33	0.22	0.03	
<i>Glomus</i> sp. 3	1.21	1.07	1.00	86.67	100	100	0.45	0.5	0.65
<i>Glomus</i> sp. 4	4.92	4.25	8.37	86.67	100	100	3.16	9.57	12.97
<i>Glomus</i> sp. 5	0.38	0.25	0.42	66.67	53.33	26.67	0.62	0.88	1.66
<i>Glomus</i> sp. 6	0.22	0.003		6.67	6.67		0.05		
<i>Glomus</i> sp. 7	0.01	0.003	0.01	13.33	6.67	26.67			
<i>Glomus</i> sp. 8		0.53	0.11		26.67	26.67			
<i>Glomus</i> sp. 9			0.46			40			0.59
<i>Glomus</i> sp. 10			0.16			26.67			
<i>Intraornatospora intraornata</i>			0.01			13.33			

Cont. Tabela 9 - Abundância relativa (AR) e frequência de ocorrência (FO) de espécies de FMA em campo e cultura armadilha no solo de três áreas sob gradiente de argila (LCC: Low Clay Content, MCC: Medium Clay Content, HCC: High Clay Content).

<i>Paradentiscutata bahiana</i>	0.03		0.02	13.33		6.67		
<i>Paradentiscutata maritima</i>			0.01			6.67		
<i>Paradentiscutata</i> sp.			0.01			6.67		
<i>Paraglomus occultum</i>		0.003				6.67		
<i>Paraglomus pernambucanum</i>	0.003			6.67				
<i>Orbispora pernambucana</i>	0.43	0.14		53.33	40		0.01	0.03
<i>Racocetra beninensis</i>		0.01			6.67			
<i>Racocetra fulgida</i>		0.003			6.67			
<i>Racocetra persica</i>		0.01			6.67			
<i>Racocetra verrucosa</i>		0.003			6.67			0.03
<i>Rhizoglomus clarum</i>	0.01	0.003	0.003	20	6.67	6.67		
<i>Rhizoglomus custos</i>								0.18
<i>Rhizoglomus intraradices</i>	0.01			6.67				
<i>Sacculospora baltica</i>								0.26
<i>Sclerocarpum</i> sp.	0.01			6.67				
<i>Sclerocystis clavispora</i>		0.02	0.01		20	13.33		
<i>Scutellospora alterata</i>	0.003			6.67				
<i>Scutellospora calospora</i>	0.25	0.29		60	33.33			
<i>Scutellospora tepuiensis</i>	0.73	0.01		73.33	13.33		0.07	
<i>Scutellospora</i> sp.	0.003			6.67				
<i>Septoglomus constrictum</i>		0.003	0.003		6.67	6.67		0.03 0.01
<i>Tricispora</i> sp. 1	0.01			6.67				
<i>Tricispora</i> sp. 2		0.01			13.33			
Total	50	55	42				25	25 23

Foi observada diferença na abundância das ordens entre o gradiente, Gigasporales e Glomerales foram mais abundantes em LCC, e Diversisporales predominou em LCC e MCC (Figura 8). A ordem Gigasporales foi indicadora das áreas LCC e MCC, com as famílias Gigasporaceae e Scutellosporaceae sendo também indicadoras dessas áreas (Tabela 8). Em relação aos gêneros, observou-se que *Scutellospora* foi indicativo da área LCC, *Racocetra* para a área MCC, e *Gigaspora* e *Orbispora* foram indicadores das áreas LCC e MCC. A densidade dos gêneros diferiu de acordo com o gradiente de argila, sendo *Glomus* e *Scutellospora* significativamente mais abundantes em LCC em relação às demais áreas, enquanto *Acaulospora*, *Gigaspora* e *Orbispora* foram predominantes em LCC e MCC (Figura 8). Apesar dessas variações, não houve diferença na diversidade de FMA entre os ambientes ($F = 1.82$, $P > 0.05$).

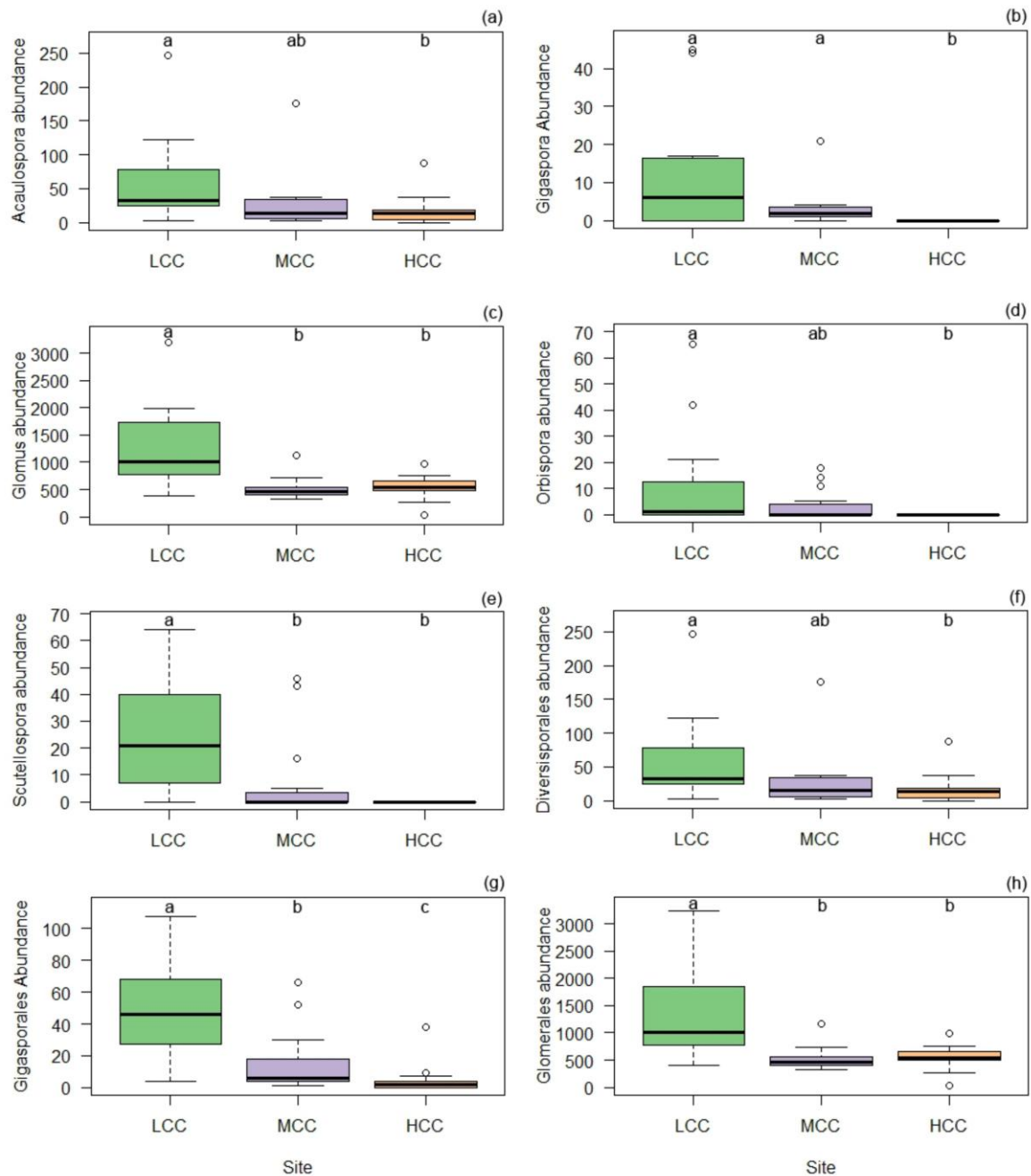


Figura 8 - Abundância dos gêneros (a-e) e ordens (f-h) de FMA no solo em três áreas sob gradiente de argila (LCC: Low Clay Content, MCC: Medium Clay Content, HCC: High Clay Content). (a) *Acaulospora*, (b) *Gigaspora*, (c) *Glomus*, (d) *Orbispora*, (e) *Scutellospora*, (f) *Diversisporales*, (g) *Gigasporales*, (h) *Glomerales*. Barras seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente.

As cinco espécies mais abundantes (*Glomus macrocarpum*, *G. brohultii*, *G. glomerulatum*, *Glomus* sp. 4 e *Glomus* sp. 3) representaram 87.32% de todos esporos identificados. Além disso, essas espécies também foram consideradas dominantes em todas as áreas, incluindo também *Funneliformis halonatus*. Maior quantidade de espécies raras ocorreu

em HCC (33%) em relação a MCC (31%) e LCC (24%), por outro lado, espécies dominantes representam 30% das espécies em LCC, 22% em MCC e 19% dos táxons em HCC.

Nove espécies de FMA foram encontradas exclusivamente em LCC, 13 foram únicas a MCC, e 11 foram registradas apenas em HCC, somente 26 espécies foram comuns às três áreas. O índice de similaridade de Sørensen mostrou que a assembléia de FMA entre LCC e HCC possui 61% de similaridade, entre HCC e MCC a composição foi similar em cerca de 60%, e LCC e MCC apresentaram 74% de similaridade de espécies desses fungos.

Sete espécies foram consideradas indicadoras para alguma área: *Acaulospora* sp. 5, *Glomus* sp. 9, *Glomus* sp. 10 e *Cetranspora pellucida* para HCC; *Acaulospora* sp. 6 para MCC; *Scutellospora tepuiensis* e *Acaulospora* sp. 4 para LCC (Tabela 8). Três espécies (*Gigaspora margarita*, *Orbispora pernambucana* e *Scutellospora tepuiensis*) foram indicadoras das áreas LCC e MCC.

De acordo com o estimador de riqueza Jackknife 1, foi possível recuperar 77% da riqueza total de FMA esperada para a área (Figura 9). Em relação a cada ambiente, a curva de acumulação de espécies mostrou que a área LCC atingiu 82% do potencial estimado da riqueza de FMA, enquanto 77% e 76% dos táxons foram obtidos de MCC e HCC, respectivamente (Figura 9).

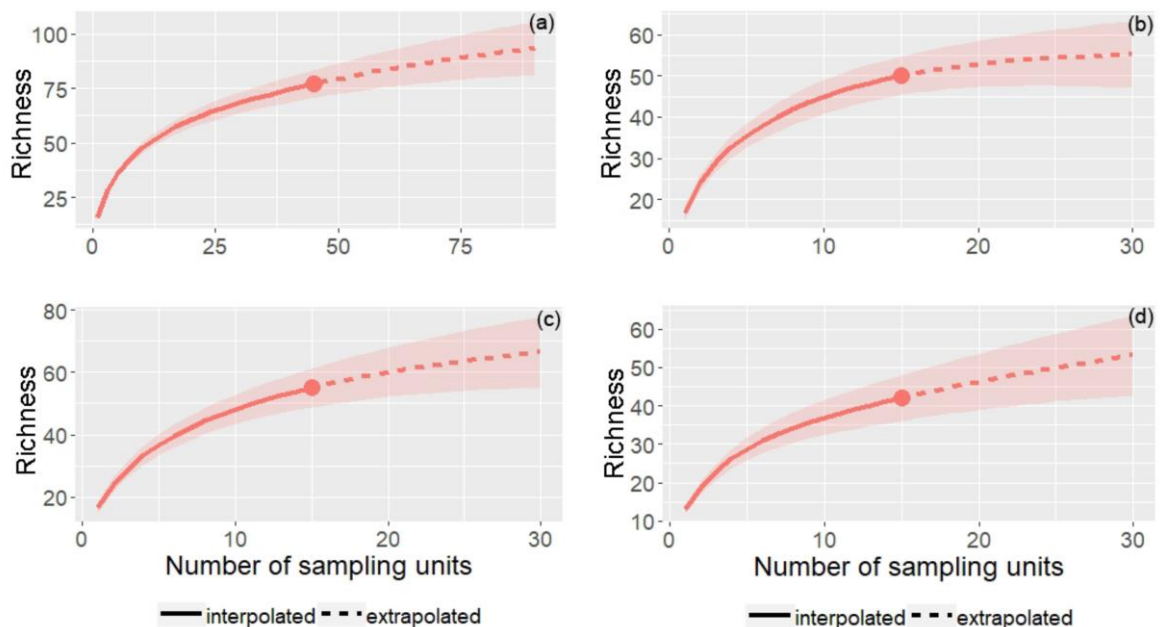


Figura 9 - Curva de acumulação de espécies de FMA em gradiente de argila (HCC. LCC: Low Clay Content, MCC: Medium Clay Content, HCC: High Clay Content). (a) Total Richness, (b) LCC, (c) MCC, (d) HCC.

4.2.3 Riqueza e composição da assembleia de FMA nas culturas armadilhas

Foram identificadas 38 espécies de FMA nas culturas armadilhas, pertencentes a 16 gêneros, sendo *Acaulospora* e *Glomus* os mais representativos, com 11 e 10 espécies respectivamente. Doze espécies de FMA foram compartilhadas entre as culturas armadilhas das três áreas, cinco foram exclusivas na cultura de LCC, seis em MCC e quatro em HCC. A partir das culturas armadilhas foi possível incluir três espécies na lista (*Claroideoglomus claroideum*, *Rhizoglomus custos* e *Sacculospora baltica*) totalizando a identificação de 80 táxons (Tabela 9). Essas três espécies foram registradas exclusivamente em culturas, não sendo encontradas no campo; 42 táxons de FMA foram registrados apenas no campo, e 35 estavam presentes no campo e nas culturas armadilhas.

4.2.4 Composição da assembleia de FMA das amostras de campo

A Permanova mostrou que houve diferença significativa na composição da assembleia de FMA apenas entre as áreas HCC e LCC ($F = 3.7$, $P < 0.001$). A comparação entre as amostras de campo e de culturas mostrou que a assembleia de FMA do campo possui composição diferente daquela das culturas armadilhas ($F = 15.6$, $P < 0.001$).

A análise de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) mostrou que os atributos do solo foram correlacionados com a composição da assembleia de FMA na área de estudo (Figura 10). A argila foi relacionada com a assembleia de FMA da área HCC ($R^2=0.24$; $p<0.05$), enquanto COT ($R^2=0.22$; $p<0.05$) e H^+Al^{3+} ($R^2=0.18$; $p<0.05$) foram estruturadores da assembleia de FMA da área LCC ($p<0.05$).

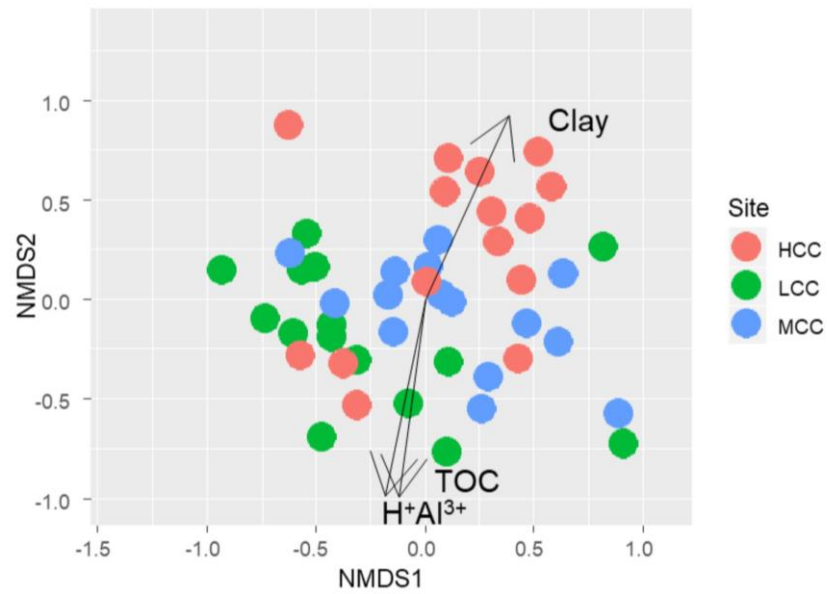


Figura 10 - Análise de escalonamento multidimensional da comunidade de FMA correlacionada com os dados do solo em três áreas sob gradiente de argila (LCC: Low Clay Content, MCC: Medium Clay Content, HCC: High Clay Content).

4.3 ARTIGO 3 – FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES AO LONGO DE GRADIENTE ALTITUDINAL EM CLIMA TROPICAL DE ALTITUDE

4.3.1 Caracterização do solo

De forma geral, o pH da área é ácido e diminuiu gradativamente com o acréscimo de altitude, com maior acidez em 1350 m diferindo significativamente de 2360 e 2520 m (Tabela 10). Na altitude de 1350 m houve menor conteúdo de matéria orgânica, nessa altitude o solo é eutrófico, enquanto o solo das demais altitudes é distrófico. Ao longo do gradiente de estudo, ocorreu predominância de silte e areia, porém não houve diferença entre o percentual de areia total, areia grossa e silte (Tabela 11). Por outro lado, em 2520 m houve maior teor de areia fina e menor teor de argila em relação às demais altitudes.

4.3.2 Distribuição das espécies de FMA no gradiente de altitude

Foram identificados 35.416 esporos na Serra do Caparaó, que representam 84 espécies de FMA incluídas em 19 gêneros (Tabela 12), entre os quais *Acaulospora* constitui o gênero com maior riqueza (30) seguido por *Glomus* (19). Também foram registradas espécies de *Scutellospora* (cinco), *Rhizoglomus* (quatro), *Ambispora*, *Dominikia*, *Racocetra*, *Septoglomus* (três), *Gigaspora*, *Paraglomus*, *Sclerocystis* (duas), *Cetraspora*, *Claroideoglomus*, *Corymbiglomus*, *Dentiscutata*, *Entrophospora*, *Funneliformis*, *Fuscutata* e *Orbispora*, sendo esses últimos representados por uma espécie de FMA. De forma geral, foi possível recuperar 79% da riqueza estimada de FMA no gradiente de altitude analisado.

Tabela 10 - Propriedades químicas do solo em quatro níveis de altitude (1350, 1970, 2360 e 2520 m) na Serra do Caparaó. SB: soma de bases; CTC: capacidade de troca de cátions; V: saturação de bases; m: saturação de alumínio; MO: matéria orgânica.

Altitude	mg/ dm ³					pH	cmolc / dm ³								%			
	Fe	Cu	Zn	Mn	P		K	Na	Al	Ca	Mg	HAl	SB	CTC	V	C	m	MO
1350	202,87b	0,49c	8,57a	210,03a	13,20ab	5,42a	0,20a	0,02c	0,25b	11,09a	1,87a	10,27b	13,18a	23,45a	51,00a	7,32b	6,22b	12,62b
1970	188,31b	1,28ab	3,51b	31,56b	10,67b	5,21ab	0,21a	0,11a	0,55b	2,17b	0,91b	16,55a	3,40b	19,95a	16,80b	9,85ab	13,90b	16,98ab
2360	213,75b	1,37a	9,06b	27,41b	14,40ab	4,81bc	0,20a	0,04b	1,42a	0,76c	0,53c	20,55a	1,52c	22,08a	7,17d	10,81a	48,27a	18,63a
2520	346,51a	0,90b	9,63ab	6,64c	27,00a	4,59c	0,16a	0,07a	1,32a	0,91bc	0,59bc	17,11a	1,73c	18,84a	9,15c	11,63a	42,79a	20,04a

As médias seguidas pela mesma letra na mesma coluna não diferem estatisticamente.

Tabela 11 - Composição granulométrica (%) do solo em quatro níveis de altitude (1350, 1970, 2360 e 2520 m) na Serra do Caparaó.

Altitude	Areia Total	Areia Grossa	Areia Fina	Silte	Argila
1350	24,87a	19,35a	5,52c	67,05a	8,08a
1970	36,15a	28,30a	7,85b	57,45a	6,41a
2360	25,88a	19,43a	6,46bc	67,29a	6,83a
2520	37,29a	22,90a	14,40a	57,33a	5,38b

As médias seguidas pela mesma letra na mesma coluna não diferem estatisticamente.

Tabela 12 - Abundância absoluta das espécies de fungos micorrízicos arbusculares em quatro níveis de altitude (1350, 1970, 2360 e 2520 m) na Serra do Caparaó.

Espécies	1350	1970	2360	2520
Archaeosporales				
<i>Ambispora appendicula</i>	-	6	16	19
<i>Ambispora gerdemannii</i>	-	-	2	-
<i>Ambispora</i> sp.	-	-	1	-
Diversisporales				
<i>Acaulospora alpina</i>	16	13	302	102
<i>Acaulospora bireticulata</i>	-	-	104	-
<i>Acaulospora colossica</i>	-	2	128	6
<i>Acaulospora dilatata</i>	-	12	8	9
<i>Acaulospora foveata</i>	-	-	-	1
<i>Acaulospora herrerae</i>	1	-	-	-
<i>Acaulospora koskei</i>	3	6	49	12
<i>Acaulospora lacunosa</i>	45	10	-	75
<i>Acaulospora laevis</i>	-	-	-	1
<i>Acaulospora longula</i>	2	29	107	295
<i>Acaulospora mellea</i>	67	73	157	41
<i>Acaulospora minuta</i>	3	-	-	-
<i>Acaulospora morrowiae</i>	10	439	317	793
<i>Acaulospora paulinae</i>	-	3	10	184
<i>Acaulospora punctata</i>	6	-	-	-
<i>Acaulospora scrobiculata</i>	112	1	2	3
<i>Acaulospora sieverdingii</i>	-	2	143	14
<i>Acaulospora spinosa</i>	33	4	-	12
<i>Acaulospora spinosissima</i>	-	-	51	115
<i>Acaulospora</i> sp. 1	1	23	9	57
<i>Acaulospora</i> sp. 2	-	10	-	40
<i>Acaulospora</i> sp. 3	9	-	4	4
<i>Acaulospora</i> sp. 4	-	-	58	160
<i>Acaulospora</i> sp. 5	-	3	409	-
<i>Acaulospora</i> sp. 6	8	6	8	-
<i>Acaulospora</i> sp. 7	13	1	135	-
<i>Acaulospora</i> sp. 8	-	1	-	-
<i>Acaulospora</i> sp. 9	1	-	-	-
<i>Acaulospora</i> sp. 10	1	-	-	-
<i>Acaulospora</i> sp. 11	1	-	-	-
<i>Corymbiglomus</i> sp.	1	-	-	-
Gigasporales				
<i>Cetraspora gilmorei</i>	4	-	-	-
<i>Dentiscutata cerradensis</i>	2	2	5	-
<i>Fuscutata savanicola</i>	1	2	1	-
<i>Gigaspora margarita</i>	2	36	-	-
<i>Gigaspora decipiens</i>	7	5	-	-

Cont. Tabela 12 - Abundância absoluta das espécies de fungos micorrízicos arbusculares em quatro níveis de altitude (1350, 1970, 2360 e 2520 m) na Serra do Caparaó.

<i>Orbispora</i> sp.	9	508	-	-
<i>Racocetra fulgida</i>	1	-	-	-
<i>Racocetra</i> sp. 1	16	-	-	-
<i>Racocetra</i> sp. 2	12	-	-	-
<i>Scutellospora calospora</i>	20	505	95	20
<i>Scutellospora spinosissima</i>	2	159	128	54
<i>Scutellospora striata</i>	-	185	-	69
<i>Scutellospora</i> sp. 1	-	-	8	-
<i>Scutellospora</i> sp. 2	12	-	-	-
Glomerales				
<i>Claroideoglomus etunicatum</i>	-	-	12	12
<i>Dominikia bernensis</i>	-	-	-	15
<i>Dominikia</i> sp. 1	32	16	-	-
<i>Dominikia</i> sp. 2	48	-	-	-
<i>Entrophospora infrequens</i>	49	6	2	-
<i>Funneliformis mosseae</i>	-	1	-	-
<i>Glomus atrouva</i>	-	7	-	-
<i>Glomus brohultii</i>	355	3890	998	2752
<i>Glomus fuegianum</i>	-	-	-	6
<i>Glomus glomerulatum</i>	109	4311	1346	1434
<i>Glomus macrocarpum</i>	669	1951	1199	2285
<i>Glomus microcarpum</i>	82	34	5	8
<i>Glomus nanolumen</i>	-	1	2	-
<i>Glomus</i> sp. 1	11	35	30	12
<i>Glomus</i> sp. 2	1283	1720	1320	51
<i>Glomus</i> sp. 3	4	-	-	1
<i>Glomus</i> sp. 4	60	55	35	19
<i>Glomus</i> sp. 5	1402	6	2	2
<i>Glomus</i> sp. 6	3	1	103	3
<i>Glomus</i> sp. 7	-	63	141	-
<i>Glomus</i> sp. 8	103	5	16	-
<i>Glomus</i> sp. 9	-	1	-	-
<i>Glomus</i> sp. 10	7	-	-	-
<i>Glomus</i> sp. 11	159	-	-	-
<i>Glomus</i> sp. 12	22	-	-	-
<i>Rhizoglomus clarum</i>	-	28	24	4
<i>Rhizoglomus custos</i>	-	-	6	-
<i>Rhizoglomus microaggregatum</i>	-	-	-	5
<i>Rhizoglomus</i> sp.	24	-	-	-
<i>Sclerocystis taiwanensis</i>	3	-	-	-
<i>Sclerocystis sinuosa</i>	2	-	-	-
<i>Septoglomus constrictum</i>	21	16	26	36

Cont. Tabela 12 - Abundância absoluta das espécies de fungos micorrízicos arbusculares em quatro níveis de altitude (1350, 1970, 2360 e 2520 m) na Serra do Caparaó.

<i>Septoglomus furcatum</i>	5	-	-	22
<i>Septoglomus</i> sp.	11	-	-	-
Paraglomerales				
<i>Paraglomus occultum</i>	-	17	38	-
<i>Paraglomus turpe</i>	-	-	-	6

Na altitude de 1350 m houve maior número de espécies exclusivas de FMA (20), seguida por 2520 m, 2360 m e 1970 m com seis, cinco e quatro táxons exclusivos, respectivamente (Figura 11). Dezenove espécies foram comuns em todas as altitudes: *Acaulospora longula*, *Ac. morrowiae*, *Ac. alpina*, *Ac. scrobiculata*, *Ac. koskei*, *Ac. mellea*, *Acaulospora* sp. 1, *Glomus brohultii*, *Gl. glomerulatum*, *Gl. macrocarpum*, *Gl. microcarpum*, *Glomus* sp. 1, *Glomus* sp. 2, *Glomus* sp. 4, *Glomus* sp. 5, *Glomus* sp. 6, *Scutellospora calospora*, *Sc. spinosissima* e *Septoglomus constrictum*. Em relação ao gradiente, maior abundância de *Ac. longula* ocorreu com o aumento de altitude, enquanto *Gl. microcarpum* e *Glomus* sp. 4 mostraram tendência inversa.

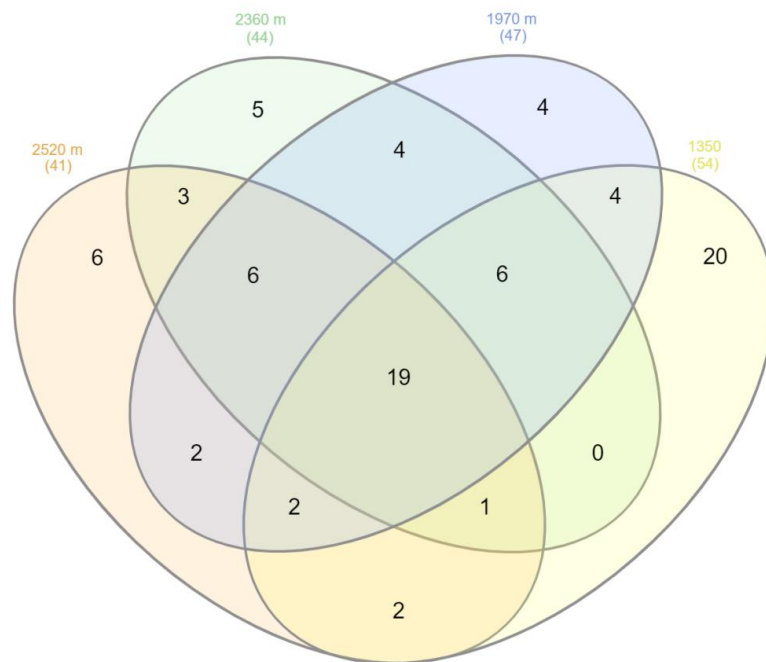


Figura 11 - Diagrama de Venn das espécies de FMA em quatro níveis de altitude (1350, 1970, 2360 e 2520 m) na Serra do Caparaó.

De modo geral, com o acréscimo de altitude a riqueza de FMA diminuiu (54-41 espécies, Figura 11), porém não houve diferença significativa ao longo do gradiente ($F=2,44$,

$p>0,05$) (Tabela 13). A diversidade de Shannon diferiu apenas entre duas altitudes, sendo maior em 2360 m em relação a 1970 m, com o menor valor do índice ($F=3,55$, $p<0,05$).

Tabela 13 - Média da riqueza de espécies de FMA (S) e diversidade de Shannon (H') por amostra em quatro níveis de altitude (1350, 1970, 2360 e 2520 m) na Serra do Caparaó.

Altitude	S	H'
1350	14,4a	1,7ab
1970	14,1a	1,63b
2360	16,9a	2a
2520	13,2a	1,8ab

Médias seguidas pela mesma letra na mesma coluna não diferem estatisticamente.

Dezesseis espécies foram consideradas indicadoras em relação a altitude (Tabela 14). Em 1350 m foram selecionadas *Acaulospora scrobiculata*, *A. spinosa*, *Entrophospora infrequens*, *Glomus* sp. 5, *Glomus* sp. 8 e *Racocetra* sp. 1. A única espécie indicadora em 1970 m foi *Gigaspora margarita*. Em 2360 m foram indicadoras *Acaulospora colossica*, *Acaulospora* sp. 5, *Acaulospora* sp. 7, *Acaulospora sieverdingii*, *Acaulospora bireticulata*, *Acaulospora koskei* e *Glomus* sp. 6. Em 2520 m foram consideradas *Acaulospora paulinae* e *Acaulospora* sp. 2.

Tabela 14 - Espécies indicadoras de fungos micorrízicos arbusculares nos níveis de altitude na Serra do Caparaó.

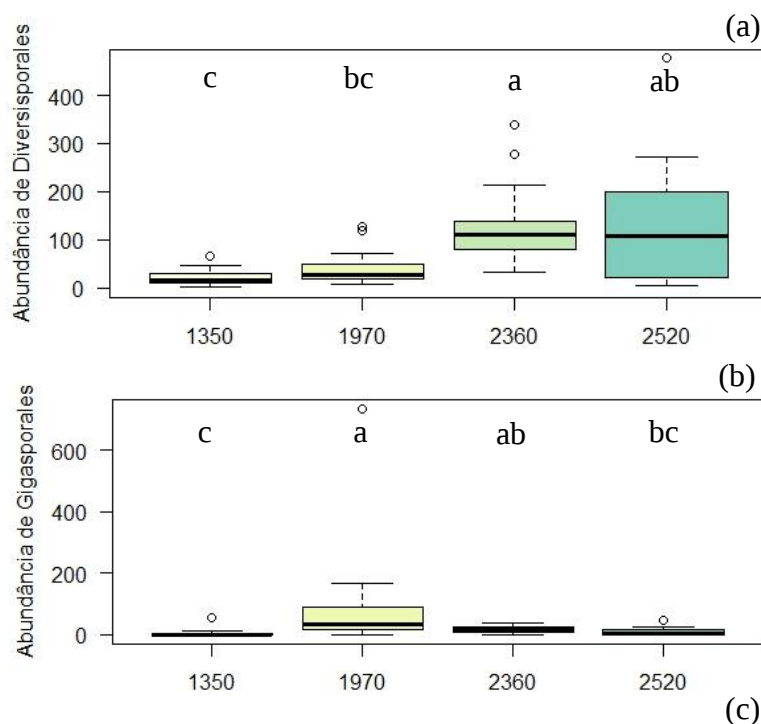
Altitude	IV	P
1350		
<i>Acaulospora scrobiculata</i>	66,6	0,002
<i>Acaulospora spinosa</i>	56,1	0,015
<i>Entrophospora infrequens</i>	75,7	0,001
<i>Glomus</i> sp. 5	92,8	0,001
<i>Glomus</i> sp. 8	52,6	0,043
<i>Racocetra</i> sp. 1	51,6	0,01
1970		
<i>Gigaspora margarita</i>	71,1	0,001
2360		
<i>Acaulospora bireticulata</i>	57,7	0,005
<i>Acaulospora colossica</i>	79,2	0,001
<i>Acaulospora koskei</i>	57,2	0,037
<i>Acaulospora sieverdingii</i>	64,8	0,003
<i>Acaulospora</i> sp. 5	68,1	0,001

Cont. Tabela 14 - Espécies indicadoras de fungos micorrízicos arbusculares nos níveis de altitude na Serra do Caparaó.

<i>Acaulospora</i> sp. 7	55	0,016
<i>Glomus</i> sp. 6	75	0,001
2520		
<i>Acaulospora paulinae</i>	74,9	0,001
<i>Acaulospora</i> sp. 2	56,6	0,006

As espécies foram consideradas indicadoras quando apresentaram $IV \geq 25\%$ e $p < 0,05$.

Foram encontradas mudanças entre as ordens de FMA ao longo do gradiente de altitude (Figura 12). Nas maiores altitudes (2360 e 2520 m) ocorreu maior abundância de Diversisporales, com redução significativa em 1350 m. No presente estudo, essa ordem foi representada predominantemente por espécies de *Acaulospora*. Houve maior densidade de Gigasporales nas altitudes intermediárias (1970 e 2360 m), seguindo a tendência do gênero *Scutellospora* com maior densidade nessas elevações. A ordem Glomerales foi mais abundante em 1970 m, diferindo significativamente das demais altitudes. O gênero *Glomus* é o mais representativo dessa ordem constituindo 98,5% da abundância de Glomerales, dessa forma, a distribuição da ordem acompanhou a densidade dos esporos de *Glomus*. Não foram observadas diferenças estatísticas para as ordens Archaeosporales e Paraglomerales entre as altitudes.



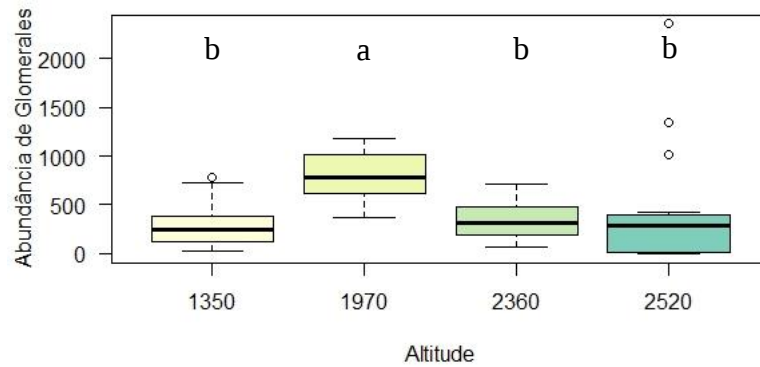


Figura 12 - Abundância das ordens Diversisporales (a), Gigasporales (b) e Glomerales (c) em quatro níveis de altitude (1350, 1970, 2360 e 2520 m) na Serra do Caparaó. Barras seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente.

4.3.3 Composição das espécies de FMA

Através da análise da Permanova foi verificado que a assembleia de FMA tem composições diferentes em todas as altitudes ($F = 7,9$, $p < 0,001$). A análise NMDS mostrou que as variáveis do solo foram relacionadas com as mudanças na assembleia de FMA (Figura 13). Areia Total, areia fina, Na, Al, Fe e m foram associados a assembleia de FMA na maior altitude, enquanto Ca, Mg, Mn, K, pH, V, SB e Silte foram relacionados com as espécies de FMA na menor altitude.

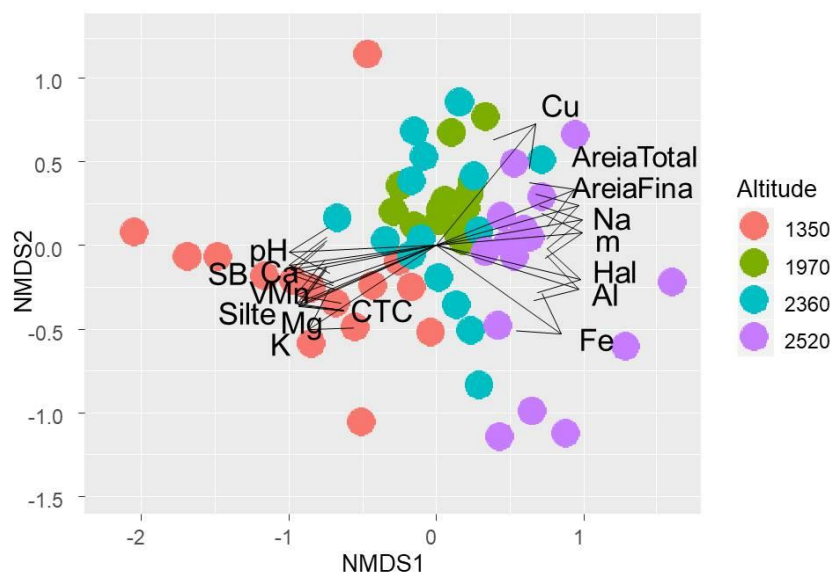


Figura 13 - Análise de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) da comunidade de FMA correlacionada com fatores do solo em quatro níveis de altitude (1350, 1970, 2360 e 2520 m) na Serra do Caparaó. Stress: 0,17.

5 DISCUSSÃO

5.1 ARTIGO 1

Esse estudo visou compreender a distribuição da assembleia de FMA em um gradiente altitudinal no Nordeste. Mudanças significantes ocorreram na diversidade e composição da assembleia de FMA nas três altitudes analisadas. Anteriormente, a mesma área foi explorada, porém com uma abordagem e amostragem diferente. A continuidade dos estudos permitiu ampliar o conhecimento das espécies de FMA na Serra das Almas, recuperando maior riqueza, obtendo 32 espécies adicionais ao estudo anterior (VIEIRA et al., 2019): *Acaulospora delicata*, *Ac. excavata*, *Acaulospora* sp. 1, *Ac. sp. 2*, *Ac. sp. 3* e *Ac. sp. 6*, *Ambispora* sp., *Archaeospora trappei*, *Cetraspora pellucida*, *Cetraspora* sp. 2, *Dentiscutata* sp., *Diversispora* sp., *Diversispora spurca*, *Dominikia aurea*, *Gigaspora albida*, *Glomus* sp. 2, *Gl. sp. 5*, *Gl. sp. 7*, *Gl. sp. 8*, *Gl. sp. 9*, *Gl. sp. 10*, *Gl. sp. 11*, *Gl. sp. 12*, *Gl. sp. 13*, *Intraornatospora intraornata*, *Paradentiscutata maritima*, *Pg. occultum*, *Pervestustus simplex*, *Ra. castanea*, *Racocetra coralloidea*, *Rhizoglomus irregulare* e *Scutellospora* sp. 2. Nesse estudo a coleta de amostras simples foi usada para compreender a grande heterogeneidade de táxons desses fungos e que mais amostras seriam necessárias para recuperar toda a riqueza estimada.

Os ambientes montanhosos na Serra das Almas abrigam elevada riqueza de FMA, a qual correspondeu a 23,5% das espécies conhecidas. Apesar da maior riqueza de FMA presente nas menores altitudes, foi mostrado que ainda havia mais espécies a serem recuperadas. A identificação das espécies a partir de culturas armadilha contribuiu com a melhor representação da riqueza dos FMA presente nas áreas, mostrando que, se fornecidas condições diferentes daquelas encontradas em campo, espécies diferentes desses fungos poderão ser recuperadas.

Diversos fatores químicos e físicos foram associados com a composição das espécies de FMA nesse estudo. Entre os fatores que podem afetar as assembleias de FMA, variáveis climáticas e do solo foram determinantes para a ocorrência de espécies de FMA em diferentes ambientes tropicais e temperados (CHAUDHARY; CUENCA; JOHNSON, 2018). Bonfim et al. (2016) verificaram maior importância dos fatores químicos e bióticos na estruturação das comunidades de FMA em espécies hospedeiras nos ecossistemas de Mata Atlântica em áreas de altitude até 1000 m.

No presente estudo, a assembleia de FMA da altitude mais baixa (1560 m) está relacionada com nutrientes do solo e tipo de vegetação. Nessa altitude o solo apresentava maior fertilidade em relação às outras altitudes, favorecendo formação de vegetação florestal. A fertilidade do solo pode influenciar a distribuição das espécies de FMA (LEKBERG et al., 2007). Como observado nesse estudo, pH é um dos principais fatores que influenciam a composição das espécies de FMA em escala local (BAINARD et al., 2015), pois ele interfere na disponibilidade de vários nutrientes no solo (HELGASON; FITTER, 2009). Entre os nutrientes que são essenciais para as plantas, o fósforo é considerado limitante para o crescimento dos vegetais, e os FMA contribuem para a maior absorção desse mineral no solo, transferindo-o para o hospedeiro (MUNKVOLD et al., 2004).

As características do solo moldam a ocorrência dos táxons de FMA. Espécies da família Gigasporaceae predominam em ambientes arenosos, enquanto espécies de Glomeraceae predominam em solos argilosos (LEKBERG et al., 2007). Nossos resultados corroboram em parte com isso, visto que a família Glomeraceae e o gênero *Glomus* foram mais representativos e foram indicadores da altitude 1560 m, a qual cotinha maior teor de argila.

Aparentemente, o solo da altitude 1660 m possui propriedades físicas intermediárias entre os solos das altitudes superior (1760 m) e inferior (1560 m) (Tabela 2), facilitando a dispersão das espécies das duas altitudes para o nível intermediário (1660 m) por encontrar condições edáficas similares. Porém, além do solo, fatores como a planta hospedeira e fatores climáticos são importantes na estruturação das comunidades de FMA (LIU et al., 2015; SHI et al., 2014). Apesar de não avaliar as espécies de plantas nos locais coletados, a fisionomia vegetal presente nas áreas ajudou a entender algumas preferências dos fungos. Por exemplo, a diferença entre a assembleia de FMA da menor altitude (1560 m) com as demais possivelmente ocorreu pela presença de vegetação florestal, enquanto as outras duas altitudes, que tem plantas com porte herbáceo-arbustivo tiveram a assembleia de FMA similar. Estudos tem observado que a composição da comunidade de FMA difere entre vegetação de porte arbustivo e herbáceo (KIVLIN et al., 2011), mostrando variações na diversidade entre esses grupos funcionais de plantas (KIVLIN et al., 2017). Coutinho et al. (2015) verificaram que as espécies de FMA foram mais similares em altitudes próximas nas quais havia o mesmo tipo de vegetação.

Ao contrário da nossa hipótese, não houve aumento da riqueza com o acréscimo de altitude, porém a diversidade aumentou no gradiente altitudinal analisado. O índice de Shannon representando variação da diversidade na comunidade é sensível às espécies que são menos abundantes, dessa forma variações entre as altitudes foram encontradas. A variação na composição dos FMA expressa pela presença de espécies raras pode representar melhor a influência da altitude do que a análise somente da abundância ou riqueza (KIVLIN et al., 2017).

Maior diversidade ocorreu nas altitudes 1660 e 1760m, sendo a primeira formada por representantes de campos rupestres, vegetação que abriga alta riqueza de espécies de plantas e possui representantes endêmicos (CONCEIÇÃO et al., 2005), enquanto a última possui afloramentos rochosos, que propiciam microambientes exclusivos para as plantas e seus organismos associados. Diante disso, a diversidade de FMA e plantas podem estar relacionadas, pois as plantas hospedeiras podem ser representativas das modificações na comunidade de FMA. Menor diversidade ocorreu em 1560 m pela presença de espécies com os maiores valores de abundância relativa.

Apesar de não ocorrer mudanças na riqueza geral, certos taxa foram considerados indicadores de alguma altitude. Os táxons indicadores podem estar mais adaptados a determinada altitude ou condição do solo, dessa forma, essa análise ajuda a selecionar áreas que são potenciais para a manutenção dos ecossistemas. As condições locais influenciam a distribuição dos FMA nos ambientes, o que reflete em diferentes estratégias de sobrevivência como forma de propagação nos diferentes grupos de FMA (CHAGNON et al., 2013). A maioria das espécies indicadoras com tipo de formação glomoide foi representativa da altitude 1560 m, o que pode estar relacionado com a maior abundância de esporos do gênero *Glomus* naquela altitude. Espécies de *Glomus* são consideradas como estrategistas de crescimento ruderal, apresentando ciclo de vida curto e baixas taxas de crescimento (CHAGNON et al., 2013).

Por outro lado, apesar de ocorrer diminuição da riqueza de *Acaulospora* nas maiores altitudes, espécies com tipo de formação acaulosporoide e representantes da ordem Gigaporales foram indicadoras da altitude intermediária (1660 m). Espécies de *Acaulospora* costumam a ser mais abundantes em maiores altitudes das áreas montanhosas em clima temperado (LI et al., 2018; OEHL et al., 2006, 2012, 2017), mostrando maior resistência a ambientais extremos. *Acaulospora* é referido como um grupo de FMA com maior tolerância a

estresses que reduzem a produção de biomassa para minimizar os efeitos abióticos, enquanto a família Gigasporaceae é considerada pela estratégia de vida competitiva devido aos maiores benefícios fornecidos ao hospedeiro e pelo uso eficiente dos recursos do solo (CHAGNON et al., 2013). Esses resultados enfatizam as preferências ecológicas dos FMA diante das modificações no gradiente de altitude em ambientes montanhosos tropicais.

5.2 ARTIGO 2

Foi observada diferença entre a assembleia de FMA na área com menor e maior teor de argila (LCC e HCC). O solo é formado por partículas com diferentes tamanhos, constituindo agregados com porosidade variada, onde irão ocorrer trocas gasosas, distribuição de água e nutrientes, além da presença de microrganismos e expansão de raízes (LEHMANN; LEIFHEIT; RILLIG, 2016). Dessa forma, as propriedades físicas do solo podem modificar a dinâmica das espécies de FMA (LEKBERG et al., 2007). Solos arenosos são mais leves e possuem partículas maiores, enquanto solos argilosos são densos e constituídos por partículas finas que limitam a expansão radicular e possivelmente também a distribuição do micélio (MOEBIUS-CLUNE et al., 2013). Adicionalmente, solos arenosos apresentam espaços porosos mais amplos, que podem facilitar os processos metabólicos dos microrganismos (MANGALASSERY et al., 2013), propiciando melhores condições de troca com solo e raízes para a assembleia de FMA em LCC.

A textura do solo tem sido comumente relacionada com mudanças na comunidade de FMA (MOEBIUS-CLUNE et al., 2013; PEREIRA et al., 2018; ZHAO et al., 2017). No presente estudo, maior conteúdo de argila afetou a assembleia de FMA em HCC, levando a uma diminuição da riqueza de FMA. Em florestas semiáridas no Brasil, a argila representou o principal influenciador da riqueza de FMA (SOUZA et al., 2018), e foi relacionada negativamente com a diversidade de FMA em ecossistemas no semiárido da China (ZHAO et al., 2017).

Houve diferença marcante na distribuição das espécies de FMA no gradiente, principalmente em relação à presença de espécies de vários gêneros de Gigasporales (*Gigaspora*, *Scutellospora*, *Orbispora*, *Dentiscutata*, *Racocetra* e *Gigapora*) que não foram identificadas na área com maior teor de argila (HCC). De modo geral, representantes de Gigasporales foram indicadores da área mais arenosa (LCC) ou de LCC e MCC. Taxóons dessa ordem tem preferência por solos mais arenosos, como já foi observado em outros trabalhos

(CHAUDHARY; CUENCA; JOHNSON, 2018; DE ASSIS et al., 2018), pois podem ter maior capacidade de competição nesses ambientes (LEKBERG et al., 2007). Membros da família Gigasporaceae são conhecidos por sua estratégia de vida competitiva através da maior produção de hifas, maior exigência de carbono, e aumento da absorção de fósforo do solo sendo importantes em ambientes com baixo teor desse nutriente (CHAGNON et al., 2013; MAHERALI; KLIRONOMOS, 2007). Espécies gigasporoides produzem grande quantidade de micélio extraradicular, sendo encontrada maior proporção de propágulos no solo em relação ao interior das raízes (ALLEN et al., 2003; HART; READER, 2002; KLIRONOMOS, 2000; VARELA-CERVERO et al., 2015). Essa característica funcional é uma estratégia importante em solos com condições limitantes como baixo teor de nutrientes (CHAGNON et al., 2013), tais como afloramentos rochosos, encontrados em LCC, nos quais os nutrientes são escassos, oriundos diretamente da rocha matriz e da deposição de matéria orgânica vegetal. Maior crescimento micelial proporciona maiores oportunidades de exploração do solo, assegurando melhor aporte nutricional para os hospedeiros. Além disso, através da maior produção de hifa, os representantes dessa ordem possivelmente favorecem a estabilização do substrato, e contribuem para o aumento da agregação do solo.

As famílias de FMA podem ocupar nichos específicos de acordo com preferências nas propriedades bióticas e abióticas, por exemplo, Gigasporaceae foi sensível à precipitação, mostrando que umidade no solo também pode ter sido determinante nesse estudo (VERESOGLOU; CARUSO; RILLIG, 2013). Umidade modifica a comunidade de FMA, pois a água no solo pode ser determinante nos processos metabólicos dos fungos e interferir indiretamente na distribuição nas espécies de FMA (ZHAO et al., 2017). De forma geral, todas as áreas apresentaram maior abundância de representantes da família Glomeraceae, os quais possuem diferentes estratégias de propagação (LEKBERG et al., 2007), propiciando maior adaptação a várias situações no solo. Em relação à riqueza geral no local de estudo, ocorreu predominância de *Acaulospora*, que possui maior capacidade de suportar estresses ambientais como acidez no solo (CHAGNON et al., 2013). Em uma análise de modelagem das famílias de FMA, Veresoglou, Caruso e Rillig (2013) verificaram que Acaulosporaceae foi relacionada com solos mais ácidos, corroborando os resultados obtidos nesse estudo (4.9 - 5.3), mostrando maior capacidade de espécies dessa família em sobreviver em ambientes restritivos.

Como houve diferenças na assembleia de FMA apenas entre as áreas LCC e HCC, outros fatores podem estar associados com a distribuição das espécies de FMA. Na área de estudo, a vegetação também pode ter sido um dos modeladores da assembleia de fungos micorrízicos, que podem responder de diferentes maneiras as mudanças da vegetação (KIVLIN; HAWKES; TRESEDER, 2011). Neste sentido, a vegetação em LCC apresenta fisionomia arbustiva, enquanto em HCC a fisionomia é arbórea, apresentando diferenças marcantes nos tipos vegetacionais; por outro lado, a área MCC representa uma forma intermediária formada por ambos os tipos vegetacionais de plantas arbustivas e arbóreas. As plantas obtêm nutrientes do solo de acordo com suas necessidades, e assim, respondem aos FMA associados de diferentes maneiras, selecionando os FMA de forma direta através da sua influência no solo, ou indireta pelas pressões internas na raiz (JOHNSON; TILMAN; WEDIN, 1992). Assim, comunidade de FMA pode estar relacionada com a de planta ao longo de gradientes no solo (LANDIS; GARGAS; GIVNISH, 2004).

Houve diferença na assembleia de FMA do campo em comparação àquela observada a partir das culturas armadilha. A cultura armadilha representa um microambiente que fornece condições e hospedeiros diferentes daqueles expostos em campo (ANTONIOLLI et al., 2002), sujeitando os FMA a um espaço reduzido, no qual os táxons são submetidos a maior competição. Dessa forma, os FMA podem assumir outras estratégias de sobrevivência e formar diferentes tipos de propágulos. Cerca de 45% das espécies identificadas em campo foram recuperadas nas culturas armadilha, menor quantidade de táxons nesse bioensaio ocorre possivelmente devido a perturbação na formação do substrato interferindo nas dinâmicas das espécies (ÖPIK et al, 2014). Espécies encontradas exclusivamente na cultura armadilha mostraram que alguns táxons de FMA estavam sob outras formas de propágulos no campo e esporularam sob as condições de cultivo (HART; READER; KLIRONOMOS, 2001). Adicionalmente, as culturas foram montadas com diluição em areia, essa modificação do substrato também pode ter contribuído para maior aeração do solo, o que pode ter proporcionado assembleias de FMA diferentes do solo coletado do campo.

Neste estudo foi encontrado elevado número de espécies de FMA (80) quando comparado com outros trabalhos em regiões semiáridas com florestas úmidas montanas no Brasil, onde foram registradas 50 e 70 espécies (DE ASSIS et al., 2018; SILVA et al., 2014). Embora a riqueza tenha sido elevada, apenas cinco espécies constituem a maior parte dos esporos (ca. 87%) no local de estudo. A predominância de poucas espécies de FMA dentro da

comunidade pode ocorrer por preferências específicas com hospedeiros vegetais, formando associações bem-sucedidas que resultam em maior abundância de esporos (ANTONIOLLI et al., 2002).

A maior densidade de esporos em LCC não refletiu diferença para diversidade de FMA nessa área, entretanto ocorreu predominância de alguns gêneros e dos tipos de formação de esporos em LCC, o que possivelmente está associado ao menor teor de argila, pois altos teores de argila podem reduzir esporulação (LEKBERG et al., 2007). Os pequenos poros do solo argiloso podem prejudicar o crescimento das raízes e até ocasionar o rompimento nas células do córtex, reduzindo os pontos de colonização dos FMA (CARRENHO et al., 2007). Adicionalmente, a redução no teor de nutrientes do solo pode promover aumento da produção de esporos em campo (HELGASON; FITTER, 2009).

As espécies indicadoras representam espécies adaptadas às condições específicas das áreas, tais como *Scutellospora tepuiensis*, descrita em platôs montanhosos na Venezuela (América do Sul) com solos ácidos (5.7 a 5.9), arenosos e vegetação arbustiva (DE ANDRADE; FURRAZOLA; CUENCA, 2017), características semelhantes às encontradas em LCC. Espécies gigasporoides indicadoras de alguma área como *Cetraspora pellucida*, *Gigaspora margarita* e *S. calospora*, foram encontradas em ecossistemas de dunas arenosas no mundo, sendo consideradas cosmopolitas (STÜRMER; OLIVEIRA; MORTON, 2018). *C. pellucida* foi uma exceção entre as espécies gigasporoides, sendo indicadora de HCC. Essa espécie também foi encontrada em diversos ecossistemas e possui ampla distribuição geográfica no Brasil (De SOUZA et al., 2010), e pode se adaptar a diversas condições, incluindo solos argilosos. As áreas LCC e MCC apresentaram táxons indicadores em comum, e tiveram maior percentual de similaridade de espécies de FMA, que pode ser justificado pelas semelhanças nas propriedades do solo entre essas áreas.

Nós encontramos menor riqueza de FMA na área com maior teor de argila, conforme nós esperávamos nesse trabalho. Mudanças na textura do solo podem ser determinantes na distribuição das espécies de FMA e restringir o crescimento dos propágulos, por exemplo, espécies de Gigasporaceae têm hifas mais grossas do que as outras famílias de FMA (HART; READER, 2002), e conseqüentemente menor propagação em solos argilosos. Embora Gigasporaceae seja predominante em solos arenosos com baixa umidade e pouco teor de matéria orgânica (LEKBERG et al., 2007), neste trabalho o solo arenoso tinha maior conteúdo de COT e umidade, por causa das propriedades ambientais locais: LCC é uma área de

afloramento rochoso (onde ocorre deposição de matéria orgânica no pequeno espaço ocupado pela planta) no cume de uma área montanhosa, onde ocorre maior pluviosidade. Apesar disso, essas condições não impediram a maior predominância da família, pois a areia deve ser o principal *driver* desse grupo.

5.3 ARTIGO 3

Este é o primeiro estudo de FMA em ecossistemas de campos de altitude e o primeiro registro de espécies de FMA acima de 2000 m de altitude no Brasil. A assembleia de FMA diferiu ao longo do gradiente e propriedades edáficas foram relacionadas com os FMA entre as altitudes. Foram encontradas diferenças na distribuição dos táxons de FMA ao longo do gradiente de altitude, mostrando as preferências ecológicas desses fungos.

Embora houvesse tipos de vegetação similares entre as altitudes, a composição da assembleia de FMA não seguiu a distribuição fisionômica das plantas e diferiu em todas as altitudes. As duas altitudes mais baixas (1350 e 1970 m) tinham vegetação florestal, enquanto nas maiores altitudes (2360 e 2520 m) havia vegetação de gramíneas e arbustos formando ecossistemas de campos de altitude. Estudo das espécies dos campos de altitude em 2360 e 2520 m mostrou diferenças na composição das espécies vegetais dessas áreas (CORDEIRO; NERI, 2018). Dessa forma, os FMA podem ter seguido essa diferença por modo direto através da influência na planta ou indireto por modificações nas condições edáficas que alteram as espécies vegetais (DUMBRELL et al., 2010).

Em outros estudos foram verificadas diferenças entre a comunidade de FMA em habitats abertos e florestais, ocorrendo, de forma geral, maior riqueza e diversidade em ambientes com gramíneas (MOORA et al., 2014; ZHAO et al., 2017). A assembleia de FMA pode ser mais influenciada pelas variáveis do solo e diferentes fatores químicos e físicos foram relacionados com as comunidades. Maior teor de matéria orgânica nas maiores altitudes está relacionado com a redução da temperatura, onde a decomposição da serapilheira ocorre mais lentamente (SCHEER; MOCOCHINSKI, 2016).

Apesar das especulações sobre solo e planta, a altitude é um dos principais *drivers* da assembleia de FMA, como mostrado neste estudo pela maior abundância de *Acaulospora* nas maiores altitudes em relação às demais, bem como pela predominância de espécies desse gênero, de forma geral. Maior riqueza de *Acaulospora* é encontrada em áreas de altitude em várias partes do mundo. Esse gênero é associado com a capacidade de sobrevivência em

ambientes estressantes como áreas muito frias nos topos das montanhas (CHAGNON et al., 2013). Adicionalmente, espécies de *Acaulospora* são comumente encontradas em solos com baixo pH, e podem estar melhor adaptadas aos ambientes ácidos como observado neste trabalho, onde menor pH ocorre nas maiores altitudes, havendo predominância de representantes desse gênero. FMA adaptados a pH ácido são tolerantes as demais faixas de pH, sendo considerados generalistas (KAWAHARA et al., 2016).

Foi encontrada maior abundância de Acaulosporaceae e Glomeraceae nas maiores altitudes e menores altitudes, respectivamente. Resultados similares foram encontrados em áreas montanhosas na China (LIU et al., 2015; LI et al., 2018). Em montanhas dos Andes no Chile entre 550 a 1600 m ocorreu predominância de *Acaulospora* nas gramíneas em relação à vegetação florestal (CASTILLO et al., 2006). Entre as 13 espécies de *Acaulospora* identificadas nos Andes chilenos, dez foram observadas também na Serra do Caparaó.

A ordem Gigasporales foi mais abundante nas altitudes intermediárias, predominando em 1970 m. As espécies desse gênero têm grande diversidade em áreas tropicais (MARINHO et al., 2014), dessa forma, temperaturas mais frias possivelmente não represente o nicho ideal de propagação de representantes dessa ordem.

Acaulospora scrobiculata, *Ac. spinosa* (indicadoras em 1350 m) e *Gigaspora margarita* (indicadora em 1970 m) foram encontradas em vários ecossistemas de florestas tropicais, incluindo florestas úmidas, secas e florestas montanas (MARINHO et al., 2018). *Acaulospora scrobiculata* foi a espécie mais abundante e comumente encontrada no gradiente de altitude entre 600 a 900 m (VÄRE et al., 1997). *Entrophospora infrequens* também foi referida para florestas tropicais secas e úmidas (MARINHO et al., 2019).

Duas espécies esporocárpicas de *Sclerocystis* foram identificadas apenas nas áreas mais baixas do estudo. Táxons desse gênero são frequentemente encontrados em florestas tropicais (DE ASSIS et al., 2018; MARINHO et al., 2018; PEREIRA et al., 2019). Os ecossistemas florestais são ideais para a coleta de espécies esporocárpicas e ampliação do conhecimento desses fungos devido à maior umidade e alto conteúdo de matéria orgânica desses locais (JOBIM; VISTA; GOTO, 2018).

Apenas 23% das espécies foram compartilhadas entre todas as altitudes, mostrando a diferença na composição de FMA entre as áreas, resultantes de diferenças em condições locais em cada altitude. Maior riqueza de espécies ocorreu no solo mais fértil, corroborando com os resultados encontrados por Landis, Gargas e Givnish (2004). Nessa altitude (1350 m)

também ocorreu maior quantidade de táxons exclusivos, e uma análise mais detalhada das características ambientais e florística poderia auxiliar a compreender a propagação desses FMA.

6 CONCLUSÕES GERAIS

Foram encontradas variações nas assembleias de FMA ao longo dos gradientes de altitude, principalmente entre menores e maiores altitudes. Propriedades edáficas estão relacionadas com as assembleias de FMA, e textura do solo foi um preditor frequente nas áreas montanhosas estudadas. Hospedeiros vegetais também estão relacionados com as mudanças da distribuição dos fungos, mostrando que diferentes fisionomias vegetais influenciam a composição das assembleias de FMA nas áreas de estudo.

De forma geral, a riqueza e a diversidade mostraram poucas diferenças entre os gradientes. Possivelmente a análise desses índices pode minimizar as diferenças entre assembleias de FMA e não retratar a configuração desses fungos.

Certas espécies de FMA foram mais abundantes e associadas a algum nível altitudinal mostrando as preferências ecológicas desses fungos. Esse estudo confirmou a predominância de esporos gigasporoides em áreas arenosas, mostrando que a granulometria do solo deve ser considerada em estudos futuros com FMA.

Foram identificadas 158 espécies de FMA nas três áreas estudadas. Os gêneros *Acaulospora* e *Glomus* foram mais abundantes nessas serras, representando a grande capacidade de adaptação desses fungos a vários ambientes. As espécies de *Acaulospora* são consideradas tolerantes a substratos estressantes como os de ambientes montanhosos frios, com solos pedregosos e ácidos, e foram consideradas indicadoras em algumas dessas áreas. Espécies selecionadas nesse estudo como indicadoras podem ser utilizadas em programas de manutenção dos ecossistemas de altitude estudados, auxiliando a preservação das plantas e do solo.

Os ambientes de altitude estudados possuem elevada abundância de esporos e riqueza de FMA, mostrando que a conservação desses ambientes é imprescindível para a manutenção da diversidade dos FMA em montanhas tropicais.

REFERÊNCIAS

- ALCOFORADO-FILHO, F.G.; SAMPAIO, E.V. de S.B.; RODAL, M.J.N. 2003. Florística e fitossociologia de um remanescente de vegetação caducifólia espinhosa arbórea em Caruaru, Pernambuco. **Acta Bot. Brasilica** 17, 287–303.
- ALLEN, M.F.; SWENSON, W.; QUEREJETA, J.I.; EGERTON-WARBURTON, L.M.; TRESEDER, K.K. 2003. Ecology of Mycorrhizae: A Conceptual Framework for Complex Interactions Among Plants and Fungi. **Annual Review of Phytopathology**, v. 41, n. 1, p. 271–303.
- ANTONIOLLI, Z.I. et al. Spore communities of arbuscular mycorrhizal fungi and mycorrhizal associations in different ecosystems, south Australia. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 26, n. 3, p. 627–635, set. 2002.
- AZEVEDO, J.C.; CADAVEZ, V., ARROBAS, M. PIRES, J.M. 2016. Sustentabilidade da montanha portuguesa: realidades. In: Azevedo, J., Cadavez, V., Arrobas, M., Pires, J. (eds.) **Sustentabilidade da Montanha Portuguesa: Realidades e Desafios**. Bragança, Instituto Politécnico, pp. 9-38.
- BAINARD, L.D.; DAI, M.; GOMEZ, E.F.; TORRES-ARIAS, Y.; BAINARD, J.D.; SHENG, M.; EILERS, W.; HAMEL, C. 2015. Arbuscular mycorrhizal fungal communities are influenced by agricultural land use and not soil type among the Chernozem great groups of the Canadian Prairies. **Plant Soil** 387: 351-362.
- BARTHLOTT, W.; LAUER, W.; PLACKE, A. 1996. Global distribution of species diversity in vascular plants: towards a world map of phytodiversity. **Erdkunde** 50: 317–327.
- BECKER, A.; KÖRNER, C.; BRUN, J.-J.; GUISAN, A.; TAPPEINER, U. 2007. Ecological and Land Use Studies Along Elevational Gradients. **Mountain Research and Development** 27(1): 58-65.
- BHATTARAI, K.R.; VETAAS, O.R. 2003. Variation in plant species richness of different life forms along a subtropical elevation gradient in the Himalayas, east Nepal. **Global Ecology and Biogeography**, v. 12, n. 4, p. 327–340, jul. 2003.
- BŁASZKOWSKI, J. **Glomeromycota**; Polish Academy of Sciences: Krakow, Poland, 2012. p. 303.
- BONFANTE, P.; GENRE, A. 2010. Mechanisms underlying beneficial plant – fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. **Nat. Commun.**1: 1-11.
- BONFANTE, P.; GENRE, A. 2015. Arbuscular mycorrhizal dialogues: Do you speak “plantish” or “fungish”? **Trends in Plant Science**, v. 20, n. 3, p. 150–154.
- BONFIM, J. A.; VASCONCELLOS, R.L.F.; GUMIERE, T.; MESCOLOTTI, D.L.C.; OEHL, F.; CARDOSO, E.J.B.N. Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in a Brazilian Atlantic

Forest Toposequence. **Microbiology Ecology**, v. 71, n. 1, p. 164–177, 2016.

BROWER, J. E.; ZAR, J. 1984. Community similarity. In: BROWER, J. E.; ZAR, J. H.; VON ENDE, C. N. (Eds.). **Field and laboratory methods for general ecology**. 3. ed. Dubuque: W.C. Brown Publishers, p. 226.

BRUNDRETT, M.C.; TEDERSOO, L. 2018. Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. **New Phytologist**: 1-8.

BRUNS, T.D.; CORRADI, N.; REDECKER, D.; TAYLOR, J.W.; ÖPIK, M. 2017. Glomeromycotina: what is a species and why should we care? **New Phytologist**: 1-5.

BUENO, C.G.; MOORA, M.; GERZ, M.; DAVISON, J.; ÖPIK, M.; PÄRTEL, M.; HELM, A.; RONK, A.; KÜHN, I.; ZOBEL, M. 2017. Plant mycorrhizal status, but not type, shifts with latitude and elevation in Europe. **Global Ecology & Biogeography** 26: 690-699.

BYERS, A.C.; PRICE, L.W.; PRICE, M.F. 2013. Introduction to Mountains. In: Price, M.F., Byers, A.C., Donald, A.F., Kohler, T., Price, L.W. (eds.) **Mountain Geography: Physical and Human Dimensions**. Oakland, University of California Press, pp. 1-10.

CÁCERES, M. DE; LEGENDRE, P. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. **Ecology**, v. 90, n. 12, p. 3566–3574, dez. 2009.

CARRENHO, R. et al. The effect of different soil properties on arbuscular mycorrhizal colonization of peanuts, sorghum and maize. **Acta Botanica Brasilica**, v. 21, n. 3, p. 723–730, set. 2007.

CASTILLO, C.G. et al. Diversity of mycorrhizal plant species and arbuscular mycorrhizal fungi in evergreen forest, deciduous forest and grassland ecosystems of Southern Chile. **Journal of Applied Botany and Food Quality**, v. 80, n. 1, p. 40–47, 2006.

CHAGNON, P.-L.; BRADLEY, R.L.; MAHERALI, H.; KLIRONOMOS, J.N. 2013. A trait-based framework to understand life history of mycorrhizal fungi. **Trends in Plant Science** v. 18, n. 9, p. 484–491, set. 2013.

CHAO, A.; GOTELLI, N.J.; HSIEH, T.C.; SANDER, E.L.; MA, K.H.; COLWELL, R.K.; ELLISON, A.M. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. **Ecol. Monogr.** 2014, v. 84, n. 1, p. 45–67.

CHAUDHARY, V.B.; CUENCA, G.; JOHNSON, N.C. 2018. Tropical-temperate comparison of landscape-scale arbuscular mycorrhizal fungal species distributions. **Diversity and Distributions** v. 24, n. 1, p. 116–128, jan.

CLARKE, K.R.; GORLEY, R.N. 2006. **PRIMER v6: User Manual/Tutorial** (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research). PRIMER-E, Plymouth. p. 192.

CONCEIÇÃO, A.A.; RAPINI, A.; PIRANI, J.R.; Giulietti, A.M.; Harley, R.M.; Silva, T.R.S.; Santos, A.K.A.; Correia, C.; Andrade, I.M.; Costa, J.A.S. 2005. Campos rupestres. In: Juncá

FA, Funch L, Rocha W (eds) **Biodiversidade e Conservação da Chapada Diamantina**. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, pp 153–180.

CORDEIRO, A.A.C.; NERI, A.V. Spatial patterns along an elevation gradient in high altitude grasslands, Brazil. **Nordic Journal of Botany**, v. 37, n. 2, 2019.

CORRADI, N.; BRACHMANN, A. 2017. Fungal mating in the most widespread plant symbionts? **Trends in Plant Science** 22(2): 175-183.

COUTINHO, E.S.; FERNANDES, G.W.; BERBARA, R.L.L.; VALÉRIO, H.M.; GOTO, B.T. 2015. Variation of arbuscular mycorrhizal fungal communities along an altitudinal gradient in rupestrian grasslands in Brazil. **Mycorrhiza** 25: 627-638.

DE ANDRADE, Z.; FURRAZOLA, E.; CUENCA, G. *Scutellospora tepuiensis* sp. nov. from the highland tepuis of Venezuela. **Mycotaxon**, v. 132, n. 1, p. 9–18, 27 Abr. 2017.

DE ASSIS, D. M. A. et al. Assemblages of arbuscular mycorrhizal fungi in tropical humid and dry forests in the northeast of Brazil. **Botany**, v. 96, n. 12, p. 859–871, 2018.

DE SOUZA, F.; STÜRMER, S.L.; CARRENHO, R.; TRUFEM, S.F.B. Classificação e taxonomia de fungos micorrízicos arbusculares e sua diversidade e ocorrência no Brasil. In **Micorrizas: 30 Anos de Pesquisas No Brasil**; Siqueira, J.O., de Souza, F.A., Cardoso, E.J.B.N., Tsai, S.M., Eds.; UFLA: Lavras, Brazil, 2010; pp. 15–73.

DUFRENE, M.; LEGENDRE, P. 1997. Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. **Ecological Monographs**, 67(3): 345-366.

DUMBRELL, A. J. et al. Relative roles of niche and neutral processes in structuring a soil microbial community. **The ISME Journal**, v. 4, n. 3, p. 337–345, 19 mar. 2010.

EMBRAPA. **Manual de Métodos de Análise de Solo**; 2nd ed.; Centro Nacional de Pesquisa de Solos: Rio de Janeiro, 1997.

ENTRY, J. A. et al. Influence of adverse soil conditions on the formation and function of arbuscular mycorrhizas. **Advances in Environmental Research**, v. 7, n. 1, p. 123–138, nov. 2002.

FAO. 2011. **Why Invest In Sustainable Mountain Development?** Rome, Italy: FAO. Disponível em: < <http://www.fao.org/docrep/015/i2370e/i2370e.pdf>>. Acesso em: 23 de abril de 2018.

FERNANDES, G.W. 2016. The megadiverse rupestrian grassland. In: Fernandes, G.W. (ed) **Ecology and conservation of mountaintop grasslands in Brazil**. Springer, Berlin, pp 3–14.

FIELD, R. et al. 2009. Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis. **Journal of Biogeography** 36: 132-147.

FISCHER, A.; BLASCHKE, M.; BÄSSLER, C. Altitudinal gradients in biodiversity research:

The state of the art and future perspectives under climate change aspects. **Forest Ecology, Landscape Research and Nature Conservation**, v. 11, p. 35–47, 2011.

FISHER, M.A., FULÉ, P.Z. 2004. Changes in forest vegetation and arbuscular mycorrhizae along a steep elevation gradient in Arizona. **Forest Ecology and Management** 200: 293–311.

FOGGIN, J. M. Conservation Issues: Mountain Ecosystems. In: **Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences**. Elsevier, 2016. p. 1–14.

FOSAA, A.M. 2004. Biodiversity patterns of vascular plant species in mountain vegetation in the Faroe Islands. **Diversity and Distributions** 10: 217–223.

GAI, J.P.; TIAN, H.; YANG, F.Y.; CHRISTIE, P.; LI, X.L.; Klironomos, J.N. 2012. Arbuscular mycorrhizal fungal diversity along a Tibetan elevation gradient. **Pedobiologia** v. 55, n. 3, p. 145–151.

GASTON, K.J. 2000. Global patterns in biodiversity. **Nature** 405: 220–227.

GEMPL, J.; PASTOR, N.; FERNANDEZ, L.; PACHECO, S.; SEMENOVA, T.A.; BECERRA, A.G.; WICAKSONO, C.Y.; NOUHRA, E.R. 2014. Large-scale fungal diversity assessment in the Andean Yungas forests reveals strong community turnover among forest types along an altitudinal gradient. **Molecular Ecology** 23: 2452–2472.

GERDEMANN, J.W.; NICOLSON, T.H. 1963. Spores of mycorrhizal Endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. Transactions of the British **Mycological Society** 46: 235–244.

GRYTNES, J.A.; HEEGAARD, E.; IHLEN, P.G. 2006. Species richness of vascular plants, bryophytes, and lichens along an altitudinal gradient in western Norway. **Acta Oecologica** 29: 241–246.

GRYTNES, J.A.; VETAAS, O.R. 2002. Species Richness and Altitude: A Comparison between Null Models and Interpolated Plant Species Richness along the Himalayan Altitudinal Gradient, Nepal. **The American Naturalist** 159(3): 294–304.

HADLEY, K.S.; PRICE, L.W.; GRABHERR, G. 2013. Mountain Vegetation. In: Price, M.F., Byers, A.C., Donald, A.F., Kohler, T., Price, L.W. (eds.) **Mountain Geography: Physical and Human Dimensions**. Oakland, University of California Press, pp. 183–220.

HAGEDORN, F.; GAVAZOV, K.; ALEXANDER, J.M. Above- and belowground linkages shape responses of mountain vegetation to climate change. **Science**, v. 365, n. 6458, p. 1119–1123, 13 set. 2019.

HARLEY, R.M. Introdução. 1995. In: Stannard, B.L. (ed.) **Flora of the Pico das Almas, Chapada Diamantina, Bahia, Brazil**. Kew, Royal Botanic Gardens, pp. 43–79.

HART, M.; READER, R. Does percent root length colonization and soil hyphal length reflect the extent of colonization for all AMF? **Mycorrhiza**, v. 12, n. 6, p. 297–301, 1 dez. 2002.

- HART, M.M.; READER, R.J.; KLIRONOMOS, J.N. Life-history strategies of arbuscular mycorrhizal fungi in relation to their successional dynamics. **Mycologia**, v. 93, n. 6, p. 1186, 2001.
- HASELWANDTER, K.; READ, D.J. 1980. Fungal associations of roots of dominant and sub-dominant plants in high-alpine vegetation systems with special reference to mycorrhiza. **Oecologia** 45: 57-62.
- HEBERLE, H.; MEIRELLES, G.V.; da SILVA, F.R.; TELLES, G.P.; MINGHIM, R. InteractiVenn: a web-based tool for the analysis of sets through Venn diagrams. **BMC Bioinformatics** 16:169 (2015).
- HELGASON, T.; FITTER, A.H. 2009. Natural selection and the evolutionary ecology of the arbuscular mycorrhizal fungi (Phylum Glomeromycota). **Journal of Experimental Botany** v. 60, n. 9, p. 2465–2480.
- HSIEH, T.C.; MA, K.H.; CHAO, A. 2019. iNEXT: iNterpolation and EXTrapolation for species diversity. R package version 2.0.19 URL: <http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software> (accessed on 26 August 2019).
- IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística). **Anuário estatístico do Brasil**, v. 74; Ministério do Planejamento, Desenvolvimento e Gestão, Rio de Janeiro, Brasil, 2014.
- IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística). **Anuário estatístico do Brasil**, v. 76; Ministério do Planejamento, Desenvolvimento e Gestão, Rio de Janeiro, Brasil, 2016.
- JENKINS, W.R. 1964. A rapid centrifugal-flotation technique for separating nematodes from soil. **Plant Dis. Rep.** 48:692.
- JIANG, Y.; WANG, W.; XIE, Q.; LIU, N.; LIU, L.; WANG, D.; ZHANG, X.; YANG, C.; CHEN, X.; TANG, D.; WANG, D. 2017. Plants transfer lipids to sustain colonization by mutualistic mycorrhizal and parasitic fungi. **Science** 356: 1172-1175.
- JOBIM, K.; VISTA, X. M.; GOTO, B. T. Updates on the knowledge of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycotina) in the Atlantic Forest biome – an example of very high species richness in Brazilian biomes. **Mycotaxon**, v. 133, n. 1, p. 1–17, 2018.
- JOHNSON, N. C.; TILMAN, D.; WEDIN, D. Plant and soil controls on mycorrhizal fungal communities. **Ecology**, v. 73, n. 6, p. 2034–2042, 1992.
- JOHNSON, N.C.; MILLER, R.M.; WILSON, G.W.T. 2017. Mycorrhizal Interactions With Climate, Soil Parent Material, and Topography. In: **Mycorrhizal mediation of soil. Fertility, structure, and carbon storage**. N. C. Johnson; C. Gehring; J. Jansa (Eds.) pp.47-66.
- KAPOS, V.; RHIND, J.; EDWARDS, M.; PRICE, M.F.; RAVILIOUS, C. 2000. Developing a map of the world's mountain forests. In: Price, M.F., Butt, N. (eds.) **Forests in sustainable mountain development: A state-of knowledge report for 2000**. Wallingford, CAB International, pp. 4-9.

KAWAHARA, A. et al. Nestedness in Arbuscular Mycorrhizal Fungal Communities along Soil pH Gradients in Early Primary Succession: Acid-Tolerant Fungi Are pH Generalists. **PLOS ONE**, v. 11, n. 10, p. e0165035, 18 out. 2016.

KEYMER, A. et al. Lipid transfer from plants to arbuscular mycorrhiza fungi. **eLife**, v. 6, p. 1–33, 20 jul. 2017.

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

KIVLIN, S.N.; LYNN, J.S.; KAZENEL, M.R.; BEALS, K.K.; RUDGERS, J.A. 2017. Biogeography of plant-associated fungal symbionts in mountain ecosystems: A meta-analysis. **Diversity and Distributions** 23: 1067-1077.

KLIRONOMOS, J. 2000. Host-specificity and functional diversity among arbuscular mycorrhizal fungi. In: Bell, C.R., Byrlinsky, M., Johnson-Green, P. (eds.) **Microbial biosystems: new frontiers. Proceedings of the 8th International Symposium on Microbial Ecology**. Halifax, Atlantic Canada Society for Microbial Ecology, pp. 845-851.

KÖRNER, C. 2004. Mountain Biodiversity, Its Causes and Function. **Ambio Special Report** 13: 11-17.

KÖRNER, C. 2007. The use of ‘altitude’ in ecological research. **Trends In Ecology And Evolution** 22(11): 569-574.

KÖRNER, C.; OHSAWA, M. 2005. Mountain Systems. In: Hassan, R., Scholes, R., Ash, N. (eds.) **Ecosystems and Human Well-being: Current State and Trends: Findings of the Condition and Trends Working Group of the Millennium Ecosystem Assessment**, Vol. 1. Washington, Island Press, 681- 716.

KRÖMER, T.; ACEBEY, A.; KLUGE, J.; KESSLER, M. 2013. Effects of altitude and climate in determining elevational plant species richness patterns: A case study from Los Tuxtlas, Mexico. **Flora** 208: 197-210.

LANDIS, F.C.; GARGAS, A.; GIVNISH, T.J. Relationships among arbuscular mycorrhizal fungi, vascular plants and environmental conditions in oak savannas. **New Phytol.** 2004, 164, 493–504.

LEHMANN, A.; LEIFHEIT, E. F.; RILLIG, M. C. Mycorrhizas And Soil Aggregation. In: Johnson, N.; Gehring, C.; Jansa, J. (Eds.). **Mycorrhizal Mediation Of Soil: Fertility, Structure, And Carbon Storage**. 1. Ed. Amsterdam: Elsevier, 2016. P. 241–262.

LEKBERG, Y.; KOIDE, R.T.; ROHR, J.R.; ALDRICH-WOLFE, L.; MORTON, J.B. 2007. Role of niche restrictions and dispersal in the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. **Journal of Ecology** 95: 95–105.

- LI, X. et al. Contribution of arbuscular mycorrhizal fungi of sedges to soil aggregation along an altitudinal alpine grassland gradient on the Tibetan Plateau. **Environmental Microbiology**, v. 17, n. 8, p. 2841–2857, ago. 2015.
- LI, X.; GAI, J.; CAI, X.; LI, X.; CHRISTIE, P.; ZHANG, F.; ZHANG, J. 2014. Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi associated with two co-occurring perennial plant species on a Tibetan altitudinal gradient. **Mycorrhiza** 24: 95-107.
- LI, X.; XU, M.; CHRISTIE, P.; LI, X.; ZHANG, J. 2018. Large elevation and small host plant differences in the arbuscular mycorrhizal communities of montane and alpine grasslands on the Tibetan plateau. **Mycorrhiza** 28:605–619.
- LIU, L.; HART, M.M.; ZHANG, J.; CAI, X.; GAI, J.; CHRISTIE, P.; LI, X.; KLIRONOMOS, J.N. 2015. Altitudinal distribution patterns of AM fungal assemblages in a Tibetan alpine grassland. **Microbiology Ecology** 91(7): 1-11.
- LOMOLINO, M.V. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. **Global Ecology & Biogeography** 10: 3-13.
- LOOBY, C.I.; MALTZ, M.R.; TRESEDER, K.K. 2016. Belowground responses to elevation in a changing cloud forest. **Ecology and Evolution** 6(7): 1996-2009.
- LÜCKING, R.; HAWKSWORTH, D.L. 2018. Formal description of sequence-based voucherless Fungi: promises and pitfalls, and how to resolve them. **IMA Fungus** 9(1): 143-166.
- LUGO, M. A.; FERRERO, M.; MENOYO, E.; ESTÉVEZ, M.C.; SIÑERIZ, F.; ANTON, A. 2008. Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Rhizospheric Bacteria Diversity Along an Altitudinal Gradient in South American Puna Grassland. **Microbiology Ecology** 55: 705-713.
- LUGO, M.A.; NEGRITTO, M.A.; JOFRÉ, M.; ANTON, A.; GALETTO, L. 2012. Colonization of native Andean grasses by arbuscular mycorrhizal fungi in Puna: a matter of altitude, host photosynthetic pathway and host life cycles. **Microbiology Ecology** 81: 455-466.
- MAHERALI, H.; KLIRONOMOS, J.N. Influence of Phylogeny on Fungal Community Assembly and Ecosystem Functioning. **Science** 2007, 316, 1746–1748.
- MANGALASSERY, S. et al. The effect of soil aggregate size on pore structure and its consequence on emission of greenhouse gases. **Soil and Tillage Research**, v. 132, p. 39–46, ago. 2013.
- MARINHO, F. et al. *Bulbospora minima*, a new genus and a new species in the Glomeromycetes from semi-arid Northeast Brazil. **Sydowia**, v. 66, n. 2, p. 313–323, 2014.
- MARINHO, F. et al. Checklist of arbuscular mycorrhizal fungi in tropical forests. **Sydowia**, v. 70, p. 107–127, 2018.

MARTIN, F.M.; UROZ, S.; BARKER, D.G. 2017. Ancestral alliances: Plant mutualistic symbioses with fungi and bacteria. **Science** 356: 1-9.

MARTINELLI, G. 2007. Mountain biodiversity in Brazil. **Revista Brasil. Bot.**, V.30, n.4, p.587-597.

MOEBIUS-CLUNE, D. J. et al. Arbuscular mycorrhizal fungi associated with a single agronomic plant host across the landscape: Community differentiation along a soil textural gradient. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 64, p. 191–199, set. 2013.

MOORA, M. et al. Anthropogenic land use shapes the composition and phylogenetic structure of soil arbuscular mycorrhizal fungal communities. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 90, n. 3, p. 609–621, dez. 2014.

MUNKVOLD, L.; KJØLLER, R.; VESTBERG, M.; ROSENDAHL, S.; JAKOBSEN, I. 2004. High functional diversity within species of arbuscular mycorrhizal fungi. **New Phytol** 164: 357–364.

O'BRIEN, E. M. Climatic Gradients in Woody Plant Species Richness: Towards an Explanation Based on an Analysis of Southern Africa's Woody Flora. **Journal of Biogeography**, v. 20, n. 2, p. 181, mar. 1993.

OEHL, F.; SILVA, D.K.A.; MAIA, L.C.; SOUSA, N.M.F.; VIEIRA, H.E.E.; SILVA, G.A. 2011a. *Orbispora* gen. nov., ancestral in the Scutellosporaceae (Glomeromycetes). **Mycotaxon** 116: 161-169.

OEHL, F.; SILVA, G.A.; GOTO, B.T.; SIEVERDING, E. 2011b. Glomeromycota: three new genera and glomoid species reorganized. **Mycotaxon** 116: 75-120.

OEHL, F.; LACZKO, E.; OBERHOLZER, H.R.; JANSÁ, J.; EGLI, S. 2017. Diversity and biogeography of arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural soils. **Biol Fertil Soils** 53:777–797.

OEHL, F.; PALENZUELA, J.; SÁNCHEZ-CASTRO, I.; KUSS, P.; SIEVERDING, E.; SILVA, G.A. 2012. *Acaulospora nivalis*, a new fungus in the Glomeromycetes, characteristic for high alpine and nival altitudes of the Swiss Alps. **Nova Hedwigia** 95:105–121.

OEHL, F.; SÝKOROVÁ, Z.; REDECKER D. et al. 2006. *Acaulospora alpina*, a new arbuscular mycorrhizal fungal species characteristic for high mountainous and alpine regions of the Swiss Alps. **Mycologia** 98: 286–294.

OKSANEN, J.; BLANCHET, F.G.; FRIENDLY, M.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; MCGLINN, D.; MINCHIN, P.R.; O'HARA, R.B.; SIMPSON, G.L.; SOLYMOS, P.; et al. **Vegan: Community Ecology Package**; R package version 2.5-3. 2019. Available online: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan> (accessed on 26 August 2019).

- ÖPIK, M.; DAVISON, J.; MOORA, M.; ZOBEL, M. 2014. DNA-based detection and identification of Glomeromycota: the virtual taxonomy of environmental sequences. **Botany** 92: 135-147.
- ÖPIK, M.; VANATOVA, A.; VANATOVA, E.; MOORA, M.; DAVISON, J.; KALWIJ, J. M.; REIER, Ü.; ZOBEL, M. 2010. The online database MaarjAM reveals global and ecosystemic distribution patterns in arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). **New Phytologist** 188: 223-241.
- PÄRTEL, M. et al. Historical biome distribution and recent human disturbance shape the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. **New Phytologist**, v. 216, n. 1, p. 227–238, out. 2017.
- PEREIRA, C.M.R. et al. Tropical forest type influences community assembly processes in arbuscular mycorrhizal fungi. **Journal of Biogeography**, 2018, p. jbi.13739, 6 nov. 2019.
- PEREIRA, C.M.R.; SILVA, D.K.A.; GOTO, B.T.; ROSENDAHL, S.; MAIA, L.C. 2018. Management practices may lead to loss of arbuscular mycorrhizal fungal diversity in protected areas of the Brazilian Atlantic Forest. **Fungal Ecology** v. 34, p. 50–58.
- PEREIRA, N. V.; SAFFORD, H. D.; BEHLING, H. Holocene vegetation and fire history of the Serra do Caparaó, SE Brazil. **The Holocene**, v. 22, n. 11, p. 1243–1250, 14 nov. 2012.
- QUEIROZ, L.P. de; CARDOSO, D.; FERNANDES, M.F.; MORO, M.F. 2017. Diversity and Evolution of Flowering Plants of the Caatinga Domain. In **Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America**; Silva, J.M.C. da, Leal, I.R., Tabarelli, M., Eds.; Springer, pp. 23–63.
- R CORE TEAM. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- RAHBEEK, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? **Ecography** 18: 200-205.
- READ, D.J.; HASELWANDTER, K. 1981. Observations on the Mycorrhizal Status of Some Alpine Plant Communities. **New Phytologist** 88: 341-352.
- REDECKER, D.; HIJRI, I.; WIEMKEN, A. 2003. Molecular Identification of Arbuscular Mycorrhizal Fungi In Roots: Perspectives And Problems. **Folia Geobotanica** 38: 113-124.
- RIBEIRO, J.H.C; FONSECA, C.R.; CARVALHO, F.A. 2017. The woody vegetation of quartzite soils in a mountain landscape in the atlantic forest domain (south-eastern brazil): structure, diversity and implications for conservation. **Edinburgh Journal Of Botany** 74 (1): 15–32.
- RIBEIRO, K.T.; MEDINA, B.M.O.; SCARANO, F.R. 2007. Species composition and biogeographic relations of the rock outcrop flora on the high plateau of Itatiaia, SE-Brazil. **Revista Brasil. Bot.**, v. 30, n.4, p.623-639.

RODAL, M.J.N.; NASCIMENTO, L.M. do. 2002. Levantamento florístico da floresta serrana da reserva biológica de Serra Negra, microrregião de Itaparica, Pernambuco, Brasil. **Acta Bot. Brasilica**, 16, 481–500.

RUOTSALAINEN, A.L.; VÄRE, H.; OKSANEN, J.; TUOMI, J. 2004. Root Fungus Colonization along an Altitudinal Gradient in North Norway. **Arctic, Antarctic, and Alpine Research** 36(2): 239-243.

SAFFORD, H. D. Brazilian Paramos I. An introduction to the physical environment and vegetation of the campos de altitude. **Journal of Biogeography**, v. 26, n. 4, p. 693–712, jul. 1999a.

SAFFORD, H. D. Brazilian Páramos II. Macro- and mesoclimate of the campos de altitude and affinities with high mountain climates of the tropical Andes and Costa Rica. **Journal of Biogeography**, v. 26, n. 4, p. 713, jul. 1999b.

SCHAEFER, C.E.G.R.; CORRÊA, G.R.; CANDIDO, H.G.; ARRUDA, D.M.; NUNES, J.A.; ARAUJO, R.W.; RODRIGUES, P.M.S.; FERNANDES FILHO, E.I.; PEREIRA, A.F.S.; BRANDÃO, P.C.; NERI, A.V. 2016. The physical environment of rupestrian grasslands (Campos Rupestres) in Brazil: geological, geomorphological and pedological characteristics, and interplays. In: Fernandes, G.W. (ed). **Ecology and conservation of mountaintop grasslands in Brazil**. Springer, Berlin, pp 15–53.

SCHEER, M.B.; MOCOCHINSKI, A.Y. Upper montane grassland structure within six subranges of Serra do Mar, Southern Brazil. **Hoehnea**, v. 43, n. 3, p. 401–435, set. 2016.

SCHENCK, N.C.; PÉREZ, Y. 1990. Manual for the identification of VA mycorrhizal fungi. 3^o ed. **Synergistic Publications**, Gainesville. 286 p.

SCHMIDT, S.K.; SOBIENIAK-WISEMAN, L.C.; KAGEYAMA, S.A.; HALLOY, S.R.P.; SCHADT, C.W. 2008. Mycorrhizal and Dark-Septate Fungi in Plant Roots above 4270 Meters Elevation in the Andes and Rocky Mountains. **Arctic, Antarctic, and Alpine Research** 40(3): 576-583.

SHI, Z.; WANG, F.; ZHANG, K.; CHEN, Y. 2014. Diversity and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi along altitudinal gradients in Mount Taibai of the Qinling Mountains. **Canadian Journal of Microbiology** 60(12): 811-818.

SILVA, F. C. DA. **Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes**. 2. ed. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 2009.

SILVA, I. R. DA et al. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi along an environmental gradient in the Brazilian semiarid. **Applied Soil Ecology**, v. 84, p. 166–175, 2014.

SILVA, J.M.C. da; BARBOSA, L.C.F.; LEAL, I.R.; TABARELLI, M. 2017. The Caatinga: Understanding the Challenges. In **Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America**; Silva, J.M.C. da, Leal, I.R., Tabarelli, M., Eds. Springer,; pp. 3–19.

SMITH, S.; READ, D. Mycorrhizal Symbiosis. 3. ed. San Diego: Academic Press, 2008.

SOUSA, N. M. F. et al. Predictors of Arbuscular Mycorrhizal Fungal Communities in the Brazilian Tropical Dry Forest. **Microbial Ecology**, v. 75, n. 2, p. 447–458, 2018.

SOUZA, M.J.N. de; OLIVEIRA, V.P.V. de. Os enclaves úmidos e sub-úmidos do semi-árido do nordeste brasileiro. **Mercat. Rev. Geogr. UFC**. 2006, 5, 85–102.

SPEHN, E. 2011. Effects of climate change and how to manage them. **ICIMOD periodical** 60:40-43.

STÜRMER, S.L.; SIQUEIRA, J.O. 2008. Diversidade de Fungos Micorrízicos Arbusculares em Ecossistemas Brasileiros. In: Moreira, F.M.S., Siqueira, J.O., Brussaard L. (Orgs.). **Biodiversidade do Solo em Ecossistemas Brasileiros**. Lavras: UFLA, p. 537-583.

STÜRMER, S.L.; OLIVEIRA, L.Z.; MORTON, J.B. Gigasporaceae versus Glomeraceae (phylum Glomeromycota): A biogeographic tale of dominance in maritime sand dunes. **Fungal Ecol.** 2018, 32, 49–56.

TABARELLI, M.; SILVA, J.M.C. da. 2003. Áreas e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da Caatinga. In: **Ecologia e Conservação da Caatinga**; Leal, I.R., Tabarelli, M., Silva, J.M.C. da, Eds.; Editora Universitária da UFPE: Recife, pp. 777–796.

TEDERSOO, L.; SÁNCHEZ-RAMÍREZ, S.; KÖLJALG, U.; BAHRAM, M.; DÖRING, M.; SCHIGEL, D.; MAY, T.; RYBERG, M.; ABARENKOV, K. 2018. High-level classification of the Fungi and a tool for evolutionary ecological analyses. **Fungal Diversity** 90: 135-159.

TEDESCO, M.J.; GIANELLO, C.; BISSANI, C.A.; BOHNEN, H.; VOLKWEISS, S.J. **Análises de solo, plantas e outros materiais**; 2nd ed.; Universidade Federal do Rio Grande do Sul: Porto Alegre, 1995.

VÁLYI, K.; MARDHIAH, U.; RILLIG, M.C.; HEMPEL, S. 2016. Community assembly and coexistence in communities of arbuscular mycorrhizal fungi. **The ISME Journal** 10: 2341-2351.

VÄRE, H.; VESTBERG, M.; OHTONEN, R. 1997. Shifts in Mycorrhiza and Microbial Activity along an Oroarctic Altitudinal Gradient in Northern Fennoscandia. **Arctic and Alpine Research** 29(1): 93-104.

VARELA-CERVERO, S. et al. The composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities differs among the roots, spores and extraradical mycelia associated with five Mediterranean plant species. **Environmental Microbiology**, v. 17, n. 8, p. 2882–2895, ago. 2015.

VELÁZQUEZ, M.S.; STÜRMER, S.L.; BRUZONE, C.; FONTENLA, S.; BARRERA, M.; CABELLO, M. 2016. Occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi in high altitude sites of the Patagonian Altoandina region in Nahuel Huapi National Park (Argentina). **Acta Botanica Brasílica** 30: 521-531.

VERESOGLOU, S.D.; CARUSO, T.; RILLIG, M.C. Modelling the environmental and soil factors that shape the niches of two common arbuscular mycorrhizal fungal families. **Plant Soil** 2013, 368, 507–518.

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

VIEIRA, L.C.; DA SILVA, D.K.A.; DA SILVA, I.R.; Gonçalves, C.M.; DE ASSIS, D.M.A.; OEHL, F.; DA SILVA, G.A. Ecological aspects of arbuscular mycorrhizal fungal communities in different habitat types of a Brazilian mountainous area. **Ecol Res.** v.34, p. 182–192, 2019.

WAHL, A.-L.; SPIEGELBERGER, T. Arbuscular mycorrhizal fungi in changing mountain grassland ecosystems: a challenge for research. **Botany**, v. 94, n. 6, p. 435–458, jun. 2016.

WETZEL, K.; SILVA, G.; MATCZINSKI, U.; OEHL, F.; FESTER, T. 2014. Superior differentiation of arbuscular mycorrhizal fungal communities from till and no-till plots by morphological spore identification when compared to T-RFLP. **Soil Biology & Biochemistry** 72: 88-96.

ZAMORA, J.C.; SVENSSON, M.; KIRSCHNER, R.; OLARIAGA, I.; RYMAN, S.; PARRA, L.A.; GEML, J.; ROSLING, A. et al. 2018. Considerations and consequences of allowing DNA sequence data as types of fungal taxa. **IMA Fungus** 9(1): 167–175.

ZHANG, Y.; GUO, L.-D.; LIU, R.-J. Survey of arbuscular mycorrhizal fungi in deforested and natural forest land in the subtropical region of Dujiangyan, southwest China. **Plant and Soil**, v. 261, n. 1/2, p. 257–263, abr. 2004.

ZHAO, H. et al. Species diversity and drivers of arbuscular mycorrhizal fungal communities in a semi-arid mountain in China. **PeerJ**, v. 5, p. e4155, 8 dez. 2017.

ZOBEL, M.; ÖPIK, M. 2014. Plant and arbuscular mycorrhizal fungal (AMF) communities— which drives which? **Journal of Vegetation Science** 25: 1133-1140.

ZUBEK, S.; BŁASZKOWSKI, J.; DELIMAT, A.; TURNAU, K. 2009. Arbuscular Mycorrhizal and Dark Septate Endophyte Colonization along Altitudinal Gradients in the Tatra Mountains. **Arctic, Antarctic, and Alpine Research** 41(2): 272-279.

APÊNDICE A – ARTIGO 1 PUBLICADO NA REVISTA MICROBIAL ECOLOGY

Microbial Ecology (2019) 78:904–913
<https://doi.org/10.1007/s00248-019-01354-2>

PLANT MICROBE INTERACTIONS



Edaphic Factors Influence the Distribution of Arbuscular Mycorrhizal Fungi Along an Altitudinal Gradient of a Tropical Mountain

Larissa Cardoso Vieira¹ · Danielle Karla Alves da Silva² · Mayara Alice Correia de Melo¹ · Indra Elena Costa Escobar¹ · Fritz Oehl³ · Gladstone Alves da Silva¹

Received: 30 November 2018 / Accepted: 4 March 2019 / Published online: 11 April 2019
 © Springer Science+Business Media, LLC, part of Springer Nature 2019

Abstract

Changes in relief in montane areas, with increasing altitude, provide different biotic and abiotic conditions, acting on the species of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF). The objective of this work was to determine the influence of altitude, edaphic factors, and vegetation on the AMF species in a mountainous area. The list of AMF species was obtained from morphological identification of the spores, with 72 species recovered from field samples and trap cultures. Lower levels of Shannon's diversity occurred only at lower altitude; however, there was no difference in AMF richness. The structure of the AMF assembly between the two highest altitudes was similar and differed in relation to the lower altitude. There was variation in the distribution of AMF species, which was related to soil texture and chemical factors along the altitude gradient. Some species, genera, and families were indicative of a certain altitude, showing the preference of fungi for certain environmental conditions, which may aid in decisions to conserve montane ecosystems.

Keywords Glomeromycota · Biodiversity · Species richness · Mountain ecosystems · Rupestrian grassland

Introduction

Environments of altitude represent places differentiated by ecological conditions contrasting with those of their surroundings. As altitude increases, changes occur in the climate, relief, and soil, which are determinant for the diversity of mountainous areas and provide different compositions of species at each altitude [1, 2]. These environmental modifications form

altitudinal gradients in the mountains, being useful to understand which conditions are related to the distribution of richness and diversity of organisms.

The type of substrate that supplies montane soils is decisive for the formation and modeling of the relief, which determines the plants that will be able to develop in these areas [3]. Plant adaptation in mountainous areas depends on the nutrients released by chemical, physical, and biological demineralization [4]. In this sense, arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) are microorganisms present in the soil and plant roots that help plant hosts through mycorrhizal association.

AMF are biotrophic for most plant species and depend on plant hosts [5], as they need the carbohydrates and lipids supplied by the plant, which are used as a source of carbon [6], which is necessary for the metabolism of the fungus. On the other hand, the fungus assists the plant with water and nutrients, so the relationship between plant and AMF is mutualistic due to the exchange of benefits among the symbionts [5]. These microorganisms are considered multifunctional in ecosystems [7], as they contribute to increased resistance against drought, protection against plant pathogens [5], and stability of soil and plants in the substrate by the formation of

✉ Larissa Cardoso Vieira
 vieiralarissav@gmail.com

¹ Departamento de Micologia, Laboratório de Micorrizas, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Prof. Nelson Chaves s/n. Cidade Universitária, CEP 50670-420, Recife, Pernambuco, Brazil

² Centro de Ciências Aplicadas e Educação, Campus IV, Departamento de Engenharia e Meio Ambiente, Universidade Federal da Paraíba, Av. Santa Elizabeth s/n. CEP 56300-990, Rio Tinto, Paraíba, Brazil

³ Agroscope, Competence Division for Plants and Plant Products, Ecotoxicology, Schloss 1, CH-8820 Wädenswil, Switzerland

APÊNDICE B – ARTIGO 2 PUBLICADO NA REVISTA PLANTS



Article

Changes in an Arbuscular Mycorrhizal Fungi Community Along an Environmental Gradient

Larissa Cardoso Vieira ^{1,*} , Danielle Karla Alves da Silva ², Indra Elena Costa Escobar ¹,
 Juliana Maria da Silva ³, Ingrid Andr ssa de Moura ³, Fritz Oehl ⁴ and Gladstone Alves da Silva ¹

¹ Programa de P s-Gradua  o em Biologia de Fungos, Departamento de Micologia, Universidade Federal de Pernambuco, Avenida da Engenharia, s/n, Recife, PE 50740-600, Brazil; indraescobar@gmail.com (I.E.C.E.); gladstonesilva@yahoo.com (G.A.d.S.)

² Programa de P s-Gradua  o em Ecologia e Monitoramento Ambiental, Departamento de Engenharia e Meio Ambiente, Universidade Federal da Para ba, Av. Santa Elisabete, s/n, Centro, Rio Tinto, PB 58297-000, Brazil; daniellekarras@yahoo.com.br

³ Departamento de Micologia, Universidade Federal de Pernambuco, Avenida da Engenharia, s/n, Recife, PE 50740-600, Brazil; jumariaufpe@gmail.com (J.M.d.S.); ingridandressa.31@gmail.com (I.A.d.M.)

⁴ Agroscope, Competence Division for Plants and Plant Products, Ecotoxicology, M ller-Thurgau-Strasse 29, CH-8820 W denswil, Switzerland; fritz.oehl@gmail.com

* Correspondence: vieiralarissav@gmail.com

Received: 20 November 2019; Accepted: 29 December 2019; Published: 1 January 2020

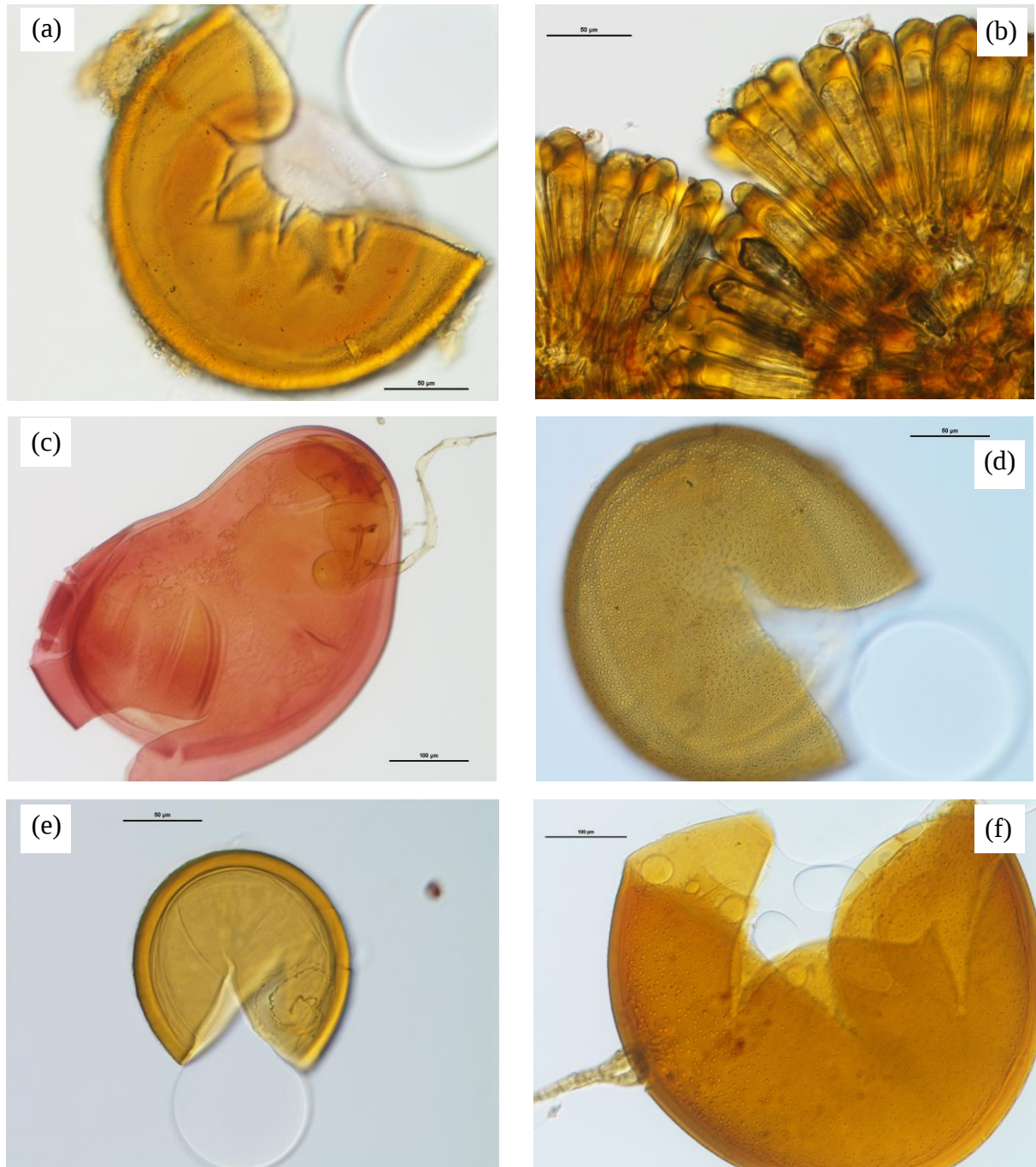


Abstract: Gradual environmental changes are determining factors in the disposition of plants and associated organisms, such as arbuscular mycorrhizal fungi (AMF). The objective of this study was to evaluate the AMF species communities in a tropical semi-arid region of NE Brazil under decreasing clay content at a mountain top area forming a vegetative mosaic of dry forests, savanna-like shrubland and humid montane forests. Through field and trap culture samples, 80 species of AMF were identified belonging to 25 genera, of which *Acaulospora* and *Glomus* were the most representative. In general, representatives of the order Gigasporales were indicators of sites with lower clay content and showed greater abundance in these sites. As expected, less richness was found in the site with higher clay content, but there was no variation in the Shannon-Weaver index in the gradient studied. The areas showed different assemblies of AMF among the sites with higher and lower clay content, and the main factors structuring the species were carbon, clay and potential acidity. In addition, field samples and trap cultures showed different assemblies; through the use of cultures it was possible to detect additional species. Soil properties have been found to be determinants for the distribution of these microorganisms and further studies in different vegetation types can help to understand the ecological preferences of AMF species.

Keywords: dry forests; Glomeromycota; edaphic properties; Tropics

1. Introduction

Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) are present in the soil in the form of spores and extraradicular hyphae, as well as in the roots of plants with which they form a mutualistic association. AMF receive carbohydrates and lipids necessary for their survival through the plants, in exchange they increase the availability of water and nutrients for the host [1,2]. Fungi obtain these resources for plants with greater efficiency, leading to an increase in plant productivity [3]. AMF are also important for soil because they promote the formation of aggregates through the action of extraradicular mycelia [4], and are able to improve soil structure by stabilizing the particles into larger and more stable structures [5]. Thus, they are relevant for agricultural areas and natural ecosystems, performing important functions for soil conservation by reducing erosion, recovering degraded areas and storing carbon in the soil [6].

APÊNDICE C – ESPÉCIES DE FMA IDENTIFICADAS NA ÁREA DE ESTUDO

Fotomicrografias das espécies de FMA identificadas na Serra do Ponto (Brejo da Madre de Deus): (a) *Acaulospora spinosa*; (b) *Sclerocystis clavispora*; (c) *Fuscutata savannicola*; (d) *Scutellospora tepuiensis*; (e) *Orbispora pernambucana*; (f) *Gigaspora margarita*.