

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

NATÁLIA MIRELLY FERREIRA DE SOUSA

**DIVERSIDADE E DISTRIBUIÇÃO POTENCIAL DE FUNGOS MICORRÍZICOS
ARBUSCULARES NA REGIÃO SEMIÁRIDA DO BRASIL**

**Recife
2018**

NATÁLIA MIRELLY FERREIRA DE SOUSA

**DIVERSIDADE E DISTRIBUIÇÃO POTENCIAL DE FUNGOS MICORRÍZICOS
ARBUSCULARES NA REGIÃO SEMIÁRIDA DO BRASIL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração em Biotecnologia, da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas.

Orientadora: Dra. Leonor Costa Maia (UFPE)

Co-orientador: Fritz Oehl (Agroscope-ART, Zürich-Switzerland)

Recife

2018

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

Souza, Natália Mirelly Ferreira de
Diversidade e distribuição potencial de fungos micorrízicos arbusculares na região
semiárida do Brasil / Natália Mirelly Ferreira de Souza. – 2018.

107 f. : il.

Orientadora: Leonor Costa Maia

Coorientador: Fritz Oehl.

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de
Biotecnologia. Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas, Recife,
2018.

Inclui referências e apêndice.

1. Fungos 2. Plantas da caatinga 3. Ecologia da caatinga I. Maia, Leonor
Costa (orientadora) II. Oehl, Fritz (coorientador) III. Título.

579.5

CDD (22.ed.)

UFPE/CB – 2018 - 079

NATÁLIA MIRELLY FERREIRA DE SOUSA

**DIVERSIDADE E DISTRIBUIÇÃO POTENCIAL DE FUNGOS
MICORRÍZICOS ARBUSCULARES NA REGIÃO SEMIÁRIDA DO BRASIL**

Tese apresentada ao programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Federal de Pernambuco, como pré-requisito para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas.

Aprovada em 19.02.2018

COMISSÃO EXAMINADORA

Dr.^a Leonor Costa Maia
(Orientador – Universidade Federal de Pernambuco)

Dr.^a Maria de Jesus Nogueira Rodal
(Universidade Federal Rural de Pernambuco)

Dr.^a Iolanda Ramalho da Silva
(Universidade Federal de Pernambuco)

Dr. Francisco Adriano de Souza
(Embrapa - Milho e Sorgo)

Dr. Vitor Xavier de Lima
(Universidade Federal de Pernambuco)

AGRADECIMENTOS

Deus por ter me concedido a oportunidade de vivenciar a experiência de fazer e completar o doutorado em Ciências Biológicas.

Aos meus pais Isabel Cristina Ferreira de Sousa e Severino Ramos de Souza pelo amor, carinhos, e cuidados a mim dedicado, por terem alimentado minha vontade de torna-me Doutora e por terem estado ao meu lado nessa busca.

Aos grandes amigos Camilla Maciel, Débora Bittencourt, Raissa Vila Nova, Lidi Santos, Cinthia Neri, Dione Ventura, Ingrid Lino, Raquel Romana, Sueny Silva, Isabelle Albuquerque, Monique Barbosa por surgirem e se tornarem importantes em minha vida e hoje serem responsáveis por muito do que sou, e por terem me estendido os braços, cedidos os ouvidos, me acolhido e aconselhado, me descontraindo e serem as pessoas maravilhosas que são além de ótimos companheiros de Vida.

Ao companheiro André Kugel, pelo dedicado apoio e carinhos dados ao longo desse caminho de Graduação, muito obrigada a você e a sua família.

Aos queridos Guilherme Cavazzani e Lucas Godoy Chicarelli por terem subido pedras comigo e viajado para as coletas.

A minha orientadora, Professora Leonor C. Maia pela oportunidade, incentivo, confiança e apoio.

Ao laboratório de Micorrizas e todos os colegas.

Ao Professor Matthias Rillig por ter me acolhido em seu laboratório em Berlim, e a todos os colegas e colaboradores, muito obrigada, experiências ímpares.

Aos amigos que a vida nos dar, Corrie Bartelheimer, Abel Machado, Daniel Lamel, Estela Gretenkord, Ivan da Costa Marques pelos carinhos e apoio em Berlim.

A todos os colegas do Departamento de Micologia, em especial Rafael Vilela, Diogo Xavier, Pamella Ximenes, Daniela Buonafina, Sérgio Mendes, Inácio Pascoal a todos os amigos e colegas que estiveram presentes na vida me fazendo vencer e dar mais esse grande passo, muito obrigada.

RESUMO

A investigação do papel nicho na distribuição dos fungos micorrízicos arbusculares pode revelar a assembleia de fatores dirigindo os padrões de colonização em grande escala, e apoiar inferências sobre as respostas da comunidade de FMA às mudanças ambientais. Este trabalho foi desenvolvido com base em dados morfológicos, moleculares e dados publicados das espécies de FMA, amostrados ao longo de um gradiente latitudinal cobrindo a região semiárida brasileira. Topo e bases de Inselbergs foram amostrados e a diversidade de FMA nesses afloramentos se apoiou em características morfológicas das espécies. Também procurou-se entender a importância do tipo de habitat dos FMA (solo e raízes), no padrão distribuição desses simbiontes com os dados moleculares. Por último, com meta dados e resultados obtidos nesta, buscou-se identificar preditores isolados da distribuição dos FMA na região semiárida. A interpretação dos dados foi baseada em resultados gerados por modelos estatísticos e modelos preditivos os quais consideraram, distribuição, diversidade e estrutura da comunidade fúngica. Nossos resultados revelam os fatores climáticos e do solo dirigindo a distribuição dos FMA em escala regional e o papel do tipo de habitat do fungo (solo e raízes), em diferenciar os padrões de diversidade. Esses resultados mostram bases para entender o papel funcional dos FMA em ecossistemas semiáridos e suportam futuros estudos em ecologia de FMA.

Palavras-chave: Arbuscular. Distribuição. Ecologia de comunidade. Modelagem. Semiárido.

ABSTRACT

The investigation of niche role on distribution of arbuscular mycorrhizal fungi can reveal the factors driving patterns of large-scale colonization, and support inferences about FMA community responses to environmental changes. This thesis was developed based on morphological, molecular and published data of FMA, sampled along a latitudinal gradient covering the Brazilian semi-arid region. Top and surrounding area of the Inselbergs were sampled and the diversity of AMF on these outcrops FMA was based in morphological characteristics of species. Also tried to understand the importance of the type of habitat of the FMA (soil and roots), in the distribution pattern of these symbionts, based on the molecular data. Finally, with meta data and previous results obtained in this thesis, we sought to identify predictors of insulated distribution of FMA in the semi-arid region. The interpretation of the data was based on results generated by statistical models and predictive models which considered, distribution, diversity, and the fungal community structure. Our results reveal climatic and soil factors driving the distribution of AMF on a regional scale and the role of habitat type of fungi (soil and roots), in differentiating diversity patterns of AMF. These results show the basis for understanding the functional role of the FMA in semi-arid ecosystems and to support future studies of AMF ecology.

Key-words: Arbuscular. Community ecology. Distribution. Modelling. Semiarid.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1** - Pontos de amostragem de solo na região semiárida do Brasil..... 34
- Figura 2** - Mapa da Floresta tropical seca do Brasil mostrando os sítios dos estudos coletados incluídos nas análises..... 36
- Figura 3** - Distribuição do número relativo de OTUs, número absoluto e relativo de famílias de FMA no solo e raízes ao longo de gradiente latitudinal na floresta tropical seca no Brasil..... 57
- Figura 4** - Curva de acumulação da riqueza de FMA (OTUs) observada e estimada no solo e raízes amostrados..... 58
- Figura 5** - Riqueza de FMA no solo e raízes ao longo do gradiente latitudinal da floresta tropical seca no Brasil. (A) riqueza interpolada ao longo do gradiente latitudinal usando algoritmo (IDW) em células de 1 x 1 km. Cores quentes: OTUs – locais ricos, cores frias: poucas OTUs; (B) Diferenças na riqueza de FMA – número de OUT; (C) diversidade– número efetivo de OTUs, representado pela exponencial do índice de diversidade de Shannon – Weiver. Médias (linhas sólidas), interquartil ('boxes'), faixas menor-maiores ('whiskers') e valores de 'outliers' (pontos) são mostrados. Letras diferentes representam diferenças significativas pelo 'general linear model' (GLM), com posterior teste 'post-hoc' de múltiplas comparações de Tukey ($P < 0.05$)..... 59
- Figure 6** - Distribuição das OTUs mais abundantes por habitat (soil e raiz) ao longo de gradiente latitudinal na floresta tropical seca no Brasil. Os tamanhos dos quadrados representam a abundancia relativa média de OTUs (eixo y). A abundancia relativa das OTUs é mostrada por nome das localidades, orientadas do Norte (lado esquerdo) para latitudes Sul (lado direito)..... 62
- Figura 7** - Similaridade das comunidades de FMA no solo e raízes ao longo de gradiente latitudinal na floresta tropical seca no Brasil. (A) Decaimento da distância da similaridade entre latitudes. Os 'plot' mostram decaimento na similaridade das comunidades de AMF (o inverso do índice de Bray-Curtis)

em relação à distância espacial (distância Euclidiana). Os triângulos e linhas representam resultados significativos das comunidades de FMA no solo (Mantel test - Roots: $r = 0.08$, $P = 0.06$; Soil: $r = 0.09$, $P = 0.02$). (B) Similaridade na comunidade de FMA (pontuação no eixo 1 da ordenação NMDS) ao longo de gradiente latitudinal (Adonis: Raíz x Soilo: $F = 2.39$, $R^2 = 0.03$, $P < 0.001$; Roots vs. Latitude: $F = 1.2$; $R^2 = 0.17$; $P = 0.04$. Soil vs. Latitude: $F = 1.9$; $R^2 = 0.05$; $P < 0.001$). A pontuação da ordenação no eixo 1 foi plotada no mapa através do algoritmo de interpolação (IDW) em células de 1×1 km. Cores similares indicam que as comunidades de FMA (solo e raízes) são ecologicamente similares em termos de composição de espécies. Os pontos representam os locais amostrados..... 64

Figura 8 - Diversidade beta entre os pares de amostras usando homogeneidade multivariada de dispersão de grupos, com base na distância de Bray-Curtis. PCoA baseado no centroide das distâncias dos grupos (solo e raízes. $F = 5.26$, $P = 0.02$)..... 65

Figura 9 - Gráfico de ordenação NMDS mostrando as diferenças na composição das comunidades de FMA entre os habitats do solo e raízes. As variáveis ambientais com correlações significativas com as comunidades de FMA são mostradas indicando a direção da influência das variáveis ambientais (Raízes - Precipitation: axis 1 = -0.11, axis 2 = 0.54, $r^2 = 0.3$, $P = 0.004$; N: axis 1 = -0.04, axis 2 = 0.59, $r^2 = 0.36$, $P = 0.002$; Solo - Precipitation: axis 1 = -0.37, axis 2 = 0.25, $r^2 = 0.2$, $P = 0.03$; N: axis 1 = 0.20, axis 2 = -0.34, $r^2 = 0.2$, $P = 0.02$; P: axis 1 = 0.34, axis 2 = -0.18, $r^2 = 0.15$, $P = 0.07$; C: axis 1 = 0.41, axis 2 = -0.004, $r^2 = 0.17$, $P = 0.06$)..... 66

Figura 10 - Distribuição relativa do número de famílias de FMA no solo e raízes, amostrados ao longo dos locais de estudo na floresta tropical seca do Brasil..... 68

Figura 11 - Ranking de modelos, exibindo as contribuições relativas das variáveis de acordo com uma média do conjunto de modelos. A importância das variáveis é usada para classificar a relevância máxima das variáveis

explicativas, indicando a probabilidade relativa de cada variável pertencer ao conjunto do melhor modelo (com incerteza reduzida). O eixo y mostra a posição média de cada preditor em todas as ordens de FMA (com valores mais altos correspondendo à maior contribuição). A importância de cada variável foi calculada como a soma dos pesos para todos os modelos, onde cada variável particular aparece com um valor Akaike. Caixas estendem de 25 a 75 %, linhas de centro representam a mediana e 'whiskers' mostram os valores mínimos e máximos em cada preditor..... 69

Figura 12 - 'Boxplot' da variância da permutação explicada pelo modelo utilizando o Random Forest, e mostrando a faixa de contribuição de cada variável para as ordens de FMA. Resultados das análises com o Random Forest identificam as melhores variáveis ambientais que preveem corretamente a distribuição dos FMA na floresta tropical seca no Brasil. O eixo y mostra a posição média de cada preditor para todas as ordens de FMA (valores mais altos correspondendo a maior contribuição). Caixas coloridas representam a região entre os 25 e 75%, linhas horizontais em negrito (mediana)..... 73

Figura 13 - Ordens de classificação de desempenho de todos os preditores de acordo com a taxa de seleção global (uso) em todos os modelos de fungos micorrízicos arbusculares. O eixo x mostra a importância de variáveis (diminuição média de precisão do modelo Random Forest – dados permutados aleatoriamente) classificados a partir do predictor ambiental inferior (ou seja, as variáveis que menos contribuíram para distribuição de ordem AMF) na floresta tropical seca do Brasil..... 73

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Localização, dados ambientais amostrados nos afloramentos rochosos e dados bióticos citados pela literatura nas áreas de coleta no semiárido do Brasil.....	38
Tabela 2 - Propriedades dos solos nos topos (Top) e bases (bot) dos Inselbergs na Floresta tropical seca do Brasil.....	47
Tabela 3 - Riqueza de espécies e abundância de esporos dos FMA nas áreas e na parte superior e inferior (bot) de Inselbergs em locais da floresta tropical seca no Brasil.....	52
Tabela 4 - Espécies de FMA indicadoras em solo e raízes em gradiente latitudinal na floresta tropical seca brasileira.....	63
Tabela 5 - Variáveis do clima e propriedades do solo (média \pm SE) em gradiente latitudinal na floresta tropical seca brasileira.....	66
Tabela 6 - Resumo dos resultados do 'model averaging': efeitos de cada parâmetro (variáveis) na distribuição de famílias de FMA na floresta tropical seca no Brasil.....	70
Tabela 7 - Resumo dos resultados do 'model averaging': efeitos de cada parâmetro (variáveis) na distribuição de ordens dos FMA na floresta tropical seca no Brasil. Valores de importância exibidos na figura 2.....	71
Tabela 8 - 'Model averaged', mostrando os coeficientes dos preditores que foram mostrados na figura 10, descrevendo a proporção das ordens de FMA relacionadas com os parâmetros estimados.....	71
Tabela 9 - Valores de importância do modelo utilizando 'Random Forest' para as variáveis do clima e solo, calculadas como o número de vezes que uma variável particular contribuiu para a correta classificação de um parametro.....	74

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	14
1.1 OBJETIVOS	15
2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	16
2.1 FLORESTA TROPICAL SECA.....	16
2.2 AFLORAMENTOS ROCHOSOS: <i>INSELBERGS</i>	17
2.3 FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES (ASPECTOS GERAIS E DISTRIBUIÇÃO).....	21
2.3.1 Origem, evolução e classificação	21
2.3.2 Os benefícios da simbiose micorrízica arbuscular	24
2.3.3 Os ‘drivers’ da distribuição dos fungos micorrízicos arbusculares	26
2.4 FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES EM AMBIENTES SEMIÁRIDOS.....	30
2.5 FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES EM AFLORAMENTOS ROCHOSOS	33
3 MATERIAL E MÉTODOS	35
3.1 ÁREAS DE ESTUDO	35
3.2 AMOSTRAGEM	36
3.2.1 Aquisição de metadados	36
3.2.2 Variáveis Bioclimáticas e Edáficas	38
3.3 EXTRAÇÃO DE GLOMEROSPOROS E IDENTIFICAÇÃO DAS ESPÉCIES	41
3.4 PREPARAÇÃO DAS AMOSTRAS PARA SEQUENCIAMENTO	41
3.5 DELINEAMENTO DAS ‘OPERATIONAL TAXONOMIC UNIT’ (OTU).....	42
3.4 ANÁLISE DE DADOS.....	43
3.4.1 Análises estatísticas dos dados morfológicos	43
3.4.2 Análises estatísticas dos dados moleculares	45

3.4.3 Análises estatísticas dos metadados	46
4 RESULTADOS.....	50
4.1 PREDITORES DA COMUNIDADE DE FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES NA FLORESTA TROPICAL SECA DO BRASIL.....	50
4.1.1 Diversidade de FMA em ‘Inselbergs’	50
4.1.2 Preditores da estrutura das comunidades de FMA	51
4.2 MUDANÇA NO PADRÃO DE DISTRIBUIÇÃO DOS FMA DE ACORDO COM O TIPO DE HABITAT NA FLORESTA TROPICAL SECA	57
4.3 SOLO E CLIMA DIRIGEM A DISTRIBUIÇÃO DOS FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES NA FLORESTA TROPICAL SECA DO BRASIL.....	68
4.3.1 Status dos FMA na Floresta Tropical Seca do Brasil - Metadados .	68
4.3.2 ‘Drivers’ da distribuição dos FMA	69
5 DISCUSSÃO	76
5.1 PREDITORES DA COMUNIDADE DE FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES NA FLORESTA TROPICAL SECA DO BRASIL.....	76
5.2 MUDANÇA NO PADRÃO DE DISTRIBUIÇÃO DOS FMA DE ACORDO COM O TIPO DE HABITAT NA FLORESTA TROPICAL SECA	76
5.3 SOLO E CLIMA DIRIGEM A DISTRIBUIÇÃO DOS FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES NA FLORESTA TROPICAL SECA DO BRASIL.....	83
6 CONSIDERAÇÕES GERAIS	88
REFERÊNCIAS.....	90
APÊNDICE A – INFORMAÇÕES SOBRE ARTIGO PUBLICADO.....	107

1 INTRODUÇÃO

O sub-filo Glomeromycotina congrega os fungos micorrízicos arbusculares (FMA), organismos biotróficos obrigatórios que se associam com mais de 80% das plantas vasculares. Dentre as associações micorrízicas a do tipo arbuscular é a mais importante e mais ancestral. Há registros que datam de 600 milhões de anos, os quais indicam que a presença desses fungos foi um dos determinantes para a conquista do ambiente terrestre pelas plantas (REDECKER *et al.* 2000). No entanto, a origem da simbiose micorrízica não é conhecida, sabendo-se apenas que evoluiu de ambientes úmidos a partir da relação entre fungos e cianobactérias (BRUNDRETT 2002).

Os FMA possuem ampla distribuição geográfica, colonizando todos os ambientes terrestres com maior diversidade nos ecossistemas tropicais (READ 1991). Diferenças de ocorrência para os diversos grupos de FMA podem ser explicadas por fatores edáficos do solo, hospedeiro, clima e por características intrínsecas da espécie; no entanto, informações sobre a extensão da influência desses fatores sobre a comunidade de fungos micorrízicos ainda são escassas. Por outro lado, alguns autores defendem a ideia de que a distribuição dos FMA acompanha a distribuição da comunidade de plantas nos diferentes biomas (KIVLIN *et al.* 2011; ÖPIK *et al.* 2010) e que fatores responsáveis por influenciar a comunidade vegetal, estariam indiretamente ligados a comunidades dos seus simbioses.

A partir dessas questões, busca-se entender os mecanismos responsáveis pelo surgimento, distribuição e manutenção da diversidade de microrganismos, tais como especiação, extinção, dispersão e interação entre as espécies (MARTINY *et al.* 2006). Estudos de biogeografia têm sido recentemente aplicados a microrganismos, grupo pouco estudado nesse aspecto, devido às limitações de cultivo e detecção (MARCO-JÚNIOR; SIQUEIRA 2009). Esses estudos contribuem para o entendimento dos padrões responsáveis pelo surgimento e manutenção da distribuição dos diversos grupos, comparando se são semelhantes aos dos organismos maiores. Atualmente o questionamento levantado é se a teoria da biogeografia se aplica a microrganismos, os quais apresentariam padrões que explicam sua

distribuição sobre a terra. A proposta de teórica de biogeografia de Baas-Becking estabelece que os microrganismos estão amplamente distribuídos, mas o ambiente é responsável pela seleção de espécies (QUISPEL 1998).

Os FMA são organismos chave para a estabilidade e manutenção dos ecossistemas, devido à capacidade de afetar múltiplas funções e processos do ambiente como ciclagem de nutrientes (C, N e P), produtividade, diversidade e competição entre plantas (DRIGO *et al.* 2010; VAN DER HEIJDEN *et al.* 2003; O'CONNOR *et al.* 2002). Justificam-se, portanto, os esforços em aumentar o conhecimento sobre a biogeografia desses microrganismos, sendo necessário conhecer os padrões e processos que determinam o sucesso da conquista dos FMA em novos habitats. Nesse sentido, o objetivo geral deste trabalho foi determinar os processos e os padrões que explicam a distribuição dos FMA em escala de paisagem na região semiárida do Brasil. É importante entender como os diferentes grupos de Glomeromycotina se distribuem ao longo do tempo e do espaço, e quais os principais fatores para o surgimento e adaptação das espécies aos nichos específicos. Nesse contexto foram testadas as hipóteses de que os FMA são mais dirigidos por fatores ambientais, e dentro das variáveis preditivas determinísticas, as características do solo têm papel chave na distribuição desses fungos ao longo dos ambientes semiáridos. Assim, espera-se contribuir para entendimento do processo evolutivo desses microrganismos com base nas ferramentas disponíveis e aplicáveis, gerando informações para a construção de políticas de conservação.

1.1 OBJETIVOS

Este trabalho consiste na primeira caracterização de FMA em *Inselbergs* do Brasil, e na primeira tentativa de elucidar os possíveis efeitos do isolamento desses afloramentos nas comunidades do simbiontes micorrízicos. Além disso, busca-se entender como o habitat do fungo (ex. colonização do solo e raízes), e os fatores dos ambientes semiáridos dirigem a distribuição dos FMA, gerando assim conhecimento sobre a ecologia desses fungos em ambientes similares, e informações base para outros estudos.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 FLORESTA TROPICAL SECA

A floresta tropical seca é o tipo vegetacional mais extenso dentre as formações florestais, abrangendo cerca de 40% da cobertura da floresta tropical mundial (MURPHY; LUGO 1986). Classificada como o bioma mais ameaçado do planeta, tem menos de 1% da região inseridos em áreas de conservação e apenas 2% da vegetação intacta (JANZEN 1988). Esse tipo florestal está distribuído de acordo com precipitação e temperatura (WHITTAKER 1975), caracterizados por intenso e prolongado período de seca, com faixa de precipitação anual de 400 mm – 1700 mm e temperatura acima de 17 °C. Durante o período de seca o percentual de evapotranspiração é mínimo, permitindo a formação de uma floresta ao invés de vegetação aberta e rasteira como acontece em áreas de savanas (HAYDEN; GREENE 2009). As plantas são adaptadas a esse período de pouca disponibilidade hídrica com maior produtividade durante a estação chuvosa; dessa forma, a floresta se apresenta com alta diversidade e pronunciado endemismo.

Estima-se que aproximadamente 40% do total da floresta tropical seca na América do Sul, seja constituído por remanescentes (HAYDEN; GREENE 2009). No Brasil, esse tipo florestal encontra-se na região semiárida, ocupando 70% do nordeste brasileiro e caracteriza a Caatinga, floresta muito diversificada devido ao clima e a condições edáficas, topográficas e antrópicas (ALVES 2007). A vegetação também é denominada caatinga, termo que significa floresta branca, devido à aparência durante a estação seca, onde a maioria das plantas perde as folhas e fica esbranquiçada. A Caatinga ocupa 13% do território brasileiro e é caracterizada por alta biodiversidade, heterogeneidade e endemismo, (ALVES 2007). O clima varia de semiárido a subúmido seco com precipitação de até 900 mm e faixa de temperatura entre 26° C e 29° C (IBGE).

A vegetação da Caatinga apresenta fitofisionomias, predominando uma vegetação herbácea a arbórea com diferenças na composição florística e

incluindo considerável número de espécies endêmicas (RODAL; SAMPAIO 2002). Apesar da alta diversidade florística, o conhecimento sobre os mecanismos responsáveis pela distribuição e adaptação das plantas e seus padrões fenológicos ainda é escasso. Esse entendimento seria extremamente importante no desenvolvimento de estratégias conservacionistas, pois a Caatinga ocupa uma das mais extensas áreas de terra no mundo e possui pouca disponibilidade de recursos hídricos (MILES et al., 2006). Além disso, o alto grau de perturbação antrópica dessa floresta eleva os riscos potenciais das mudanças climáticas, ocasionando desequilíbrio ecológico e colocando em risco a capacidade regenerativa desse ambiente (LEAL et al. 2003).

Além dos fatores clima e vegetação que caracterizam o bioma Caatinga, o solo desempenha papel chave no desenvolvimento e manutenção da biodiversidade local. Os solos da Caatinga são cristalinos, praticamente impermeáveis, e sedimentares, com razoável reserva subterrânea (ALVES 2007). As características variadas dos solos dão origem à geomorfologia e à condição vegetacional da Caatinga, e o conjunto solo e clima caracteriza os diferentes afloramentos rochosos nessa área (PRADO 2003), que atuam ecologicamente como meios desérticos e constituem locais onde predominam plantas suculentas.

2.2 AFLORAMENTOS ROCHOSOS: *INSELBERGS*

Os ambientes áridos surgiram na era mesozoica superior, no Cretáceo, há 135 milhões de anos, período em que houve a separação do Gondwana (direção norte-sul), ocasionando a formação do Oceano Atlântico (SALGADO-LABOURIAU 1994). Esse fenômeno desencadeou mudanças climáticas responsáveis pelo aumento das temperaturas, erupções vulcânicas, escassez hídrica, levando a modificações na natureza local e caracterizando a aridez no nordeste brasileiro (SALGADO-LABOURIAU 1994). Essas grandes variações no clima da região semiárida são responsáveis pela gênese do relevo existente, tais como os *Inselbergs*, afloramentos rochosos caracterizados como ecossistemas de montanhas com as seguintes características físicas e bióticas: elevação e inclinação de terreno, climas diversos, alta composição relativa de

espécies nativas e endêmicas, diferentes graus de fragilidade e isolamento (MARTINELLI 2007).

O termo *Inselberg* tem origem do Alemão e significa em tradução literal “ilha de montanha”. *Inselbergs* ocorrem em todas as zonas climáticas do globo, e apresentam geografia e geologia variada, fator considerado essencial para a alta diversidade existente (MARTINELLI 2007). Classificados como rochas solitárias, monolíticas, ou grupos de montanhas rochosas de granito ou gnaiss, se elevam abruptamente na paisagem plana, em regiões de climas semiáridos e úmidos (POREMBSKI; FISCHER; BIEDINGER, 1997). Os topos isolados formam ecossistemas únicos, caracterizados por micro habitats secos com alta incidência luminosa e espécies adaptadas a tais condições. Essas rochas são geologicamente estáveis, constituindo velhos elementos da paisagem por terem resistido a oscilações climáticas drásticas, resultando em alterações na vegetação circundante (POREMBSKI; BARTHLOTT, 2000). Dessa maneira, os *Inselbergs* podem fornecer informações de eventos climáticos passados e possíveis eventos futuros, como por exemplo, a ameaça de espécies invasoras.

Os afloramentos rochosos possuem um vasto espectro de superfícies, de pequenas áreas a quilômetros quadrados de cobertura e alturas que variam de poucos a centenas de metros. Em *Inselbergs* tropicais a temperatura também varia (PHILLIPS 1982), criando condições microclimáticas diferentes, fazendo-o diferir em termos físicos e bióticos da matriz circundante. Esses ambientes rochosos também podem ser caracterizados como ecótonos, por apresentarem grande variedade de habitats (PIRES et al. 2014). A quantidade reduzida de solo contribui para a fragilidade ambiental dos afloramentos. Por exemplo, a disponibilidade de nutrientes no solo, principalmente fósforo e nitrogênio são limitadas (DOERRSTOCK; POREMBSKI; BARTHLOTT, 1996), bem como o conteúdo de húmus em litossolos (BREMER; SANDER 2000).

Os *Inselbergs* são comparados às ilhas oceânicas, devido à descontinuidade geográfica natural e à relativa forma estrutural, abrigo de diversas formas de vida, adaptadas às condições ambientais locais estressantes. No Brasil, em termos de riqueza e diversidade os *Inselbergs* da região sudeste constituem *hotspots* (POREMBSKI, 2007) e são considerados

em estudos evolucionários e biogeográficos comparados com outras partes de homólogos oceânicos como as ilhas (MACARTHUR; WILSON 1967). Estudos revelam consideráveis variações em taxas de extinções locais e imigração entre *Inselbergs* de diversidades variadas, mostrando que mudanças no clima, como um simples período de intensa umidade do solo agem como fator significativo nas taxas de mudança de habitats específicos (BARTHLOTT; POREMBSKI 2000). Outros trabalhos apontam as relações entre a diversidade local e regional, demonstrando que a riqueza de espécies em afloramentos rochosos com a mesma matriz circundante é positivamente influenciada pela diversidade regional, como ocorre em meta-comunidades da Floresta Atlântica no Brasil (CALEY; SCHLUTER 1997).

O estabelecimento da comunidade de plantas nos *Inselbergs* pode estar atrelada a eventos estocásticos (POREMBSKI et al., 1998) e, devido à falta de nutrientes e baixa umidade, a vegetação se apresenta geralmente rasteira. As severas condições ambientais caracterizaram a vegetação dos *Inselbergs* de acordo com a matriz circundante (POREMBSKI 2007), apesar de fortes diferenças terem sido relatadas (GOMES; ALVES 2009; SPEZIALE; EZCURRA 2012). Os organismos predominantes nos afloramentos são os líquens e alguns grupos de plantas vasculares, geralmente das famílias Bromeliaceae, Orquidaceae, Cyperaceae, e outras. Algumas são do tipo suculentas, outras vasculares, conhecidas como xerófitas e tolerantes à seca. Nos *Inselbergs* da Caatinga há grupos de monocotiledôneas dominantes das famílias Velloziaceae, Bromeliaceae, Orchidaceae, Asteraceae e Poaceae (CONCEIÇÃO et al. 2007), além de Leguminosae e Euphorbiaceae (FRANÇA 1997).

Os *Inselbergs* são pouco abordados do ponto de vista das comunidades microbiológicas, cuja diversidade é classificada de acordo com os grupos que colonizam as superfícies. Os fungos são constituintes importantes dos *Inselbergs* e algumas superfícies negras das pedras são formadas pelo crescimento meristemático de micro colônias (BÜDEL et al. 2000). Esses seres também estão envolvidos no processo de restabelecimento de outros organismos, pois conseguem resistir a altas temperaturas e crescer em baixas concentrações de nutrientes, bem como absorver substâncias voláteis da

atmosfera, conferindo ambiente favorável ao crescimento de outras comunidades biológicas (BÜDEL *et al.* 2000). Até o momento não existem registros da caracterização dos simbioses micorrízicos em *Inselbergs* do Brasil. Estudos nesse sentido, contribuiria com informações tanto em aspectos micológicos, como evolução, especiação, biogeografia, quanto com as características que compõem o processo de estabelecimento e sobrevivências das plantas nesses ambientes.

Apesar dos *Inselbergs* estarem amplamente distribuídos em florestas tropicais secas e nas Savanas, têm sido pouco considerados quanto à capacidade para elucidar questões relacionadas a processos ecossistêmicos. Por apresentarem ampla variação de tamanho, alturas e isolamento, esses afloramentos permitem testar algumas hipóteses e teorias ecológicas, sendo um tipo potencial para estudos que hoje são preocupações globais para conservação biológica (BARTHLOTT; POREMBSKI 2000). Alguns estudos envolvendo características bióticas e físicas têm revelado aspectos estruturais e funcionais de comunidades de plantas em *Inselbergs* nos USA e Austrália (WYATT; ALLISON 2000), contribuindo para ampliação do conhecimento sobre a biodiversidade, manejo de conservação de habitats e relações com as mudanças no clima.

Para realçar a importância dos ecossistemas de montanha e reduzir a perda de biodiversidade local e global a Convenção Biológica de Biodiversidade propôs o *Mountain Work Programe* em 2002. Muitas das áreas referidas pelo Ministério do Meio Ambiente para conservação no Brasil, contemplam as montanhas, pois estas apresentam, dentre outras características, relativa beleza cênica. Os programas de conservação no Brasil necessitam de estudos de padrões de riqueza e diversidade para a criação e gestão das áreas protegidas; no entanto, estudos nesse sentido ainda são escassos em diversas áreas de afloramentos rochosos.

No Brasil, as áreas de montanhas inseridas nos domínios de Floresta Atlântica e Caatinga apresentam-se ameaçadas, possuindo certo grau de perturbação por estarem inseridos em regiões com intenso nível de ocupação humana. As principais ameaças que esses ecossistemas e outros habitats de montanhas enfrentam, nos neotrópicos, são devidas à sensibilidade dos solos

a atividades antropogênicas (MARTINELLI 2007). Essas perturbações provocam erosão e instabilidade nos *Inselbergs*, pois a remoção intensa da flora local endêmica e da vegetação de amortecimento das áreas circundantes facilita a invasão de espécies oportunistas, induzindo menos competitividade das espécies locais.

2.3 FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES (ASPECTOS GERAIS E DISTRIBUIÇÃO)

2.3.1 Origem, evolução e classificação

Os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) são organismos biotróficos obrigatórios formadores de associação simbiótica com a maioria das plantas vasculares. Agrupados no sub-filo Glomeromycotina, (SPATAFORA et al., 2016), segundo análises filogenéticas moleculares e registros fósseis, os FMA têm origem datada em cerca de 600 milhões de anos, antes mesmo do surgimento das primeiras plantas terrestres (REDECKER et al. 2000). Esse evento ressalta o papel ecológico dos FMA, que teriam auxiliado as plantas no sucesso da colonização dos ambientes terrestres, pois evidências de estabelecimento da relação simbiótica foram registradas no período Ordoviciano, há 450 milhões de anos (REDECKER et al. 2000). Os mecanismos que contribuíram para a origem e a evolução da simbiose micorrízica ainda são pouco compreendidos, mas existem evidências da relação entre fungos e cianobactérias, demonstrando que a simbiose micorrízica arbuscular provavelmente evoluiu a partir de ambientes úmidos (BRUNDRETT 2002).

A filogenia dos Glomeromycotina é baseada inteiramente em análises dos genes da subunidade menor do rRNA (KRÜGER et al. 2012; REDECKER; RAAB 2006; SIMON et al. 1993), agrupando esses fungos em um grupo monofilético, dividido em três classes: Glomeromycetes, Paraglomeromycetes e Archaeosporomycetes, cinco ordens (Glomerales, Gigasporales, Diversisporales, Archaeosporales e Paraglomerales), com cerca de 16 famílias e 38 gêneros, apresentando mais de 280 espécies descritas (OEHL et al. 2011;

SIEVERDING et al. 2015). Os FMA apresentam diferentes estruturas que caracterizam a simbiose micorrízica arbuscular: os arbúsculos, que deram origem ao nome típico da simbiose e constituem sítios de troca entre os fungos e as raízes das plantas; as vesículas intrarradiculares, que armazenam material de reserva; as hifas, que conectam planta e solo, translocando substâncias e captando nutrientes do solo; os glomerosporos (GOTO; MAIA 2006) que representam as unidades de propagação e resistência desses fungos.

Ainda não existem evidências que assegurem a reprodução sexuada em Glomeromycotina, que aparentemente multiplicam-se segundo o tipo clonal. No entanto, foi demonstrada a recombinação genética em FMA (DE LA PROVIDENCIA et al. 2005), sendo necessários mais estudos para elucidar o processo evolutivo e adaptativo desses fungos. Os glomerosporos são centrais na identificação e taxonomia do grupo que tradicionalmente é baseada em caracteres morfológicos dos esporos multinucleados. Nesse processo, as características consideradas são: organização das paredes dos esporos, cor, tamanho, ornamentação, presença de estruturas especializadas de germinação, células esporogênicas, sáculos esporíferos e hifas de sustentação, além de análises moleculares.

No entanto, como em todo processo taxonômico, o método morfológico de identificação apresenta limitações, pois a produção de esporos pelos FMA depende de fatores intrínsecos do fungo, como a fisiologia, e extrínsecos, como características do ambiente em que os esporos são produzidos. Diante disso, tem-se exigido o uso de ferramentas moleculares de identificação para garantir o suporte às descrições morfológicas das espécies. Pesquisas têm demonstrado que a diversidade de FMA colonizando as raízes, quando acessada por métodos morfológicos, difere daquela diversidade detectada por métodos moleculares (ÖPIK et al. 2014). *Primers* específicos para PCR têm sido desenvolvidos (KRÜGER et al. 2009; SIMON et al. 1993), com o intuito não só de auxiliar na taxonomia e filogenia dos FMA, mas para dar suporte ao entendimento da estrutura espaço-temporal da comunidade em ecossistemas naturais.

Sequências de DNA são usadas para identificação de organismos, se existir variação suficiente na região alvo do gene (ÖPIK et al. 2014). Variação interespecífica é geralmente maior do que a variação intraespecífica para

identificação ao nível de espécie (KRÜGER et al. 2009). Para identificação ao nível de espécies, devem existir variações únicas na sequência marcada, ou seja, 'barcode gap' suficiente para distinção de indivíduos (MEYER; PAULAY 2005). As regiões alvo do DNA mais usadas em estudos de metagenômica dos FMA são SSU, em relação às regiões ITS e LSU (ÖPIK et al. 2014). Pesquisas têm indicado a subunidade maior do DNA como a região que abriga maior variação interespecífica (LA PROVIDENCIA, DE et al. 2013), sendo usada para identificar e quantificar FMA em amostras ambientais (KIERS et al. 2011; KRÜGER et al. 2009). Essa região, LSU-DNA foi utilizada como alvo no estudo de metagenômica desta tese, e os resultados são descritos na segunda sessão dos resultados.

Com base em características morfológicas, a primeira classificação proposta para os FMA (GERDEMANN; TRAPPE 1974) agrupou esses fungos na ordem Endogonales, do Filo Zygomycota, com apenas dois gêneros: *Endogone* e *Sclerocystis*. Posteriormente, ainda apoiados na morfologia dos esporos e utilizando critérios cladísticos, os FMA foram agrupados na nova ordem Glomales, em Zygomycota, criada para acolher os fungos formadores de micorriza arbuscular que então compreendiam seis gêneros: *Glomus*, *Sclerocystis*, *Acaulospora*, *Entrophospora*, *Gigaspora* e *Scutellospora* (MORTON; BENNY 1990). Em seguida, a classe Glomeromycetes foi criada para acomodar os FMA ainda no Filo Zygomycota (CAVALIER-SMITH 2007). Posteriormente, análises filogenéticas da região SSU do DNA ribossomal, mostraram evidências monofiléticas para o grupo dos FMA (SIMON et al. 1993). Com base nos mesmos critérios filogenéticos foi criado o Filo Glomeromycota, agrupando todos os FMA, os quais formam um grupo monofilético, compartilhando o mesmo ancestral dos Basidiomycota e Ascomycota, e mais distantes dos Zygomycota (SCHÜBLER et al. 2001). Recentemente, em revisão na classificação filogenética dos fungos Zygomycetes, baseada em escala genômica (genes e proteínas), a condição monofilética dos fungos do filo Zygomycota foi rejeitada, sendo então classificado como um clado parafilético, agora Mucoromycota, o qual inclui 6 sub-filos, dentre eles o Glomeromycotina, que agrupa os FMA (SPATAFORA et al. 2016).

2.3.2 Os benefícios da simbiose micorrízica arbuscular

Os FMA estão envolvidos em diversas funções dos ecossistemas, pela participação em ciclos biogeoquímicos, e decorrentes dos benefícios nutricionais e não nutricionais prestados através da simbiose. Durante a associação micorrízica ocorre transferência de nutrientes minerais para as plantas, em troca de carbono proveniente da fotossíntese (SMITH et al. 2009). Esses fungos aumentam a capacidade das plantas explorarem os recursos do solo, como água e nutrientes essenciais (AUGÉ 2001), auxiliando no crescimento e a superar condições extremas do ambiente.

Os FMA são capazes de captar nutrientes vitais para o crescimento da planta, sobretudo os de baixa mobilidade no solo. Dentre esses destaca-se o fósforo (P), nutriente estrutural de diversas moléculas, responsável pelas sinalizações químicas e regulação de atividades vegetais (BERBARA et al. 2006). As micorrizas assumem papel determinante na sobrevivência das plantas, pois o P é um macronutriente presente no solo em baixas concentrações e pouco móvel em solos intemperizados, como os tropicais. Assim, plantas que fazem associação com os FMA conseguem incrementos na absorção desse nutriente em até 90% (SMITH et al. 2011). Outro nutriente também envolvido na simbiose, embora em menor proporção, é o nitrogênio (N); a simbiose micorrízica arbuscular é responsável por até 20% dos incrementos desse nutriente, porque a assimilação depende de outros fatores do solo como o conteúdo de água, o pH e o tipo de solo (MÄDER et al. 2000); mesmo assim, os FMA têm capacidade de imobilizar grandes quantidades do conteúdo de nitrogênio no micélio (HODGE; FITTER 2010). Entretanto, a habilidade dos FMA em reduzir a perda de nutrientes no solo, tem sido pouco estudada. Esses microrganismos reduzem as perdas do N e P por lixiviação ou desnitrificação (ASGHARI; CAVAGNARO 2012), promovendo assim a sustentabilidade dos solos e garantindo a ciclagem de nutrientes nos ecossistemas.

Dentre os outros benefícios que os FMA provém às plantas estão a proteção contra metais pesados e patógenos (NEWSHAM et al., 1995) e o

aumento da tolerância contra períodos de seca (ABBASPOUR et al., 2012), que acontece por meio do melhoramento do sistema osmótico. Através da regulação desse sistema, a simbiose micorrízica arbuscular consegue aumentar a eficiência da captação de CO₂ pelas plantas (WU; ZOU; HE, 2010), alocando de 10 a 20% do produto da fotossíntese para os FMA (JOHNSON et al., 2002), e propiciando aumentos no potencial de produtividade primária e dreno de C da atmosfera (SMITH; READ 2008). Estimativas globais ressaltam que os FMA são responsáveis pelo dreno anual de até cinco bilhões de toneladas (5 Gt) de C para os solos (BAGO 2000), sendo assim referidos como organismos chave na regulação de processos ecossistêmicos por conectar os sistemas solo-planta-atmosfera.

Os benefícios proporcionados ao ambiente edáfico pelos FMA são produzidos pela rede de hifas que auxilia a agregação dos solos (RILLIG; MUMMEY 2006), processo ecossistêmico chave que resulta na formação e estruturação, alterando o ambiente das raízes e gerando cenário básico para as micorrizas operarem, assim como outras interações entre organismos (RILLIG et al. 2015). Esse processo complexo envolve fatores bióticos (raízes das plantas, etc.) e abióticos (textura do solo), mas ainda não está claro como os traços das raízes e fungos micorrízicos contribuem para a agregação das partículas. Isso porque a fisiologia e a arquitetura dos organismos no solo vem sendo analisadas isoladamente, ou no sentido mais amplo, em relação às práticas de manejo e fatores físico-químicos. No entanto, sugere-se que os traços fisiológicos que deveriam ser considerados incluem: qualidade e quantidade dos exsudatos, agregação da partícula do solo, mediação da compressão e movimento das partículas do solo; em relação à arquitetura e morfologia do solo os fatores mencionados seriam: comprimento específico das raízes ou hifa do fungo, habilidade de extensão e crescimento relativo (RILLIG et al. 2015).

Essa abordagem mais completa ajudaria a elucidar diversas questões, entre as quais como plantas e comunidades de fungos micorrízicos podem melhorar a agregação do solo, que resulta de múltiplas conexões entre processos de componentes, tais como formação e estabilização de agregados. Além disso, ajudaria a compreender se a agregação do solo é um “driver”

intermediário dos processos estabelecidos entre as comunidades de plantas e de fungos micorrízicos. Essas informações permitiriam prever quais ecossistemas estão em maior risco de deterioração e também orientariam no sentido de medidas para combater o processo e inovar no manejo dos sistemas agrícolas e na restauração ambiental.

Mais detalhadamente, a contribuição dos FMA nos ambientes deve ser analisada numa perspectiva multifuncional da ecologia desses fungos, pois esse é o tipo de simbiose mais abundante nas plantas vasculares. Os FMA desempenham papel central nos ecossistemas, influenciando processos ecossistêmicos. Os efeitos diretos da participação dos FMA, estão ligados à ciclagem do carbono, através da produtividade (0-80%) e decomposição (0-10%) de plantas; ao ciclo do nitrogênio, por meio da aquisição de nitrogênio pelas plantas, desnitrificação e impedimento da perda de N pelo solo (VAN DER HEIJDEN et al. 2015); ao ciclo do fósforo, assim como à agregação do solo e à sobrevivência de plantas (VAN DER HEIJDEN; HORTON 2009).

Os efeitos indiretos dos FMA nos processos ecossistêmicos envolvem a influência na diversidade da comunidade vegetal. Os FMA podem estender o nicho de ocorrência e influenciar a coexistência das plantas (KLIRONOMOS et al., 2000; VAN DER HEIJDEN et al. 2008), resultando em diferenças em interações competitivas entre plantas (WAGG et al. 2011), e na estabilidade temporal das comunidades (YANG et al. 2014). Esses benefícios dependem da presença e da composição da comunidade de FMA (VAN DER HEIJDEN et al. 1998), os quais, dessa forma, podem influenciar a multifuncionalidade dos ecossistemas.

2.3.3 Os 'drivers' da distribuição dos fungos micorrízicos arbusculares

A simbiose micorrízica arbuscular representa uma via dupla de atividades envolvidas em processos do ambiente, em que tanto os benefícios decorrentes da associação micorrízica influenciam diferentes funções do ecossistema, quanto a distribuição e a estruturação da comunidade dos FMA são dependentes de fatores externos. Dessa forma, fatores como a dominância

do tipo de vegetação, especificamente, a comunidade da planta hospedeira e interações interespecíficas, além de fatores abióticos como clima e propriedades edáficas, e propriedades intrínsecas das espécies de FMA, tais como a capacidade de dispersão dos glomerosporos e taxas de extinção (CARUSO, A. T. et al. 2012; FITZSIMONS et al. 2008) são responsáveis pela estrutura da comunidade e distribuição dos FMA em múltiplas escalas (ABBOTT; ROBSON 1991). Recentemente, pesquisas têm avaliado os fatores responsáveis pela diversidade global dos FMA com foco na biogeografia, ressaltando a escassez de dados, particularmente em ecossistemas semiáridos (ÖPIK et al. 2010), o que mostra a necessidade de incluir dados de diversidade de FMA e descobrir os fatores dirigentes da diversidade nesses ambientes.

Fatores do clima, como temperatura e precipitação, também são mencionados como responsáveis pela distribuição de espécies de FMA. A precipitação, por exemplo, pode alterar os conteúdos de textura do solo, taxas de evapotranspiração e produtividade de plantas, os quais geram consequências nas comunidades de FMA (CHAUDHARY. et al. 2008). Por outro lado, a temperatura influencia diretamente a distribuição dos FMA devido os efeitos no solo e no hospedeiro, selecionando certas espécies de FMA termo tolerantes no solo (TOMMERUP 1983). Além disso, o período sazonal ou a temperatura diurna e regimes de precipitação podem influenciar a distribuição desses fungos, devido a influencias na esporulação sazonal, o que também afeta a abundância das espécies de FMA (GIOVANNETTI 1985).

Assim como o clima, as características edáficas levam à diferenciação na distribuição das espécies de FMA na maioria dos habitats. Fatores como estrutura e textura do solo, conteúdos de matéria orgânica, pH, teores de macronutriente e micronutriente, estruturam as comunidades de FMA em ambientes naturais (CHAUDHARY et al. 2014). A textura dos solos afeta propriedades como a porosidade, a capacidade de retenção de água e de trocas catiônicas no solo (LEKBERG; KOIDE 2008). Isso pode alterar o habitat preferencial de ocorrência de algumas espécies de FMA, como observado para o gênero *Gigaspora*, que tende a ocorrer em ambientes onde o conteúdo de areia é maior, revelando a funcionalidade dos FMA no ambiente e, nesse caso,

provavelmente indicando que as espécies de *Glomus* contribuem para a estruturação do solo (LEKBERG; KOIDE 2008), através da produção extensa de hifas. A matéria orgânica dos solos também é responsável pela diferenciação na comunidade de FMA; no entanto, os mecanismos responsáveis ainda são pouco compreendidos. O pH influencia a distribuição dos FMA devido aos efeitos na disponibilidade de nutrientes do solo, e na funcionalidade de plantas, interagindo indiretamente com a comunidade de FMA (CHAUDHARY et al. 2008). O pH também influencia diretamente no desenvolvimento dos FMA. Atividades humanas também desempenham papel crucial na distribuição desses simbiontes, pois as alterações de habitats e os diferentes tipos de manejo agrícola estão relacionados com as modificações na qualidade do solo.

Devido à condição obrigatória da simbiose para os FMA, sua distribuição também está relacionada à composição das espécies vegetais, de modo que as interações intraespecíficas e interespecíficas entre as plantas influenciam indiretamente a estrutura das comunidades de FMA (CHAUDHARY et al. 2008). Por meio da seletividade de simbiontes específicos as plantas podem determinar a composição de espécies FMA. Por exemplo, em nível individual, estudos mostram que plantas podem detectar o melhor parceiro simbiótico, provendo mais carboidratos (BEVER et al. 2009; KIERS et al. 2011). Do mesmo modo, em nível de comunidade as plantas desenvolvem especificidade com determinadas espécies de FMA (PENDERGAST et al. 2013), mudando assim a composição da comunidade (RILLIG; MUMMEY 2006), e favorecendo a presença de grupos funcionais. Além disso, há registros da supressão de algumas espécies de FMA, ou a sobreposição de determinadas espécies sobre as outras, em função da presença de espécies de plantas invasoras (WILSON et al. 2012), ocasionando distúrbios nas funções dos ecossistemas.

Outro fator que influencia a distribuição dos FMA é a distância ou barreira geográfica. As similaridades nas comunidades de microrganismos tendem a diminuir com o aumento da distância geográfica, padrão também interpretado como correlação autoespacial ou alta beta-diversidade (MAGURRAN 1988; NEKOLA; WHITE 1999). Os mecanismos que relacionam a distância geográfica com as comunidades de FMA ainda permanecem pouco

compreendidos. No entanto, trabalhos demonstram que a variação na estrutura da comunidade de FMA é explicada em maior parte pelo filtro do habitat e limitações na dispersão dos táxons, e em menor parte pela distância geográfica, fatores do solo e comunidades de plantas (KIVLIN et al. 2011). Do mesmo modo, a biogeografia de microrganismos em regiões semiáridas é determinada mais especificamente por fatores ambientais do que por distância geográfica e padrão de distribuição espacial (PASTERNAK et al. 2013). Pesquisas que visem determinar os fatores que dirigem os FMA em diferentes escalas poderiam elucidar as questões sobre a biogeografia desses microrganismos.

Alguns estudos em escala global demonstram que os FMA exibem baixo endemismo, sendo a distribuição biogeográfica fortemente determinada pelas condições ambientais locais (DAVISON et al. 2015). Como confirma o que trabalhos anteriores, na mesma perspectiva de escala, evidenciaram: a variação da diversidade das comunidades de FMA é influenciada pelas mudanças no ambiente, e o sucesso das espécies é relacionado à capacidade de dispersão (FITTER et al. 2004). Os fatores ambientais locais, em escala de paisagem, também dirigem a distribuição das comunidades de FMA, corroborando a teoria de biogeografia de microrganismos de Baas-Becking: “tudo em todo lugar” (HAZARD et al. 2013) e indicando que as características do nicho são determinantes para a distribuição das espécies de FMA, em qualquer escala geográfica. Alguns autores afirmam que os processos de nicho são mais importantes para mediar a ocorrência de grupos de FMA em grande escala do que em escala local (VERESOGLOU et al. 2013).

De maneira geral, os fatores relacionados à distribuição dos FMA agem em conjunto; dessa forma a limitação na dispersão dos esporos, o filtro ambiental e as interações entre táxons de FMA contribuem para a biogeografia do grupo (DUMBRELL; NELSON; HELGASON; DYTHAM; FITTER, ALASTAIR H. 2010; LEKBERG et al. 2007), dependendo do ambiente. Por exemplo, em lugares que apresentam similaridades ambientais a estrutura das comunidades de FMA é imprevisível através das características do ambiente, apresentando padrões consistentes com modelos neutros, onde as diferentes espécies possuem as mesmas chances de ocorrer, ou exibindo maior estocasticidade do

que filtro ambiental (POWELL; BENNETT 2015). Assim, a heterogeneidade ambiental pode dirigir a comunidade micorrízica em escala local, pela variabilidade espaço-temporal. Isso sugere a importância da diferenciação de nicho e do filtro ambiental para manutenção da diversidade das comunidades fúngicas (BAHRAM et al. 2013).

Apesar do ambiente determinar em maior grau a ocorrência dos FMA do que a influência de forças neutras (característica intrínseca das espécies), diferentes famílias de FMA possuem habitats preferenciais de ocorrência. Isso porque essas famílias apresentam diferentes estratégias de colonização, o que está relacionado às condições do ambiente, e mostra que os FMA possuem habilidades para colonizar novos habitats a partir de diferentes tipos de propágulos (VARELA-CERVERO et al. 2016). Por exemplo, a distribuição de Glomeraceae prevalece em solos com alto teor de nutrientes, enquanto Gigasporaceae é mais comum em solos com baixa concentração mineral (TRESSEDER 2004). Essa diversificação no predomínio das famílias está relacionada com a capacidade de espécies de Gigasporaceae produzirem biomassa de hifa extrarradical, enquanto membros de Glomeraceae colonizam extensivamente as raízes (HART; READER 2002a), refletindo o papel multifuncional desses fungos.

Nesse sentido, a diferenciação de habitats, atrelado às características das espécies (estratégias de colonização), são essenciais para determinar a distribuição dos FMA nos ecossistemas, em diferentes escalas. O entendimento desses mecanismos é essencial para o desenvolvimento de estratégias que garantam a manutenção dos processos ecossistêmicos. Além disso, o conhecimento bem suportado das características do nicho de ocorrência das espécies de FMA pode aumentar as chances de descobrir novos táxons e facilitar o planejamento de estudos com alto realismo ecológico.

2.4 FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES EM AMBIENTES SEMIÁRIDOS

A maioria dos estudos da diversidade de FMA na região semiárida do Brasil tem feito a caracterização das espécies com foco no registro de ocorrência (GOTO et al. 2010; DA SILVA et al. 2005; SILVA et al. 2007; SOUZA et al. 2003; TEIXEIRA-RIOS et al. 2013) e na determinação de novos táxons (GOTO et al. 2012; MARINHO 2014; DE MELLO et al. 2013). No entanto, trabalhos que demonstram como os FMA estão distribuídos nos solos e os fatores que determinam a distribuição nesses ambientes ainda são escassos (PAGANO et al. 2011). Estudos nesse sentido ajudariam no entendimento da biogeografia desses fungos, e no desenvolvimento de estratégias para recuperação de áreas degradadas, dado o papel ecológico desses microrganismos em áreas semiáridas (CARNEIRO et al. 2012; SOUSA et al. 2014). Além disso, os FMA têm papel multifuncional nos processos dos ecossistemas semiáridos, devido aos benefícios gerados por meio da simbiose, o que justifica estudos para a descoberta de novos taxóons nessa região do Brasil.

Os FMA constituem elemento chave para estabelecimento e sobrevivência de plantas em regiões semiáridas, influenciando a produtividade primária vegetal (LI et al., 2015), e a sua distribuição e diversidade, nesses ambientes, é afetada pela heterogeneidade espacial e sazonal do solo (CAMARGO-RICALDE; ESPERÓN-RODRÍGUEZ 2005). Uma abordagem conservacionista em ambientes semiáridos ressalta a importância das comunidades nativas de FMA para suportar o crescimento e o status nutricional de plantas, demonstrando o positivo efeito do ambiente microbiano para a ciclagem de nutrientes e a resiliência das plantas em ambientes estressantes (MANAUT et al. 2014).

A reunião de dados de cerca de 21 estudos sobre a ocorrência de espécies de FMA no semiárido do Brasil, incluindo trabalhos publicados em forma de artigos, dissertações e teses, mostra que na região se registrou a ocorrência de 12 famílias de Glomeromycotina, as quais agrupam cerca de 28 gêneros e mais de 150 espécies. Isso demonstra a representatividade desses fungos nas áreas de Caatinga, sugerindo a alta diversidade existente nessa porção do bioma floresta tropical seca no Brasil. Toda essa diversidade encontrada na região semiárida brasileira, soma mais da metade das espécies

de FMA descritas globalmente. Essa diversidade está distribuída, na maior parte, em agroecossistemas, dado que pequena parcela do bioma encontra-se em áreas de conservação, ressaltando assim a fragilidade dos solos do semiárido brasileiro. A compilação desses dados, atrelados à identificação dos fatores responsáveis pela ocorrência e distribuição dos FMA, pode constituir importante subsídio para direcionar políticas públicas visando a criação de áreas protegidas e auxiliar o desenvolvimento de estratégias para manejo adequado dos solos de modo a garantir a manutenção dos serviços ecossistêmicos prestados pelos FMA no semiárido. Os resultados desse levantamento constituem parte da terceira sessão de resultados desta tese.

Mudanças na comunidade de FMA podem ser produzidas pela fenologia do hospedeiro (LIU et al. 2009), assim como pela presença de espécies arbustivas que podem gerar ilhas de fertilidade, diferindo em conteúdo de nutrientes, suportando as comunidades de FMA e aumentando a diversidade em nível de paisagem (KLABI et al. 2015; MARTÍNEZ-GARCÍA et al. 2011). Esse autores ressaltam que os FMA são primariamente afetados pelas espécies de plantas e, conseqüentemente, pela heterogeneidade do habitat. Além disso, estudos em regiões semiáridas têm mostrado que plantas invasoras afetam a composição das comunidades de FMA e a rede micorrízica no solo, o que influencia a disponibilidade de recursos dos fungos para as plantas nativas (HAWKES et al. 2006).

Em outras regiões semiáridas do mundo, foi sugerido que a composição das comunidades de FMA está relacionada com o habitat e restrições à dispersão de propágulos (TORRECILLAS et al. 2013). Fatores climáticos e edáficos também influenciam a abundância de espécies de FMA. Esses microrganismos são responsáveis por estocar carbono no solo e distúrbios na estrutura das comunidades podem contribuir para o aquecimento global (HU et al. 2013). Em região semiárida sob interferência humana, os fatores abióticos e o padrão de cultivo mostram-se mais importantes do que os bióticos para determinar a composição de espécies de FMA (MOHAMMAD et al. 2003). Isso corrobora outros estudos no semiárido, os quais mostram que a diversidade e a distribuição dos FMA são afetadas por modificações naturais da paisagem (DANDAN; ZHIWEI 2007). Além disso, estudos da diversidade de FMA em

ecossistemas semiáridos mostram que tanto em áreas naturais quanto manejadas, os fatores do solo e do clima dirigem a distribuição desses fungos, sobrepondo-se a fatores como a capacidade de dispersão dos hospedeiros e ao filtro do hospedeiro (CHAUDHARY et al. 2014; HU et al. 2013; LEKBERG et al. 2007; LI et al. 2015; PAGANO et al. 2011, 2013; RODRÍGUEZ-ECHEVERRÍA et al. 2017; SOUSA et al. 2017; XU et al. 2016). Nesse sentido, mais estudos sobre os 'drivers' que influenciam a diversidade dos FMA em regiões semiáridas poderiam gerar subsídios para definição de estratégias de manejo sustentável.

2.5 FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES EM AFLORAMENTOS ROCHOSOS

Uma das formas de entender como os processos ecossistêmicos levam a flutuações de comunidades biológicas é investigar a diversidade de FMA. Em ambientes semiáridos a diversidade desses simbioses tem sido razoavelmente bem investigada (GOTO et al., 2010; SILVA et al., 2005, 2007; SOUZA et al., 2003; TEIXEIRA-RIOS et al., 2013); no entanto, a abordagem dos fatores responsáveis pela ocorrência e distribuição ainda é pouco explorada.

Em relação aos afloramentos rochosos, ou *Inselbergs*, no Brasil não se encontra nenhuma caracterização da diversidade de FMA, interação desses simbioses com a flora existente, ou mesmo como a descontinuidade de habitat influencia os processos ecológicos que dirigem a distribuição e estrutura das comunidades de fungos micorrízicos nesses ambientes, no semiárido brasileiro. Estudos nesse sentido podem ajudar a elucidar parte do processo de colonização das plantas em *Inselbergs*, pois os FMA conferem condições adaptativas aos vegetais, auxiliando-os a superar o ambiente adverso.

Os maciços residuais abrigam diversos microrganismos ainda não investigados e alguns novos registros de FMA têm sido referidos em outros ecossistemas no mundo, como as montanhas rochosas da Espanha (PALENZUELA et al. 2013, 2014). Áreas na Argentina, com montanhas de afloramentos rochosos e cânions, apresentam alta diversidade de FMA, com registro de 32 morfotipos, sendo observado influência da perturbação ambiental

na estrutura das comunidades e resistência de algumas espécies a condições ambientais diferentes (SOTERAS et al. 2014). Isso indica que no processo de sucessão ecológica, as espécies de FMA resistentes a distúrbios no solo podem levar ao restabelecimento de outras e garantir a colonização de plantas no processo de recuperação do ambiente. Estudos desenvolvidos ao longo de 20 anos no Colorado, USA, demonstraram que as mudanças climáticas, decorrentes do aumento de temperatura, têm alterado a composição de espécies vegetais graminóides em montanhas rochosas e sua associação com os FMA, mostrando que a colonização de espécies de Cyperaceae por esses fungos aumentou ao longo do período estudado (RUDGERS et al. 2014). Isso representa uma das mudanças da condição de ajuste das plantas para o melhoramento da performance hídrica, decorrente do aumento da temperatura, e evidencia como as micorrizas arbusculares participam do processo que envolve mudanças globais nos ecossistemas. Outro trabalho em montanhas rochosas no Colorado utilizou os FMA para avaliar a efetividade de programas de controle de espécies invasoras (PRITEKEL et al. 2006), mostrando o papel dos micro-organismos na conservação de habitats.

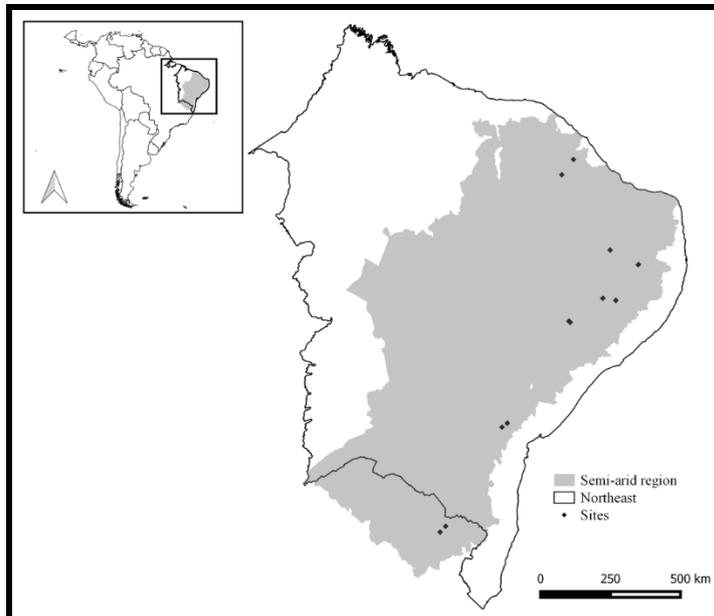
Nas montanhas da Grécia, pesquisadores investigaram a diversidade de FMA em afloramentos rochosos e como esses fungos podem contribuir para o aumento do crescimento de plantas aromáticas, como o orégano (KARAGIANNIDIS et al. 2011), mostrando como os FMA melhoram a produção de óleo mineral e reduzem o 'input' de fertilizantes químicos. Estudos em montanhas na Europa mostraram que a colonização por FMA tende a diminuir com o aumento da altitude, porém o mesmo não é referido para montanhas mais secas (Himalaya, Hindu Kush, Andes), onde os recursos do solo são limitantes para as plantas, e a simbiose torna-se necessária (SCHMIDT et al. 2008). Esses padrões serão analisados e comparados com os *Inselbergs* do nordeste do Brasil com o intuito de verificar o padrão ecológico dos FMA em ecossistemas rochosos em diferentes biomas do mundo.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 ÁREAS DE ESTUDO

O trabalho foi desenvolvido na região semiárida do Brasil, que se estende pelo Nordeste e norte de Minas Gerais (Figura 1). A vegetação predominante nas áreas de coleta é a caatinga, caracterizada como xerofítica, pois apresenta feições morfológicas adaptativas, que garantem a colonização e a sobrevivência em ambientes de clima seco. A fitofisionomia varia de acordo com o regime de chuvas e o tipo de solo, com caatinga-arbustiva predominando em afloramentos rochosos. As famílias de plantas mais abundantes nos locais estudados são Fabaceae, Euphorbiaceae, Burseraceae, Anacardiaceae, Bignoniaceae, Cactaceae, Bromeliaceae, Malvaceae, Portulacaceae e Poaceae (ANDRADE-LIMA, 1981).

Figura 1 – Mapa mostrando a região semiárida do Brasil e os sítios de coletas de amostragem de solo e raízes.



Fonte: O Autor (2018).

3.2 AMOSTRAGEM

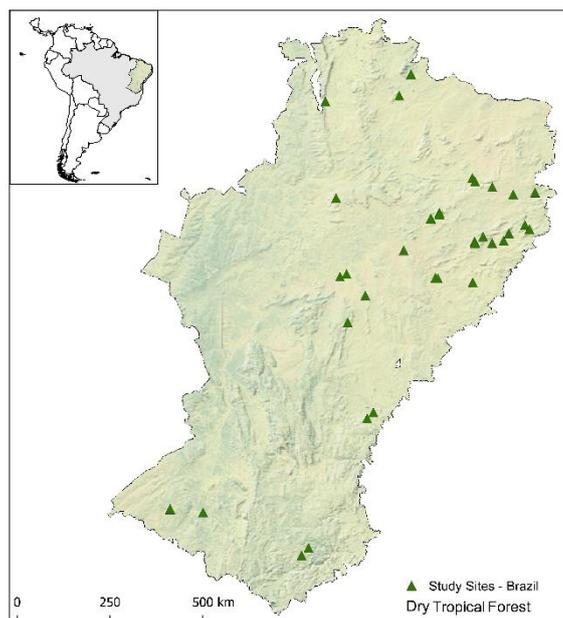
Amostras dos solos e de plantas foram coletadas entre os meses de agosto e setembro de 2014, em quatro estados do Nordeste e em Minas Gerais (tabela 1). A coleta foi realizada na rizosfera de plantas em 13 áreas; dentre essas, 10 eram áreas de afloramento rochoso, e três áreas típicas de caatinga na região do cânions do São Francisco, entre os estados de Pernambuco e Bahia. Nos inselbergs as coletas foram realizadas na base e no topo. Em cada área de caatinga foram determinadas quatro parcelas de 100 m², com espaçamento de 1 km umas das outras; nas áreas de *Inselbergs* considerou-se três parcelas na base e uma no topo. Em cada parcela, 10 amostras de solo e raízes foram coletadas aleatoriamente representando uma amostra composta por parcela, totalizando 52 pontos amostrados. Parte do solo foi destinada a análises físicas e químicas no Laboratório da Estação Experimental de cana-de-açúcar do Carpina–Universidade Federal Rural de Pernambuco (Tabela 2). As famílias de plantas foram identificadas em consulta à literatura específica (ARAÚJO et al. 2008; FRANÇA 1997; GOMES et al. 2011; SILVA et al. 2014), e com auxílio do botânico Rubens Queiroz (Universidade Federal da Paraíba).

3.2.1 Aquisição de metadados

Reuniu-se 19 estudos, realizados entre 2003 e 2017, que caracterizaram a diversidade de FMA em 39 locais na floresta tropical seca (COVACEVICH; BERBARA, 2011; FERREIRA, 2010; FREITAS, 2006; MARINHO, 2014; MELLO et al., 2013, 2012; MERGULHÃO et al., 2010; PAGANO et al., 2011; PAGANO; ZANDAVALLI; ARAÚJO, 2013; PERLATTI, 2010; SANTOS, 2010; SILVA et al., 2005, 2007; SILVA, 2013; SOUSA et al., 2013, 2014, 2017; SOUZA et al., 2003; TEIXEIRA-RIOS et al., 2013). Os dados foram coletados a partir de artigos disponíveis no banco de dados ‘*Web of Knowledge*’ procurando por termos referente aos FMA (*arbuscular), e à região de estudo (*Brazil, *semiárid ou *Caatinga). Como critérios de inclusão de cada estudo, selecionou-se aqueles que relataram a diversidade de FMA em áreas de floresta tropical seca no Brasil ou estudos taxonômicos, com descrição de

novas espécies. Além disso, procurou-se estudos publicados em repositórios de bibliotecas em universidades brasileiras que caracterizaram a diversidade de FMA em áreas semiáridas, dada a falta de artigos publicados com este foco em ecossistemas secos no Brasil. Para cada artigo, registrou-se: localização, estado de conservação da área, táxon e, quando disponível, o esforço amostral. Os dados apresentam a caracterização da diversidade de FMA com base na morfologia dos esporos, desde que até o momento, não existem estudos a esse respeito, na floresta tropical seca brasileira, baseados em análises moleculares. Para considerar possíveis tendências geradas pela classificação morfológica dos esporos de FMA, nós modelamos uma matriz contendo dados de ausência e presença fundamentado em níveis taxonômicos mais elevados como famílias e ordens, assim como referido na maioria dos estudos coletados (Figura 2).

Figura 2 – Mapa da Floresta tropical seca do Brasil mostrando os sítios dos estudos coletados incluídos nas análises de metadados



Fonte: O Autor (2018).

3.2.2 Variáveis Bioclimáticas e Edáficas

Com base nos sítios de estudo georreferenciados obtidos nos trabalhos publicados, extraiu-se informações relativas às propriedades de clima e solo dos bancos de dados on-line 'WorldClim - Global climate data' e do ISRIC – 'World soil information' (worldclim.org; isric.org). Dados climáticos, edáficos e fatores de fertilidade do solo são importantes na determinação do nicho preferencial de ocorrência dos FMA (DAVISON et al., 2015; DUMBRELL et al., 2010b), e assim representam unidades de distribuição desses microorganismos em biomas. As variáveis bioclimáticas consideradas foram: 'mean annual temperature' (MAT) e a 'mean annual precipitation' (APP), que descrevem a característica anual do bioma de floresta tropical seca. As variáveis edáficas selecionadas foram: pH, capacidade de troca catiônica (C.E.C), silte, areia, argila, e outras relacionadas à fertilidade do solo como carbono orgânico (C_{org}), nitrogênio total (N) e relação de C:N. Todos os preditores foram incluídas nos modelos como variáveis contínuas.

Tabela 1 – Localização, dados ambientais amostrados nos afloramentos rochosos e dados bióticos citados pela literatura nas áreas de coleta no semiárido do Brasil

Pontos de Coleta	Local	Famílias dominantes	Pluviosidade anual média (mm)	Temperatura anual média (° C)	Latitude	Longitude	Altitude (m)
CE 1	Quixadá – CE ¹	Cactaceae, Bromeliaceae.	732,8	26	4° 59' 06.42"	39° 04' 14.55"	212
CE 2	Aracoiaba – CE	Olacaceae, Swartziecae Rubiaceae.	300	25	4° 27' 11.9"	38° 46' 55.02"	975
PB 1	Cabaceiras – PB	-	350	27	7° 22' 42.98"	36° 17' 39.26"	473
PB 2	Patos – PB ³	Fabaceae, Euphorbiaceae, Convolvulaceae, Malvaceae, Poaceae.	700	27	7° 04' 07.35"	37° 14' 57.22"	265
PB 3	Fagundes	-	430	22	7° 21' 18"	35° 46' 30"	387
PE 1*	Buíque – PE	Fabaceae, Malvaceae.	400	23	8° 33' 49.67"	37° 14' 40.69"	798
PE 2	Venturosa – PE ⁶	Fabaceae, Euphorbiaceae, Convolvulaceae, Cyperaceae, Apocynaceae, Cactaceae, Bromeliaceae.	670	27	8° 34' 14.88"	36° 49' 30.24"	568
BA1*	Paulo Afonso	-	600	27	9 ° 25' 07"	38 ° 11' 54"	208
BA 2	Itatim – BA ²	Euphorbiaceae, Bromeliaceae, Fabaceae, Malghiaceae, Rubiaceae, Bignoniaceae, Cactaceae, Caesalpinaceae, Solanaceae.	500	23	12° 43' 31.63"	39° 51' 14.80"	271
BA 3	Milagres – BA	-	500	22	12° 52' 10.63"	39° 51' 14.80"	408

BA4*	Canindé do São Francisco – SE ⁹	Fabaceae Bromeliaceae	600	27	9° 25' 58.75"	38° 08' 24.78"	155
MG 1	Pedra Azul – MG	Euphorbiaceae, Fabaceae.	900	23	16° 01' 06.78"	41° 16.46' 88"	706
MG 2	Medina – MG	Euphorbiaceae	800	23	16° 12' 26.78"	41° 24' 51.37"	641

¹Araújo et al., (2008); ²França et al. (1998); ³Silva (2014); ⁶Gomes et al., (2011). As referências informam sobre as famílias de plantas encontradas no local em estudos prévios. * Áreas de Caatinga. Fonte: O Autor (2018).

3.3 EXTRAÇÃO DE GLOMEROSPOROS E IDENTIFICAÇÃO DAS ESPÉCIES

Glomerosporos foram extraídos de 50g de solo de cada amostra (recém coletadas) por decantação e peneiramento úmido (GERDEMANN; NICOLSON 1963) seguido por centrifugação em água e sacarose (JENKINS 1964). Após a extração, foram quantificados com auxílio de estereomicroscópio (40x), montados em lâminas para microscopia com PVLG (álcool-polivinílico e lactoglicerol) e PVLG + reagente de Melzer e submetidos a estudo taxonômico com base nas características morfológicas. A identificação das espécies foi realizada com auxílio de bibliografia específica (SCHENCK; PERÉZ 1990), publicações com descrições de novas espécies e consulta aos bancos de dados de FMA (<http://invam.caf.wvu.edu>; <http://www.agro.ar.szczecin.pl/~jblaszkowski/>).

3.4 PREPARAÇÃO DAS AMOSTRAS PARA SEQUENCIAMENTO

Analisou-se as comunidades locais de FMA na raiz e solo circundante das plantas das famílias mencionadas na tabela 1. O solo e raízes foram trazidos do campo para o laboratório em saco plástico, acondicionados em caixa com gelo, em seguida foram refrigerados a -20 °C. Os fragmentos de raízes foram separadas de parte de solo, lavadas e macerados em um Eppendorf de 1,5 mL contendo nitrogênio líquido (N₂) antes da extração de DNA. Usou-se 300 mg do solo e raízes lavadas, separadamente, para extrair o DNA com o Kit de isolamento de DNA de powersoil (MoBio Laboratories Inc., Carlsbad, CA, EUA) seguindo as instruções do manual do fabricante. Volumes de 1 a 5 µl de cada extrato de DNA foram usados como 'template' PCR para criar a biblioteca de Metabarcoding para o sequenciamento de última geração Illumina-Miseq. O DNA foi amplificado por uma nested PCR usando primeiro a mistura de iniciadores específicos para FMA (KRÜGER et al. 2012) que cobre a extensão SSU e LSU rDNA, englobando três PCRs de 30 ciclo cada, seguindo o protocolo em informações suplementares. Posteriormente, realizou-se a terceira PCR para amplificar a região D1-D2 LSU DNA usando os primers LR3 (5'-

CCGTGTTTCAAGACGGG-3') + LR2rev (5'-GAAAAGAAGCTTTGAAAA-3') (<http://sites.biology.duke.edu/fungi/mycolab/primers.htm>). Usou-se a correção KAPA-Hifi DNA polimerase, que reduz ainda mais os erros da PCR. A concentração final da mistura reação continha 0.02 polymerase de KapaHifi U μ l⁻¹, 5 x KapaHifi Buffer, 200 μ m de cada dNTP e 0,5 μ m de cada primer. A ciclagem térmica foi feita em um Eppendorf Mastercycler gradient (Eppendorf, Hamburgo, Alemanha) com as seguintes condições para a primeira PCR: 3 min desnaturação inicial a 95° C; 30 ciclos de desnaturação de 20 a 98° C, 30 s recozimento a 60° C e 50s alongamento a 72° C; e um alongamento final 5 min. As mesmas condições foram usadas para nested PCR aninhados. Amplicons foram visualizadas por electroforese em gel. Produtos da PCR foram purificados com micromiçangas magnéticas Agencourt AMPure XP SPRI, normalizados e reunidos. O sequenciamento Illumina Miseq, usando paired-end (2 x 300 bp) foi realizado no Centro para Pesquisa Genômica em Biodiversidade de Berlim (BeGenDiv) e resultou em 20 milhões de leituras.

3.5 DELINEAMENTO DAS 'OPERATIONAL TAXONOMIC UNIT' (OTU)

As sequencias do Illuminas foram demultiplexadas, buscando-se por etiquetas de indexação. Os Paired-end reads foram fundidos e sequências com baixa qualidade foram excluídas com uma taxa de erro de no máximo 1, usando USEARCH (EDGAR 2010). As sequências foram novamente verificadas para remover ambiguidades e baixa qualidade quando foram 'dereplicated' no OBITools (BOYER et al. 2016) e as sequências únicas (singletons) foram removidas. Um posterior filtro de qualidade foi aplicado as sequências foram alinhadas contra o alinhamento de referência das sequências de DNA de Glomeromycotina (KRÜGER et al. 2012). O algoritmo NAST (DESANTIS *et al.* 2006) foi usado para realizar o alinhamento das sequencias usando o Mothur (SCHLOSS et al. 2009), onde a primeira região alvo do DNA foi tratada. Para evitar possível erro de sequenciamento, sequências que não se sobrepõem com a região alvo foram retiradas das análises subsequentes (https://www.mothur.org/wiki/MiSeq_SOP). As sequências foram ordenadas por suas abundâncias e agrupadas em 'Operational Taxonomic Units' (OTUs)

usando UPARSE (EDGAR 2013), passo que inclui checagem e remoção de 'chimeras' internas. Usando um limite de 97% de similaridade, as sequencias foram agrupadas em OTUs segundo os procedimentos recomendados (http://www.drive5.com/usearch/manual/uparse_otu_radius.html). O classificador Bayesiano Naïve (WANG et al. 2007) das sequências representativas de cada OUT foi implementado para identificar OTUs de Glomeromycotina contra o conjunto de dados de 28S LSU-DNA do 'Ribosomal Database Project' (RDP II - COLE et al., 2014) usando permutação recomendada de 50% de intervalos de confiança para sequencias curtas. Nos escolhemos o limite de identidade de 97% depois de observar aumento exponencial no número de OTU de Glomeromycotina. Posteriormente, a classificação de taxonomia de Glomeromycotan foi refinada por meio de um BLAST (ALTSCHUL et al., 1990) nas sequencias de referência (KRÜGER et al. 2012) e no NCBI (AGARWALA et al. 2016), com base no menor E-value. Além disso, a classificação taxonômica também foi realizada usando a árvore filogenética com as sequências alinhadas segundo referência de sequências de DNA ribossômico (KRÜGER et al. 2012). A árvore filogenética foi construída com RAxML (STAMATAKIS 2014), conduzindo-se uma análise de permutação (1000 bootstraps) e buscando a melhor árvore 'Maximum Likelihood Tree' com o modelo de nucleotídeo de substituição GTRCAT. A árvore filogenética foi editada no FigTree (RAMBAUT 2012).

3.4 ANÁLISE DE DADOS

3.4.1 Análises estatísticas dos dados morfológicos

Os dados morfológicos dos esporos, foram normalizados de acordo com a densidade de solo coletado para reduzir o efeito da amostragem, considerando que todas as amostras foram provenientes de 50 g de solo. As diferenças na abundância e diversidade alfa de AMF nos topos e área circundante de cada *Inselberg* foram comparadas através do teste-t pareado para cada valor médio das áreas. Uma análise mais aprofundada da riqueza foi conduzida para avaliar

e selecionar as variáveis ambientais mais informativas, por meio do critério de seleção baseado na informação de Akaike - gradual (AIC, BURNHAM; ANDERSON 2002), utilizando o pacote 'MASS' do programa R (RIPLEY et al., 2016). As variáveis de previsão foram determinadas utilizando a função de importância para cada um dos fatores, resultando na indicação da importância relativa de fatores ambientais na previsão de riqueza. Apenas argila e areia total foram considerados, com base no critério de AIC como variáveis importantes para a modelagem dos nichos de ocorrência dos FMA.

Os dados das comunidades baseados na morfologia dos esporos e os moleculares do solo e raiz foram transformados de acordo com o método Hellinger (LEGENDRE; GALLAGHER 2001) para corrigir a dupla ausência, usando o pacote 'vegan' (OKSANEN et al. 2016). Para os dados morfológicos, métodos multivariados (análise de redundância - RDA) com preditores categóricos únicos para os blocos de *Inselbergs* foram utilizados para estabelecer o efeito do topo-base, entre os diferentes conjuntos de variáveis. As variáveis ambientais foram corrigidas por auto-correlação espacial através de um Princípio de Coordenadas de abordagem Matrizes vizinhas (PCoA), implementado com o *pcnm* comando no pacote 'vegan'. Foi aplicada uma abordagem de seleção 'forward' com uma condição $P < 0,05$ para identificar as variáveis de solo que estruturam as comunidades de FMA. Foi realizado um particionamento da variância do conjunto das comunidades de FMA (dados morfológicos) adotando a abordagem descrita por Legendre (2007). A seleção 'stepwise' reuniu variáveis explicativas em cada um dos três grupos de indicadores (variáveis abióticas do solo, climáticas e espaciais), e os resultados foram visualizados no diagrama de Venn, usando o pacote 'Venn Diagram' (CHEN 2016).

Para determinar a associação entre padrões de distribuição das espécies e combinações de grupos de variáveis abióticas, selecionamos espécies indicadoras (com base em dados morfológicos e moleculares) pela criação e agrupamento da matriz de espécies através da função *multipatt*, usando o pacote 'indicpecies' (CÁCERES; JANSEN 2015). As análises foram realizadas com o programa estatístico R, versão 3.2.1 (R CORE TEAM 2013). Os pacotes estão disponíveis em <https://cran.r-project.org>.

3.4.2 Análises estatísticas dos dados moleculares

Para os dados moleculares, a diversidade local foi estimada a partir de observações individuais dos locais amostrados. Para contabilizar a intensidade amostral entre os locais, uma curva de rarefação e extrapolação (R/E) (COLWELL et al., 2012) da riqueza de espécies de FMA foi estimada, usando funções implementadas no pacote 'iNEXT' R (HSIEH; MA; CHAO, 2016). A magnitude da diferença entre a diversidade local das comunidades de FMA foi apresentada na curva e a amostragem rareficada para o menor tamanho e extrapolada para o maior número de amostras. A diversidade de FMA foi estimada usando diversidade alfa (número absoluto de OTU) e exponencial do índice de Shannon, que mostra o número efectivo de OTU (JOST, 2006). Para evitar influências da intensidade de amostragem a riqueza em OTUs foi rareficada padronizando a profundidade de sequenciamento por amostra para o número de 600 leituras, usando o pacote 'vegan' (OKSANEN et al., 2016). Um modelo linear geral (GLM) foi aplicado para testar variações significativas na diversidade de FMA entre os dois habitats (raízes e solo) entre os locais amostrados, usando o tipo de habitat como fator fixo. Múltiplas comparações Post-hoc pairwise (Tukey test) foram aplicadas, usando as funções no pacote do R 'agricolae' (DE MENDIBURU, 2017) com nível de significância de $P < 0.05$.

Para selecionar preditores que refletem a diferenciação na estrutura de comunidades de FMA de solo e raízes, individualmente, as variáveis explicativas foram submetidas a ordenação, após a etapa de seleção variável usando *envfit*. Padrões de distribuição na comunidade de FMA foram visualizados graficamente em plot bidimensional usando a função *metaMSD* (OKSANEN et al., 2016) com as variáveis significativas exibidas no gráfico de NMDS. Para identificar se semelhanças de comunidades OTUs dependem de distâncias espaciais entre as comunidades, determinou-se a decaimento de distância da comunidade, gerando-se curvas (dissimilaridade da comunidade vs distância geográfica). Para as comunidades de OTUs, matrizes de dissimilaridade foram calculadas usando a medida de distância

Bray-Curtis, enquanto matrizes de dissimilaridade espacial, derivadas de coordenadas geográficas foram calculadas usando a distância euclidiana entre os centroides das regiões. O grau e a importância da associação entre as similaridades das comunidades de OTUs e a distância espacial em habitats de solo e raízes foram medidos como correlação de Pearson (r) do teste de Mantel. As curvas de decaimento de distância foram montadas pela função linear. Para compensar possíveis enviesamentos latitudinais nas comunidades de OTUs estimou-se o inverso da interpolação da distância espacial ponderada (IDW) para os valores da estrutura dessas comunidades nos locais de amostragem. Nós levamos em consideração a distribuição não uniforme de superfície da terra calculando interpolação usando o pacote 'gstat' do R (PEBESMA; GRAELER 2017). Os resultados estão exibidos graficamente no mapa em células de 1 km x 1 km para a área de superfície na floresta seca tropical brasileira.

3.4.3 Análises estatísticas dos metadados

Para endereçar os efeitos dos fatores climáticos e do solo na ocorrência das famílias e ordens dos FMA, nós usamos abordagens combinadas incluindo múltiplos modelos estatísticos. Em particular, nós usamos (1) a abordagem de 'model averaging', para obtenção de parâmetros robustos estimados, baseados na informação do critério de Akaike, para seleção de modelos, considerando incertezas nos modelos (AICc; BURNHAM; ANDERSON 2002); (2) uso de técnicas de "machine learning" implementando-se o algoritmo 'Random Forest' para identificar os principais preditores da ocorrência dos FMA na floresta tropical seca (BREIMAN 2001). A modelagem foi realizada separadamente para cada família e ordem de FMA, usando a matriz de presença e de ausência, com base em modelos lineares generalizados (GLM) com distribuições binomial. As variáveis ambientais foram classificadas em três grupos, como clima (média anual da temperatura-MAT e precipitação anual-APP), edáfica (pH, C.E.C, silte, areia e argila) e fertilidade do solo (carbono orgânico - C_{org} , Nitrogênio total-N e relação C:N) foram incluídos no modelo como fatores fixos.

Primeiramente, reuniu-se um total de 68 modelos lineares binominais da seguinte forma: em todos os modelos, a variável resposta foi a ocorrência das famílias e ordem de FMA. Havia um modelo nulo, onde as variáveis ambientais estavam ausentes; cinco modelos univariados, abordando cada variável do solo relacionado com condições edáficas, além de 10 combinações dentre essas variáveis; três modelos univariados com as variáveis de fertilidade do solo isoladamente, mais um modelo completo combinando todos os fatores de fertilidade; e três modelos com duas variáveis do clima, além de mais um com a combinação envolvendo a combinação desses parâmetros. A importância de cada 'driver' foi calculada com base na soma dos pesos dos modelos pelo valores de AIC (BURNHAM; ANDERSON 2002). Os resultados foram visualizados plotando-se a distribuição das famílias e ordens dos FMA para cada um dos preditores ambientais. Para avaliar os resultados do 'model averaging' e identificar a principal ordem de FMA predita por um fator de clima ou solo particularmente, aplicou-se uma regressão com 'Random Forest'. Para construir cada floresta, árvore tamanho foi definido como 5000 e medidas distintas para todas as árvores foram obtidas para produzir o parâmetro 'importância' para cada variável de cada floresta randomicamente executada (BREIMAN 2001). A importância é determinada por meio da avaliação da diminuição da precisão de previsão (aumento no erro quadrático - MSE, entre observações e previsões) quando os dados para o predictor são aleatoriamente permutados. As variáveis foram classificadas com base na pontuação média de importância de todas as dobras de validação cruzada. Todas as análises foram realizadas em R 3.2.1 (R CORE TEAM 2013), usando os pacotes 'MuMIn' (BARTÓN 2017), 'dismo' (HIJMANS et al., 2017), 'boot' (RIPLEY 2017) e 'randomForest' (LIAW; WIENER 2015).

Tabela 2 - Propriedades dos solos nos topos e bases dos *Inselbergs* na Floresta tropical seca do Brasil

Locais	mg/dm ³					pH	cmolc / dm ³										%					
	Fe	Cu	Zn	Mn	P		K	Na	Al	Ca	Mg	H	S.B	CTC	V	C	m	Clay	L.Sand	S.Sand	Silte	M.O
Araçoiaba 1	80.60	0.30	10.40	30.20	40	5.4	0.36	0.11	0.1	6.40	2.20	4.20	9.07	13.37	67.84	4.90	1.09	8.8	54.42	14.48	22.3	8.45
Araçoiaba 2	100.90	0.70	7.20	112.60	20	5.9	0.26	0.14	0.1	7.80	4.00	1.85	12.21	14.11	86.53	2.11	0.41	12.8	32.76	34.46	20.0	3.64
Araçoiaba 3	247.60	0.80	10.70	242.60	60	5.4	0.27	0.23	0.1	7.50	3.50	3.15	11.50	14.70	78.22	3.99	0.43	12.8	31.48	38.34	17.4	6.88
Araçoiaba 4	114.90	1.40	9.80	237.60	140	6.7	0.27	0.14	0.1	9.80	3.30	0.90	13.52	14.47	93.43	1.21	0.37	14.8	29.40	36.82	19.0	2.09
Quixadá 1	97.20	1.40	21.20	138.70	320	6.1	0.62	0.21	0.1	8.50	2.30	2.45	11.62	14.12	82.30	2.70	0.43	11.0	46.72	20.22	22.0	4.65
Quixadá 2	194.30	1.40	23.60	114.20	460	5.5	0.34	0.14	0.1	7.80	2.00	2.65	10.28	12.98	79.20	2.45	0.48	11.0	47.32	22.96	18.7	4.22
Quixadá 3	155.60	0.50	11.00	90.10	18	8.1	0.23	0.11	0.1	3.10	1.00	0.15	4.43	4.63	95.68	0.39	1.11	5.0	56.76	34.06	4.1	0.67
Quixadá 4	126.90	0.40	6.40	70.20	9	4.8	0.19	0.12	0.2	3.80	0.90	2.80	5.01	8.01	62.55	1.47	3.84	7.0	74.66	15.26	3.0	2.53
LP.Mateus1	197.40	0.30	8.90	9.80	22	4.3	0.14	0.13	1.2	10.80	9.70	5.00	1.37	7.57	18.06	3.13	46.76	6.8	68.36	15.10	9.7	5.40
LP.Mateus2	45.20	0.30	29.30	44.00	20	5.6	0.25	0.39	0.1	3.10	0.50	1.40	4.25	5.75	73.89	1.45	2.30	6.8	64.84	16.44	11.9	2.50
LP.Mateus3	82.50	0.70	7.40	157.80	80	6.4	0.65	0.65	0.1	3.90	1.70	1.50	6.90	8.50	81.17	1.33	1.43	12.8	42.84	28.96	15.4	2.29
LP.Mateus4	122.40	2.50	16.90	138.80	28	6.6	0.65	0.20	0.1	13.30	7.30	1.45	21.44	22.94	93.46	2.61	0.23	26.8	29.76	18.28	25.1	4.50
Patos 1	84.00	0.60	9.10	39.20	80	4.9	0.32	0.09	0.6	2.30	0.30	1.20	3.01	4.81	62.56	6.28	16.63	9.0	46.12	25.62	19.3	10.83
Patos 2	220.10	0.50	7.60	58.90	5	5.4	0.28	0.27	0.1	2.80	0.30	1.70	3.65	5.45	66.98	1.36	2.67	11.0	49.50	30.00	9.5	2.34
Patos 3	141.10	0.40	1.10	21.40	20	4.7	0.27	0.09	0.3	2.00	0.30	2.70	2.66	5.66	47.03	1.90	10.12	8.9	55.92	25.92	9.3	3.28
Patos 4	115.10	1.50	12.50	128.00	80	5.8	0.31	0.13	0.1	3.40	0.20	1.40	4.04	5.54	72.93	0.84	2.42	12.9	53.02	26.96	7.1	1.45
Venturosa 1	76.90	0.40	18.80	131.10	140	5.8	0.74	0.03	0.1	5.30	0.80	1.65	6.87	8.57	80.16	1.53	0.72	11.1	52.78	18.84	17.3	2.64
Venturosa 2	89.50	0.40	26.90	149.60	180	6.5	0.46	0.10	0.1	8.10	1.10	1.45	9.76	11.26	86.68	2.23	0.51	13.1	49.06	17.12	20.7	3.84
Venturosa 3	157.30	0.80	21.80	78.10	380	4.8	0.51	0.09	0.3	5.90	0.40	7.70	6.90	14.90	46.31	4.24	4.17	11.2	56.96	12.60	19.3	7.31
Venturosa 4	86.30	0.40	24.80	170.30	80	5.8	0.57	0.22	0.1	6.20	1.00	2.50	7.99	10.59	75.44	1.66	1.24	15.2	44.64	21.52	18.7	2.86
Buíque 1	111.10	0.30	6.10	30.10	12	4.7	0.09	0.04	0.3	2.40	0.70	3.25	3.23	6.73	48.02	1.40	7.18	6.8	73.10	17.82	2.3	2.41
Buíque 2	36.50	0.10	8.10	8.20	8	4.6	0.19	0.07	0.8	2.00	0.20	8.40	2.45	11.65	21.06	3.47	24.58	4.8	55.86	30.32	9.1	5.98
Buíque 3	69.20	0.20	5.50	13.90	7	4.8	0.13	0.07	0.2	2.20	0.30	3.30	2.70	6.20	43.50	2.04	6.91	10.8	50.88	33.12	5.2	3.52
Buíque 4	38.80	0.20	7.30	44.60	16	5.7	0.14	0.04	0.1	3.60	0.50	2.00	4.28	6.38	67.11	1.46	2.28	6.8	64.08	22.70	6.5	2.52
P. Afonso 1	53.20	1.10	23.20	155.30	180	6.5	0.34	0.16	0.1	7.10	0.90	1.05	8.49	9.59	88.54	1.61	0.59	79.3	63.78	15.48	9.8	2.78
P. Afonso 2	104.20	0.70	25.40	169.20	160	7.2	0.68	0.23	0.1	10.30	0.30	0.85	11.50	12.40	92.74	1.85	0.43	75.7	50.46	25.20	13.4	3.19
P. Afonso 3	49.20	2.00	19.00	139.10	220	7.4	0.43	0.21	0.1	12.60	0.00	0.45	13.24	13.74	96.36	2.30	0.38	73.5	55.68	17.86	13.5	3.97
P. Afonso 4	90.20	0.30	28.50	116.20	1380	7.0	0.26	0.21	0.1	14.90	3.50	1.35	18.87	20.27	93.09	5.19	0.26	51.0	39.80	11.18	28.1	8.95
CS.Francisco1	41.80	0.40	7.70	111.00	80	5.9	0.35	0.13	0.1	3.40	1.20	1.25	5.08	6.38	79.63	1.19	0.97	83.9	68.52	15.42	5.3	2.05
CS.Francisco2	25.00	0.20	13.90	143.00	160	6.4	0.52	0.14	0.1	7.30	1.30	1.45	9.26	10.76	86.06	2.26	0.54	79.1	61.52	17.58	10.1	3.90
CS.Francisco3	38.90	0.40	13.10	126.20	220	6.6	0.34	0.11	0.1	5.30	1.30	1.15	7.05	8.25	85.46	1.22	0.70	84.3	65.52	18.80	4.9	2.10
CS.Francisco4	41.90	0.80	20.50	150.40	320	7.0	0.80	0.27	0.1	8.80	1.30	0.80	11.17	12.02	92.93	1.98	0.45	80.0	64.90	15.06	9.2	3.41
Itatim 1	93.50	0.40	7.00	24.50	60	4.9	0.24	0.21	0.5	3.20	0.80	6.70	4.45	11.65	38.21	6.77	10.10	6.8	54.02	20.96	18.2	11.67
Itatim 2	34.90	0.30	6.00	41.60	9	50.0	0.60	0.16	0.2	2.10	1.00	2.05	3.86	6.06	63.70	1.91	3.74	24.8	54.40	13.46	7.3	3.29
Itatim 3	19.10	0.30	6.20	68.20	29	6.5	0.55	0.09	0.1	4.80	0.80	1.25	6.24	7.54	82.76	1.67	0.79	20.8	50.12	18.00	11.1	2.88
Itatim 4	35.50	0.30	8.30	26.80	11	5.6	0.28	0.10	0.1	2.70	0.40	2.00	3.47	5.57	62.32	1.89	2.80	12.8	67.12	12.16	7.9	3.26
Milagres 1	129.80	0.20	16.60	4.20	35	4.3	0.18	0.13	2.1	1.00	0.30	10.40	1.62	14.12	11.44	13.54	56.53	4.9	47.08	13.96	34.1	23.34
Milagres 2	36.50	0.20	11.20	102.70	100	6.9	1.23	0.07	0.1	7.00	1.60	1.15	9.90	11.10	89.19	2.13	0.50	24.9	46.10	10.62	18.4	3.67
Milagres 3	61.60	0.40	15.00	157.40	60	6.8	0.95	0.20	0.1	4.30	1.10	0.65	6.55	7.25	90.34	1.59	0.76	14.9	51.46	20.94	12.7	2.74
Milagres 4	74.40	0.10	5.20	115.40	12	6.0	1.02	0.07	0.1	3.80	1.30	0.95	6.18	7.18	86.08	1.79	0.80	14.9	60.96	17.34	6.8	3.09
P. Azul 1	134.00	0.20	10.60	4.30	14	4.5	0.19	0.11	1.8	0.70	0.30	5.10	1.30	8.20	15.86	3.57	58.05	49.8	41.36	8.40	31.2	6.15

P. Azul 2	52.00	0.30	12.70	57.50	34	5.7	0.26	0.03	0.2	3.60	1.50	1.80	5.39	7.39	72.92	1.72	3.58	66.2	57.60	8.64	16.7	2.97
P. Azul 3	55.00	0.30	10.60	37.70	19	5.7	0.35	0.05	0.2	2.30	1.30	2.25	4.00	6.40	62.51	1.77	3.61	61.4	55.48	5.94	15.5	3.05
P. Azul 4	90.70	0.20	20.90	136.70	18	6.1	0.68	0.03	0.1	2.40	2.20	1.65	5.31	7.01	75.75	1.78	0.93	61.6	49.06	12.50	19.3	3.07
Medina 1	137.30	0.30	17.60	3.90	18	4.2	0.25	0.09	1.7	1.30	0.30	11.20	1.95	14.85	13.10	11.28	46.64	4.9	68.26	5.02	21.8	19.45
Medina 2	75.00	0.10	8.70	22.60	5	5.2	0.78	0.02	0.3	2.40	0.50	4.10	3.70	8.10	45.69	3.42	7.50	28.9	33.86	8.00	29.2	5.90
Medina 3	106.90	0.20	9.10	140.90	11	5.9	0.83	0.05	0.1	5.80	1.80	2.45	8.48	10.98	77.24	3.56	0.59	18.9	48.08	6.76	26.3	6.14
Medina 4	96.60	0.10	7.60	16.70	7	5.0	0.47	0.14	0.2	2.30	0.80	3.20	3.71	7.11	52.19	2.49	5.11	35.0	32.32	6.90	25.8	4.29

O número 1 para cada nome das áreas representa a área do topo dos *Inselbergs*, exceto para as áreas de P. Afonso e CS. Francisco. Os números consecutivos representam as áreas da base dos *Inselbergs*. Fonte: O Autor. (2018).

4 RESULTADOS

4.1 PREDITORES DA COMUNIDADE DE FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES NA FLORESTA TROPICAL SECA DO BRASIL

4.1.1 Diversidade de FMA em 'Inselbergs'

Registramos 82 morfoespécies de AMF, pertencentes a nove famílias e 18 gêneros, distribuídos entre os topos dos 'inselbergs' e em áreas da base, na floresta tropical seca do Brasil (Tabela 3). Dessas, 26 morfoespécies foram compartilhadas pela parte superior e inferior dos inselbergs. Oito espécies foram detectadas exclusivamente no alto dos 'inselbergs', e os táxons mais frequentes foram *Acaulospora*, *Glomus* e *Dominikia*. No entorno dos afloramentos, encontramos 48 morfoespécies não registradas no topo dos inselbergs. *Acaulospora* e *Glomus* foram os gêneros mais representativos nestas áreas, englobando 24 e 11 espécies, respectivamente. As famílias mais representadas foram Acaulosporaceae, com 24 morfoespécies e Glomeraceae, com 23, nos locais de amostragem. As espécies de FMA dominante ocorreram em mais de 40% do total de locais amostrados e pertenciam a gêneros *Acaulospora*, *Ambispora* e *Glomus*. As espécies mais abundantes e de maior frequência de ocorrência foram *Glomus macrocarpum*, que foi encontrada em 95% das amostras, seguidas de *Acaulospora excavata* (61%), *Glomus brohultii* (56%) e *Claroideoglomus* sp.1 que ocorreu em 52% dos locais. As espécies identificadas são classificadas de acordo com o tipo de formação de esporos como acaulosporoide, entrofosporoide, gigasporoide, glomoide e scutellosporoide. Os grupos de espécies mais abundantes foram acaulosporoide, glomoide e scutellosporoide. A abundância e a riqueza de espécies de FMA foram semelhantes entre os topos e bases dos inselbergs; no entanto, quando a parte superior e a área circundante foram considerados em conjunto, a abundância diferiu entre as 13 áreas amostradas, bem como a riqueza ($p < 0,001$), por efeito de bloco (Figuras 2 e 3, consultar artigo publicado, anexo I). De acordo com os resultados de PerMANOVA, a composição da comunidade de FMA diferiu significativamente entre latitudes ($R^2 = 0,06$, $p < 0,001$) e altitudes ($R^2 = 0,03$, $p = 0,03$). Figura 4, consultar artigo

publicado, anexo I). Em nosso 'modelo ótimo' para riqueza de espécies de FMA, esta foi positivamente influenciada pelo teor de argila do solo ($p = 0,03$).

4.1.2 Preditores da estrutura das comunidades de FMA

Comparação de três diferentes conjuntos de preditores ambientais (solo e clima) e de espaço das comunidades de FMA mostrou que os fatores do solo explicam mais de 9% dos padrões de comunidades desses fungos na floresta tropical seca do Brasil, enquanto a distância geográfica e fatores do clima não contribuíram para explicar a composição das comunidades de FMA (Figura 5). Primeiro foram avaliados os efeitos dos preditores individuais dentro de cada grupo (solo, clima e espaço) de forma independente; daí em diante, se comparou os efeitos em grupos com particionamento da variância. O grupo de variáveis preditoras compartilhou pequenas contribuições e mostrou que a variabilidade nas comunidades de FMA depende de efeitos exclusivamente do solo. A análise de redundância explicou aproximadamente 17,8% da variação dos dados (Figura 6), com o eixo 1 contribuindo 3,6% e o eixo 2 3,3% para a explicação dos resultados. A comunidade de FMA foi estruturada de acordo com as variáveis de solo no eixo 1: ferro (0,59), saturação de bases (0,36), matéria orgânica (-0,38) e conteúdo de areia grossa (-0,53). As variáveis sódio (-0,64), potássio (0,19), silte (0,17) e teor de areia total (-0,35) foram fortemente correlacionados com o eixo 2.

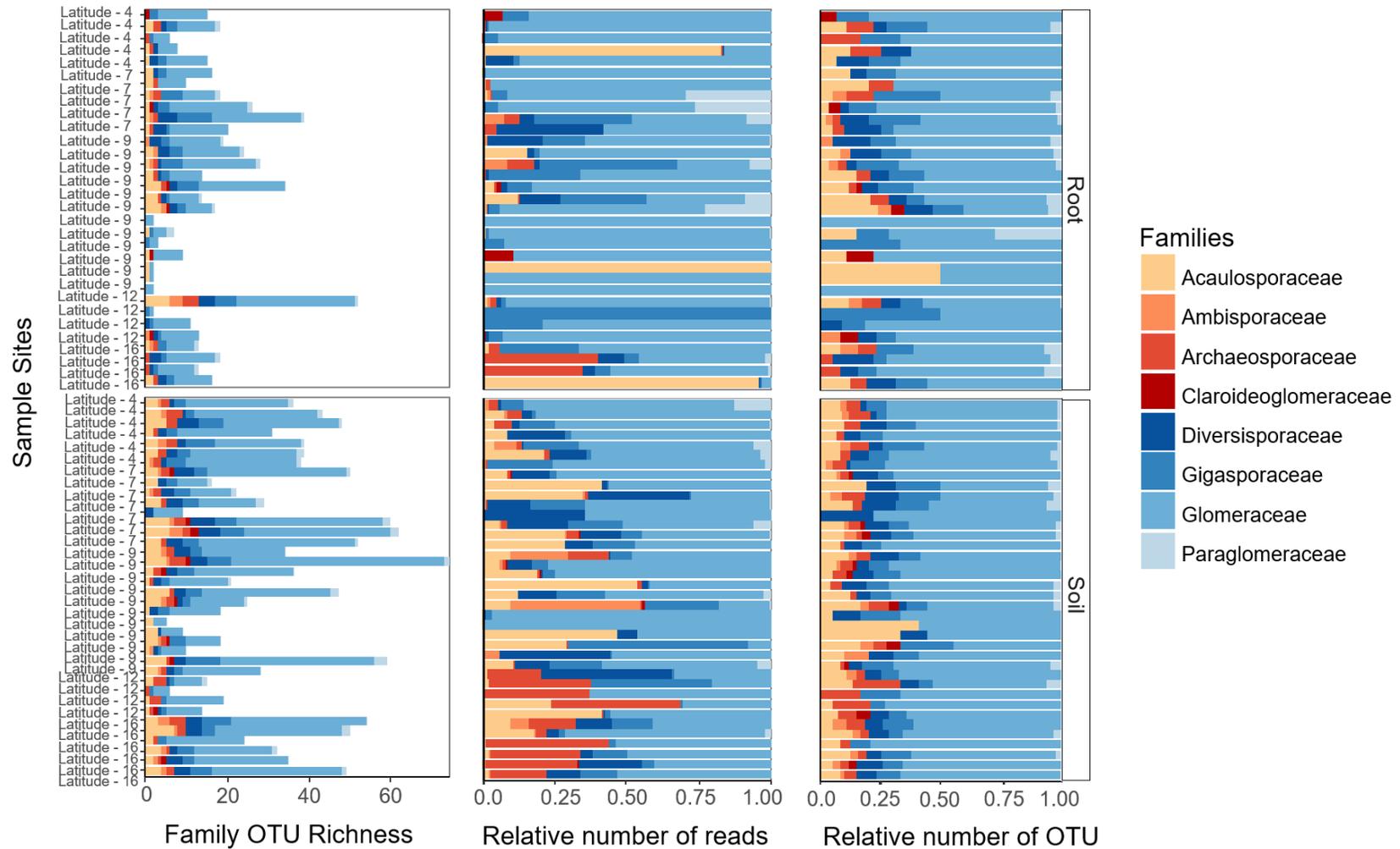
A análise de espécies indicadoras mostrou que várias espécies são indicadores de propriedades do solo. *Acaulospora morrowiae* ($p = 0,05$), *Claroideoglossum etunicatum* ($p = 0,03$) e *Gigaspora decipiens* ($p = 0,03$) foram indicadores de valores elevados de ferro no solo. *Gigaspora decipiens* ($p = 0,04$) e *Glomus microcarpum* ($p = 0,03$) foram indicadores de alto teor de areia no solo. *Glomus microcarpum* ($p = 0,01$) foi indicador do baixo concentração de sódio e *Acaulospora scrobiculata* ($p = 0,04$) e *Acaulospora* sp. 1 ($p = 0,03$) indicam as porções de solo com teor elevado de sódio. *Acaulospora* sp. 1 ($p = 0,04$) e *Ambispora appendicula* ($p = 0,03$) foram indicadores de baixo teor de carbono e *Glomus glomerulatum* ($p = 0,01$) e *A. appendicula* ($p = 0,02$) indicadores de baixos níveis de potássio. *Gigaspora margarita* (p

= 0,02), *Gigaspora* sp. ($p = 0,02$) e *Paradentiscutata maritima* ($p = 0,04$) foram indicadores de baixos valores dos teores de silte no solo, enquanto *A.morrowiae* ($p = 0,03$) foi indicador de quantidades elevadas de silte.

4.2 MUDANÇA NO PADRÃO DE DISTRIBUIÇÃO DOS FMA DE ACORDO COM O TIPO DE HABITAT NA FLORESTA TROPICAL SECA

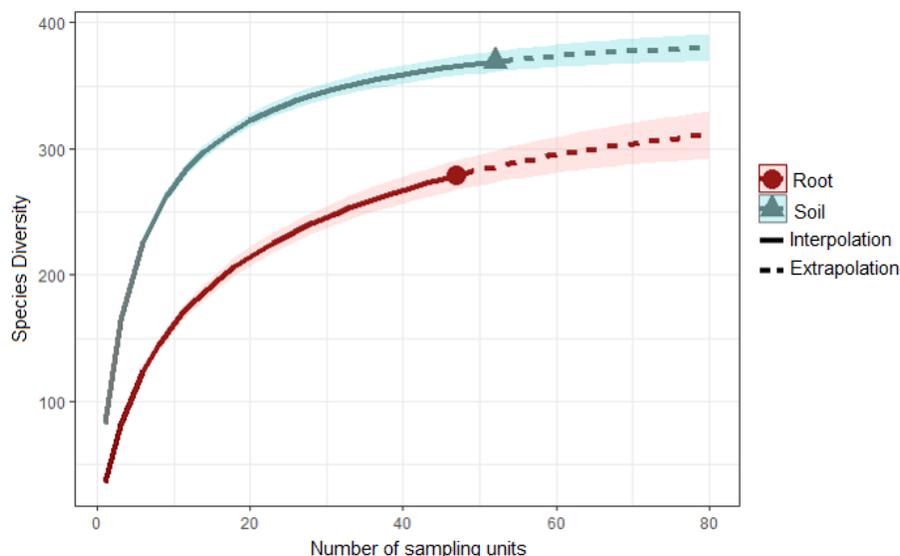
Um total de 3.107.625 sequências foram obtidos após a filtro de qualidade e uma vez que a explosão por quimeras foi executada. Dessas, 2.374.741 (76%) sequências foram identificadas como Glomeromycotina segundo sequências referência de LSU rDNA no banco de dados de Krüger et al. (2012), o banco de dados do NCBI e do EMBL (similaridade $\geq 97\%$). Nós grupamos 374 OTUs; as amostras de solo englobaram 57% desse total e as amostras de raízes 43%. As OTUs foram classificadas dentro de 8 famílias de Glomeromycotina e representantes de todas estas famílias estavam presentes nos habitats do solo e raiz (Figura 3). A frequência de ocorrência das famílias de FMA sobre os locais amostrados mostrou que Glomeraceae foi a família mais dominante, ocorrendo em 98% dos locais, seguida por Gigasporaceae (81%), Acaulosporaceae (80%), Diversisporaceae (77%), Archaeosporaceae (67%), Ambisporaceae (49%), Paraglomeraceae (45%) e Claroideoglomeraceae (23%). Glomeraceae e Gigasporaceae foram as famílias mais abundantes nas amostras de raízes, enquanto que no habitat solo, Glomeraceae, Acaulosporaceae e Diversisporaceae dominaram (Figura 3). As famílias foram representadas por 16 gêneros de FMA e os mais representativos foram *Rhizophagus* (40%) e *Funneliformis* (25%). A proporção de abundâncias de gêneros foi semelhante às raízes e ao habitat solo. A estratégia do esforço de amostragem foi eficaz para detectar a maioria das OTUs no solo, enquanto que nas amostras de raízes, o número de OTUs aumentaria com um maior número de amostras (Figura 4).

Figura 3 – Distribuição do número relativo de OTUs, número absoluto e relativo de famílias de FMA no solo e raízes ao longo do gradiente latitudinal da floresta tropical seca no Brasil.



Fonte: O Autor (2018).

Figura 4 – Curva de acumulação da riqueza de FMA (OTU) observada e estimada no solo e raízes amostrados.

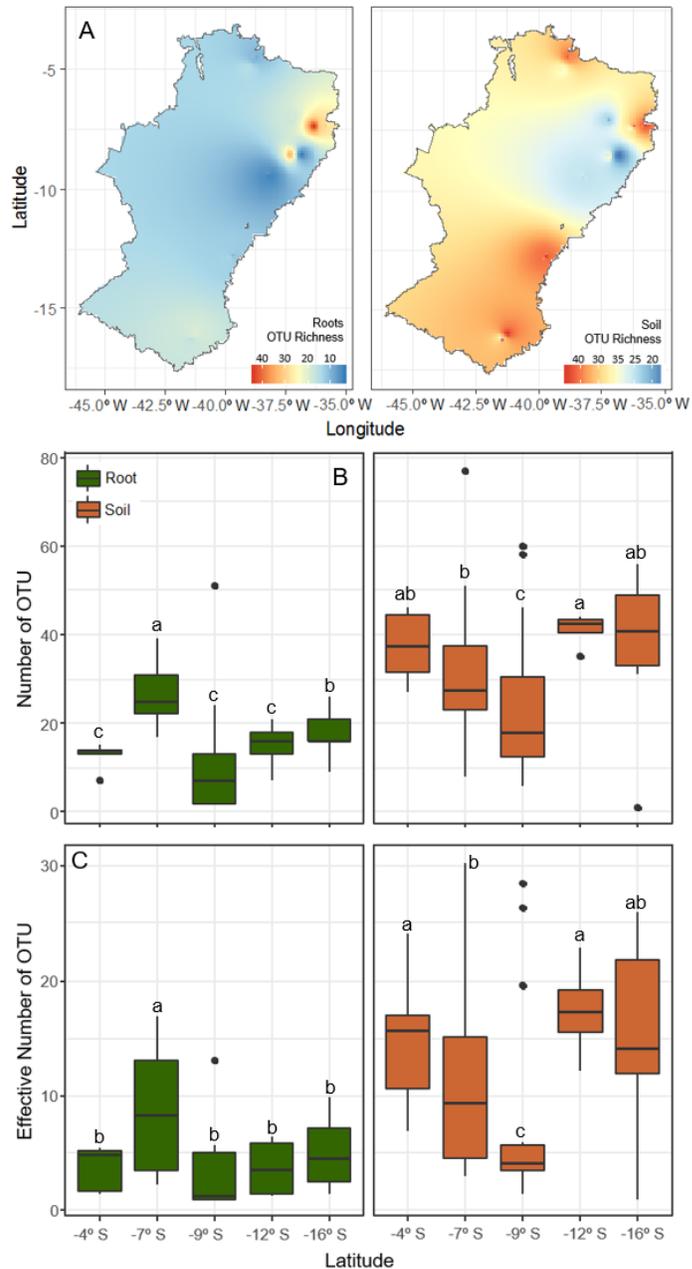


Fonte: O Autor (2018).

Nas raízes, 275 OTUs foram detectados, dos quais 25 eram exclusivos para este habitat; em solo, 349 OTUs foram detectados, dos quais 99 foram exclusivas. Os dois habitats partilham 250 OTUs. O número total de OTUs variou entre locais em diferentes latitudes (Figura 4). Nas raízes, 45 OTUs (média e SE: $12,8 \pm 1,7$) foram encontrados na faixa mais baixa de latitude (Norte), 76 no segundo intervalo de latitude ($25,5 \pm 4,0$), 86 ($11,0 \pm 3,8$) no terceiro, 42 ($14,7 \pm 2,9$) no quarto e 72 OTUs ($18,8 \pm 3,0$) na faixa de latitude superior (Sul). Em amostras de solo, foram registradas 143 OTUs ($35,8 \pm 4,1$) em latitudes do Norte, 133 na segunda faixa de latitude ($34,3 \pm 7,6$), 131 ($24,0 \pm 4,2$) na terceira, 94 ($40 \pm 4,4$) na quarta e 123 OTUs ($36 \pm 7,4$) em latitudes sul. O número médio de OTUs foi significativamente maior no solo do que nas raízes ($f: 11,7; P < 0,001$, Figura 5A-B). Em amostras de raízes, a riqueza de OTUs foi significativamente diferente ao longo do gradiente latitudinal, sendo maior no segundo intervalo de latitude ($f: 3,77; P < 0,006$, Figura 5A-B). No solo, a riqueza de OTUs também variou significativamente ao longo do gradiente latitudinal; a riqueza de OTUs foi significativamente maior nas latitudes Norte e Sul ($f: 2,28; P = 0,04$). De acordo com os valores de AIC o modelo seleção detectou fósforo e precipitação como desempenhando importância relativa para

explicar a riqueza de OTUs em amostras de solo em comparação com nitrogênio (208.92) e carbono (209). Por outro lado, a riqueza de OTUs no habitat das raízes foi mais correlacionada com nitrogênio e precipitação. Um padrão consistente com riqueza de OTUs também foi encontrado para a diversidade de Shannon (número efetivo de OTUs) nas raízes e no solo. Nas raízes, o número efetivo de OTUs foi considerado superior na segunda faixa de latitude (Figura 5C), e não diferiu entre as demais latitudes ($F: 6.4, P < 0,001$).

Figura 5 – Riqueza de FMA no solo e raízes ao longo de gradiente latitudinal da Floresta Tropical Seca do Brasil. (A) = Riqueza interpolada ao longo do gradiente latitudinal usando algoritmo (IDW) em células de 1 x 1 km. As diferentes cores (quentes: OTUs – locais ricos; frias: poucas OTUs). (B) Diferenças na riqueza de FMA – número de OTUs. (C) Diversidade - número efetivo de OTUs, representado pela exponencial do índice de diversidade de Shannon – Weiver. Médias (linhas sólidas), interquartil ('boxes'), faixas menor-maiores ('whiskers') e valores de 'outliers' (pontos) são mostrados. Letras diferentes representam diferenças significativas pelo 'general linear model' (GLM), com posterior teste 'post-hoc' de múltiplas comparações de Tukey ($P < 0.05$). Fonte: O Autor

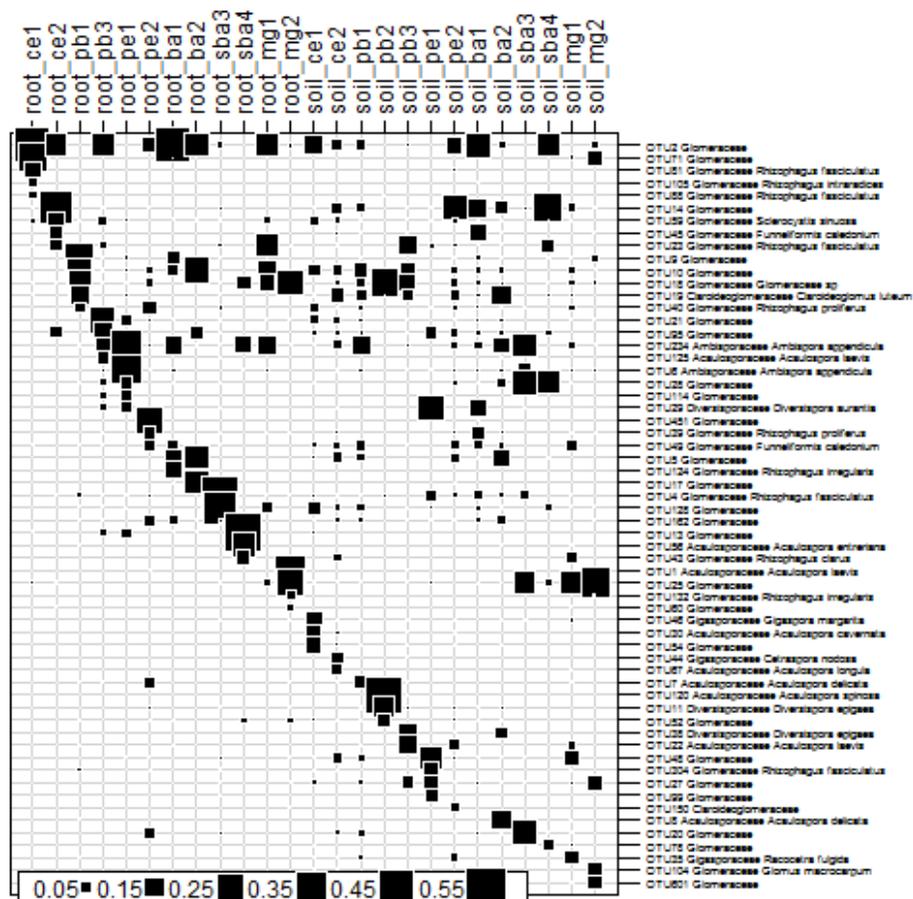


Fonte: O Autor (2018).

Observou-se um forte 'turnover' de OTUs ao longo do gradiente latitudinal em amostras de raízes e solo (Figura 6). Os grupos de OTUs mais abundantes na raiz diferem entre os locais amostrados ao longo do gradiente latitudinal e a maioria dos OTUs pertence à família Glomeraceae. Na maioria dos locais, as OTUs abundantes em raízes e solo apresentaram um padrão oposto de distribuição de abundância. Nas raízes, o grupo de

OTUs abundantes que pertencem à Acaulosporaceae e Ambisporaceae foram dominantes em latitudes médias. No solo, essas famílias dominaram em latitudes Sul, sendo as OTUs mais abundantes pertencentes a diferentes famílias, e amplamente distribuídas ao longo do gradiente latitudinal. Em latitudes de Norte e Sul, as OTUs abundantes pertenciam a Gigasporaceae e Acaulosporaceae. OTUs abundantes de Diversisporaceae estavam presentes em ambos os habitats em latitudes médias. A análise de espécies indicadoras detectou 28 OTUs no solo e 5 OTUs nas raízes (Tabela 4). Nas raízes, todas as espécies indicadoras pertencem à Glomeraceae e 3 OTUs foram associados com as latitudes do Norte: um com intervalos de segunda e terceira latitude e dois OTUs foram associados com as latitudes Sul. Em amostras de solo, o maior número de espécies indicadoras foi detectado nas latitudes Norte (10) e Sul (8). Em latitude médias, as espécies indicadoras pertencem às famílias Glomeraceae, Diversisporaceae, Gigasporaceae e Archaeosporaceae; em latitudes Sul, todos os táxons indicadores pertencem à família Glomeraceae. Uma OTU foi associado com o segunda faixa de latitude (Acaulosporaceae) e dois com os intervalos de latitude quarto e são das famílias Glomeraceae e Gigasporaceae.

Figura 6 – Distribuição das OTUs mais abundantes por habitat (soil e raíz) ao longo de gradiente latitudinal da Floresta Tropical Seca no Brasil. Os tamanhos dos quadrados representam a abundancia relativa média de OTUs (eixo y). A abundancia relativa das OTUs é mostrada por nome das localidades, orientados do Norte (lado esquerdo) para latitudes Sul (lado direito).



Fonte: O Autor (2018).

Tabela 4 – Espécies indicadoras de FMA em solo e raízes em gradiente latitudinal na Floresta Tropical Seca do Brasil

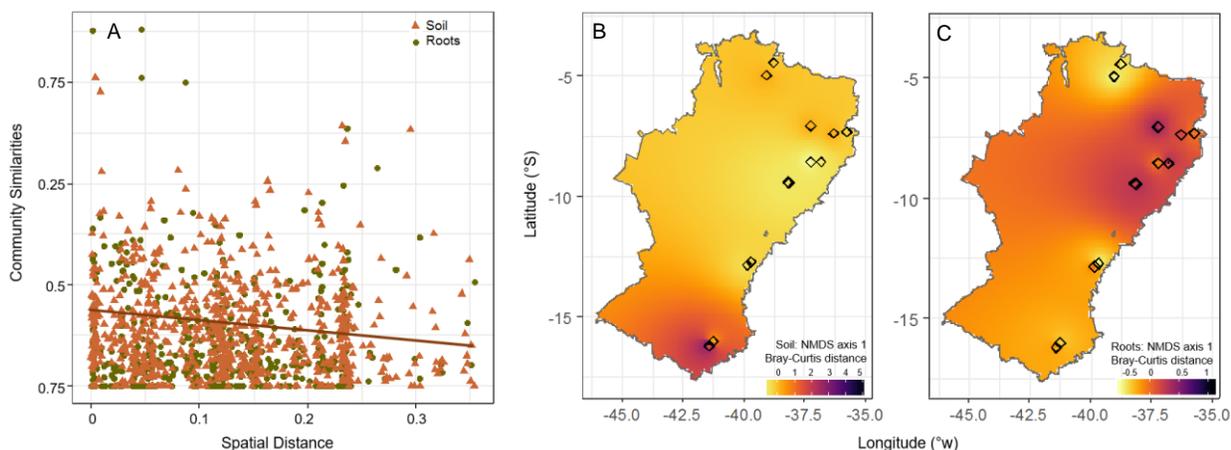
Latitudes	OTUs	Orders	Families	Genera	Taxa	Stat	P
Espécies indicadoras no habitat solo							
Norte	OTU128	Glomerales	Glomeraceae	<i>Rhizopogon</i>	<i>Rhizopogon</i>	0.713	0.025 *
Norte	OTU131	Diversisporales	Diversisporaceae	<i>Diversispora</i>	<i>Diversispora spurca</i>	0.577	0.035 *
Norte	OTU140	Glomerales	Glomeraceae	<i>Rhizopogon</i>	<i>Rhizopogon irregularis</i>	0.552	0.04 *
Norte	OTU201	Glomerales	Glomeraceae	<i>Rhizopogon</i>	<i>Rhizopogon</i> <i>Rhizopogon</i>	0.57	0.035 *
Norte	OTU288	Glomerales	Glomeraceae	<i>Rhizopogon</i>	<i>fasciculatus</i>	0.616	0.035 *
Norte	OTU324	Glomerales	Glomeraceae	<i>Funnelformis</i>	<i>Funnelformis mosseae</i>	0.622	0.035 *
Norte	OTU391	Diversisporales	Archaeosporaceae	<i>Archaeospora</i>	<i>Cetraspora nodosa</i>	0.577	0.035 *
Norte	OTU44	Diversisporales	Gigasporaceae	<i>Cetraspora</i>	<i>Cetraspora nodosa</i>	0.571	0.045 *
Norte	OTU46	Diversisporales	Gigasporaceae	<i>Gigaspora</i>	<i>Gigaspora margarita</i>	0.675	0.035 *
Norte	OTU87	Glomerales	Glomeraceae	<i>Rhizopogon</i>	<i>Rhizopogon irregularis</i>	0.683	0.03 *
Segunda quarta	OTU7	Diversisporales	Acaulosporaceae	<i>Acaulospora</i>	<i>Acaulospora delicata</i>	0.704	0.015 *
quarta	OTU169	Glomerales	Glomeraceae	<i>Funnelformis</i>	<i>Funnelformis</i>	0.697	0.03 *
quarta	OTU69	Diversisporales	Gigasporaceae	<i>Gigaspora</i>	<i>Gigaspora margarita</i>	0.699	0.02 *
sul	OTU220	Glomerales	Glomeraceae	<i>Funnelformis</i>	<i>Funnelformis</i>	0.671	0.015 *
sul	OTU231	Glomerales	Glomeraceae	<i>Rhizopogon</i>	<i>Rhizopogon proliferus</i>	0.73	0.015 *
sul	OTU278	Glomerales	Glomeraceae	<i>Funnelformis</i>	<i>Funnelformis</i>	0.577	0.045 *
sul	OTU484	Glomerales	Glomeraceae	<i>Rhizopogon</i>	<i>Rhizopogon</i>	0.577	0.045 *
sul	OTU506	Glomerales	Glomeraceae	<i>Funnelformis</i>	<i>Funnelformis</i>	0.665	0.04 *
sul	OTU548	Glomerales	Glomeraceae	<i>Funnelformis</i>	<i>Funnelformis</i>	0.577	0.045 *
sul	OTU601	Glomerales	Glomeraceae	<i>Funnelformis</i>	<i>Funnelformis</i>	0.717	0.045 *
sul	OTU71	Glomerales	Glomeraceae	<i>Funnelformis</i>	<i>Funnelformis</i>	0.811	0.015 *
Espécies indicadoras no habitat raiz							
Norte	OTU105	Glomerales	Glomeraceae	<i>Rhizopogon</i>	<i>Rhizopogon</i> <i>intraradices</i>	0.632	0.035 *
Norte	OTU71	Glomerales	Glomeraceae	<i>Funnelformis</i>	<i>Funnelformis</i> <i>Rhizopogon</i>	0.632	0.035 *
Norte	OTU81	Glomerales	Glomeraceae	<i>Rhizopogon</i>	<i>fasciculatus</i>	0.632	0.035 *
segunda	OTU21	Glomerales	Glomeraceae	<i>Funnelformis</i>	<i>Funnelformis</i>	0.674	0.04 *
terceira	OTU17	Glomerales	Glomeraceae	<i>Funnelformis</i>	<i>Funnelformis</i>	0.734	0.035 *
sul	OTU132	Glomerales	Glomeraceae	<i>Rhizopogon</i>	<i>Rhizopogon irregularis</i>	0.769	0.02 *
sul	OTU152	Glomerales	Glomeraceae	<i>Rhizopogon</i>	<i>Rhizopogon proliferus</i>	0.629	0.05 *

Fonte: O Aunton (2018).

Observamos que as semelhanças na composições de comunidades de FMA ao longo do gradiente norte - sul dependem do tipo habitats (raízes vs solo). A análise de decomposição de distância revelou que as semelhanças na composição de comunidades de FMA no solo diminuem na medida em que aumenta a distância espacial (Mantel - R^2 : 0,09, $P= 0,02$) (Figura 7A). A mudança na composição das comunidades no habitat de solo e raízes é evidente na figura 7B, onde comunidades de FMA de latitudes Norte diferem em composição daqueles em latitudes Sul (Adonis: raízes – F : 1.29, $R^2 = 0.17$, $P = 0,05$; Solo – F : 1,65, $R^2 = 0.17$, $P < 0,001$). Os resultados da PerMANOVA

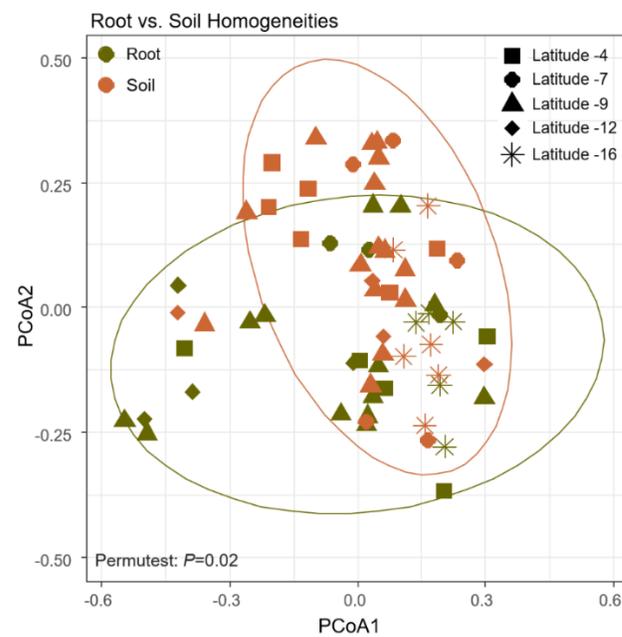
indicaram efeito significativo do tipo de habitat (raízes e solo) na composição das comunidades de FMA ($F = 2.41$, $R^2 = 0.03$, $P < 0.001$). Além disso, a dispersão multivariada entre o grupo de amostras de ambos os habitats foi significativamente diferente, de acordo com o teste PERMDISP ($F: 5.26$, $P = 0.02$), mostrando que as comunidades de FMA em raízes tem maior variabilidade entre as amostras em comparação com o grupo de amostras de solo (Figura 8).

Figura 7 – Similaridade das comunidades de FMA no solo e raízes ao longo de gradiente latitudinal da Floresta Tropical Seca no Brasil. (A) Decaimento da distância da similaridade entre latitudes. Os 'plot' mostram decaimento na similaridade das comunidades de AMF (o inverso do índice de Bray-Curtis) em relação à distância espacial (distância Euclidiana). Os triângulos e linhas representam resultados significativos das de comunidades FMA do solo (Mantel test - Roots: $r = 0.08$, $P = 0.06$; Soil: $r = 0.09$, $P = 0.02$). (B) Similaridades na comunidade de FMA (pontuação no eixo 1 da ordenação NMDS) ao longo do gradiente latitudinal (Adonis: Raíz x Soilo: $F = 2.39$, $R^2 = 0.03$, $P < 0.001$; Roots vs. Latitude: $F = 1.2$; $R^2 = 0.17$; $P = 0.04$. Soil vs. Latitude: $F = 1.9$; $R^2 = 0.05$; $P < 0.001$). A pontuação da ordenação no eixo 1 foi plotada no mapa através do algoritmo de interpolação (IDW) em células de 1×1 km. Cores similares indicam que as comunidades de FMA (solo e raízes) são ecologicamente similares em termos de composição de espécies. Os pontos representam os locais amostrados.



Fonte: O Autor (2018).

Figura 8 – Diversidade beta entre os pares de amostras usando homogeneidade multivariada de dispersão de grupos, com base na distância de Bray-Curtis. PCoA com base no centroide das distâncias dos grupos (solo e raízes. $F = 5.26$, $P = 0.02$).



Fonte: O Autor (2018).

Mudanças significativas nas comunidades de FMA ao longo de gradiente latitudinal foram exibidas na ordenação NMDS com amostras de solo e raiz se agrupando em grupos de baixa e alta latitudes (Figura 9). A precipitação anual média teve o maior valor de contribuição no eixo 1 para explicar as diferenças de estrutura de comunidades de FMA do solo nas latitudes Norte e Sul. O grupo de variáveis do solo P, C e N, teve o maior valor de contribuição também no eixo 1 para explicar as diferenças de estrutura de comunidades de FMA no solo nas latitudes médias (Figura 9). Para comunidades de FMA de raízes, a variável mais importante ao longo do eixo 2 foram: N, explicando a distribuição das comunidades de raízes de latitudes médias, e precipitação, que explicou a variação das comunidades AMF nas raízes em latitudes Norte e Sul.

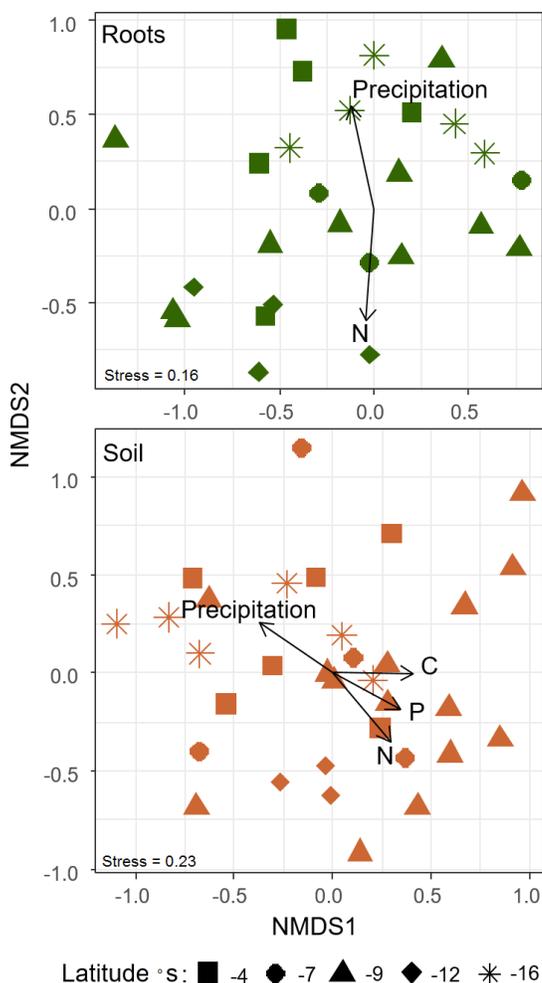
A precipitação foi significativamente maior nas latitudes Norte e Sul (média \pm : 890-900 mm/ano) em comparação com as latitudes médias (500 mm/ano) (Tabela 5). O conteúdo de N do solo foi alto na quarta faixa de latitudes e baixo na latitude sul (5.2 – 7 g.kg⁻¹). A percentagem de carbono orgânico não variou entre os locais amostrados ao longo do gradiente latitudinal (\pm 2,04%). O conteúdo de P solo foi significativamente superior em latitudes médias e baixo nas latitudes Sul (15,6 – 270 mg/dm³).

Tabela 5 – Variáveis do clima e propriedades do solo (média \pm SE) em gradiente latitudinal na Floresta Tropical Seca do Brasil

Latitudes	Precipitação (mm)	N (g.kg-1)	C %	P (mg/dm3)
- 4	890.3 \pm 45.7 a	6.1 \pm 0.12 b	1.9 \pm 0.5 a	117.8 \pm 72.2 ab
- 7	514.6 \pm 83.6 b	6.4 \pm 0.02 b	1.6 \pm 0.5 a	45.6 \pm 14.1 ab
- 9	565.6 \pm 24.1 b	6.3 \pm 0.04 b	2.5 \pm 0.3 a	270.9 \pm 85.7 a
-12	544.7 \pm 11.0 b	7.0 \pm 0 a	1.8 \pm 0.09 a	38 \pm 21.0 ab
-16	900.3 \pm 13.3 a	5.6 \pm 0.1 c	2.4 \pm 0.3 a	15.6 \pm 4.3 b
F	22.3	21.3	0.9	4.17
P	< 0.001	< 0.001	0.47	0.002

Precipitação media anual (mm); Nitrogênio (N); Carbono orgânico (C); Fósforo (P). Letras diferentes refletem médias significativas no gradiente latitudinal depois do teste por ANOVA (valores de F e P mostrados no base da tabela) e teste 'post-hoc' Tukey com múltiplas comparações no intervalo de confiança de 0.95. Fonte: O Autor (2018).

Figura 9 – Gráfico de ordenação NMDS mostrando as diferenças na composição da comunidade de FMA entre os habitats do solo e raízes. As variáveis ambientais com correlações significativas com as comunidades de FMA foram mostradas indicando a direção da influência das variáveis ambientais (*Raízes* - Precipitação: axis 1 = -0.11, axis 2 = 0.54, $r^2 = 0.3$, $P = 0.004$; N: axis 1 = -0.04, axis 2 = 0.59, $r^2 = 0.36$, $P = 0.002$; *Solo* - Precipitação: axis 1 = -0.37, axis 2 = 0.25, $r^2 = 0.2$, $P = 0.03$; N: axis 1 = 0.20, axis 2 = -0.34, $r^2 = 0.2$, $P = 0.02$; P: axis 1 = 0.34, axis 2 = -0.18, $r^2 = 0.15$, $P = 0.07$; C: axis 1 = 0.41, axis 2 = -0.004, $r^2 = 0.17$, $P = 0.06$). Fonte: O Autor.



Fonte: O Autor (2018).

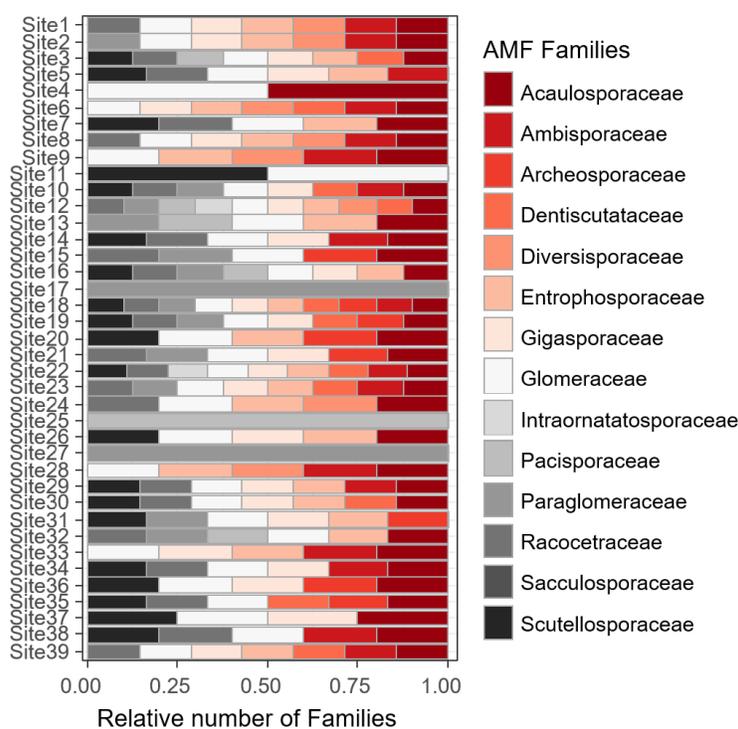
4.3 SOLO E CLIMA DIRIGEM A DISTRIBUIÇÃO DOS FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES NA FLORESTA TROPICAL SECA DO BRASIL

4.3.1 Status dos FMA na Floresta Tropical Seca do Brasil – Metadados

A região semi-árida do Brasil hospeda aproximadamente 14 famílias de FMA distribuídas em 4 ordens (Figura 10), e abrange mais de 150 espécies. Este valor para espécie corresponde a cerca de 50% do total de espécies de FMA descritas em todo o mundo, revelando a alta diversidade desses fungos nessa porção de Floresta Tropical Seca. A diversidade de FMA registrada nos 21 estudos compilados neste trabalho é

distribuída entre áreas manejadas e em porções de floresta natural, dada a minoria de áreas protegidas neste bioma, ressaltando-se a fragilidade dos remanescentes da floresta. As famílias Glomeraceae e Acaulosporaceae foram detectadas na maioria dos locais de estudo; no entanto, outras famílias restritas a sites específicos (Figura 10). As quatro ordens de FMA foram representadas em todos os sites de estudo.

Figura 10 – Distribuição relativa do número de famílias de FMA no solo e raízes, amostrados ao longo dos locais de estudo na Floresta Tropical Seca do Brasil. Fonte: O Autor



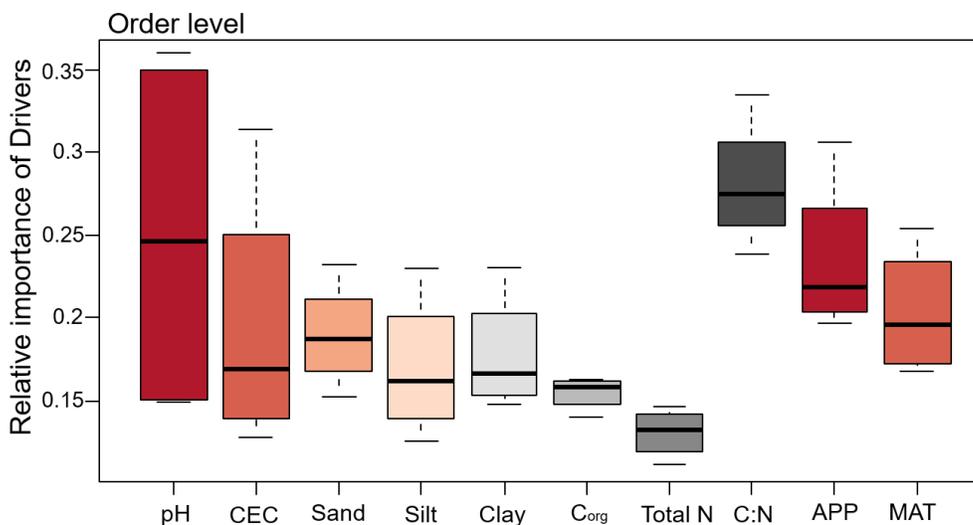
Fonte: O Autor (2018).

4.3.2 'Drivers' da distribuição dos FMA

A distribuição das famílias e ordens de FMA na Floresta Tropical Seca foi explicada principalmente pelo clima, propriedades físicas do solo e conteúdos de nutriente do solo relacionados à fertilidade (Figura 11). De acordo com o abordagem do

'model averaging', o desempenho das variáveis explicativas mudou consistentemente com o nível taxonômico abordado. Ao nível de famílias, o 'model averaging' não distinguiu o melhor modelo entre o conjunto de variáveis de ambiente, uma vez que todos os parâmetros estimados exibiram níveis semelhantes de suporte de dados e o modelo nulo indicou o maior peso para o valor de AIC (Tabela 6).

Figura 11 – Ranking de modelos, exibindo as contribuições relativas das variáveis de acordo com uma média de modelo. A importância das variáveis é usada para classificar a relevância máxima das variáveis explicativas, indicando a probabilidade relativa de cada variável pertencer ao conjunto do melhor modelo (com incerteza reduzida). O eixo y mostra a posição média de cada preditor em todas as ordens de FMA (com valores mais altos correspondendo a maior contribuição). A importância de cada variável foi calculada como a soma dos pesos para todos os modelos, onde cada variável particular aparece com um valor Akaike. Fonte: O autor.



Fonte: O Autor (2018).

Tabela 6 – Resumo dos resultados do ‘model averaging’: efeitos de cada parâmetro (variáveis) na distribuição de famílias de FMA na Floresta Tropical Seca do Brasil.

Model Averaging: Famílias de FMA							
Parametro	df	logLik	AICc	Δ AIC	Peso	Importância	k
pH	2	-26.26	56.85	0.7	0.08	0.2	13
Silte	2	-26.34	57.01	0.86	0.07	0.25	13
C.E.C.	2	-26.64	57.62	1.47	0.05	0.16	13
MAT	2	-26.76	57.86	1.72	0.05	0.18	17
Cley	2	-26.91	58.15	2.01	0.04	0.21	13
C:N	2	-26.91	58.16	2.01	0.04	0.11	12
Areia	2	-26.93	58.2	2.05	0.04	0.19	13
APP	2	-26.97	58.27	2.12	0.04	0.16	17
C _{org}	2	-27	58.33	2.18	0.04	0.13	12
N	2	-27.02	58.37	2.22	0.04	0.13	12
Null	1	-27.02	56.15	0	0.11		

Capacidade de troca catiônica (C.E.C.); Temperatura média anual (MAT); Precipitação anual (APP); Carbono (C); Nitrogênio (N). Fonte: O Autor (2018).

Embora a importância relativa do conjunto de variáveis seja similar, a soma dos pesos de Akaike revelou pH do solo e silte desempenhando um certo papel na ocorrência dos FMA, derivado também dos modelos com valores minimizados de AIC. A faixa de distribuição dos valores de importância das variáveis entre as ordens de FMA difere dos resultados em nível de família, revelando maiores valores de importância para a precipitação, C:N e pH (Figura 11). Este resultado mostra também uma quantidade relativamente baixa de incerteza em relação a outros modelos para referir-se corretamente aos drivers de distribuição de ordens de FMA. O desempenho individual das variáveis é apresentado na tabela 7. Os resultados do ‘model averaging’/média de modelos também revelaram uma diferenciação grande do nicho para ordens de FMA, mostrada pela variação do intervalo para a maioria dos preditores de solo e clima (Figura 10 - Tabela 8). Isso indica o poder do teste em estimar parâmetros robustos do modelo. Também demonstra que os resultados são robustos suficientes para serem incluídos como suporte em modelos de previsão, devido a apresentação de variáveis ponderadas,

e a capacidade de distinção de modelos que apresentam um nível semelhante de suporte para um mesmo conjunto de variáveis.

Tabela 7 – Resumo dos resultados do ‘model averaging’: efeitos de cada parâmetro (variáveis) na distribuição de ordens de FMA na Floresta Tropical Seca no Brasil. Valores de importância exibidos na figura 10.

Model Averaging: Ordens de FMA							
Parametros	df	logLik	AICc	Δ AIC	Peso	Importancia	k
pH	2	-7.99	20.32	0	0.13	0.36	13
C:N	2	-8.01	20.35	0.03	0.12	0.33	12
C _{org}	2	-9.52	23.37	3.06	0.03	0.16	12
Clay	2	-9.69	23.72	3.41	0.02	0.17	13
APP	2	-9.79	23.92	3.6	0.02	0.23	17
N	2	-9.88	24.1	3.78	0.02	0.13	12
Areia	2	-10.18	24.69	4.37	0.01	0.19	13
MAT	2	-10.25	24.84	4.52	0.01	0.18	17
Silte	2	-10.53	25.4	5.08	0.01	0.23	13
C.E.C.	2	-10.56	25.46	5.15	0.01	0.15	13
(Null)	1	-10.58	23.26	2.95	0.03		

Capacidade de trocas catiônicas (C.E.C.); temperatura anual média (MAT); precipitação anual (APP); Carbono (C); Nitrogênio (N).
Fonte: O Autor (2018).

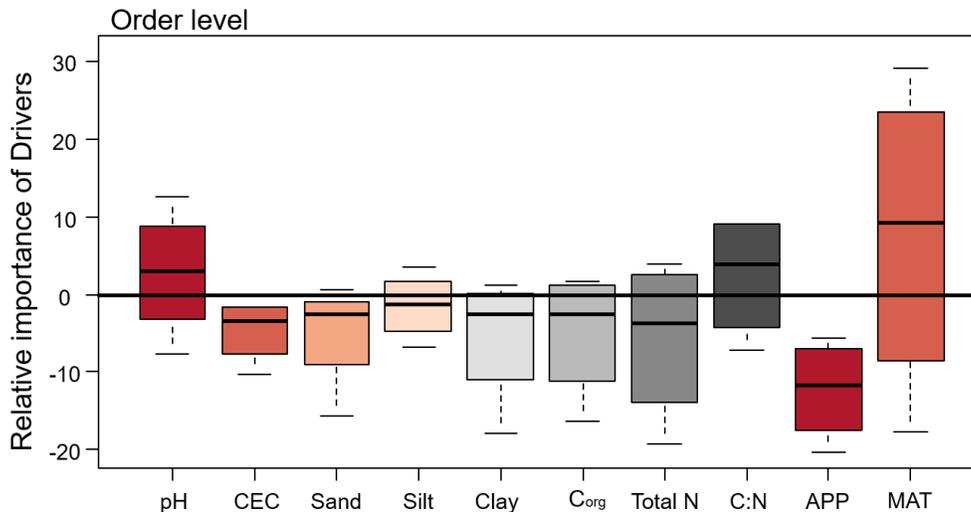
Tabela 8 - ‘Model averaged’, mostrando os coeficientes dos preditores que foram mostrados na figura, e descrevendo a proporção das ordens de FMA relacionadas com os parâmetros estimados.

Model Averaging: Regression estimates (AMF Orders)				
Parametros	Diversisporales	Archaeosporales	Gigasporales	Glomerales
C:N	0.239	0.272	0.278	0.335
pH	0.148	0.153	0.340	0.361
APP	0.197	0.306	0.210	0.226
MAT	0.214	0.168	0.254	0.177
Areia	0.152	0.233	0.183	0.190
C.E.C.	0.128	0.188	0.314	0.151
Clay	0.159	0.231	0.148	0.174
Silte	0.125	0.152	0.171	0.230
C _{org}	0.163	0.162	0.141	0.155
N	0.146	0.111	0.137	0.128

Capacidade de trocas catiônicas (C.E.C.); temperatura annual média (MAT); precipitação anual (APP); Carbono (C); Nitrogênio (N). Fonte: O Autor (2018).

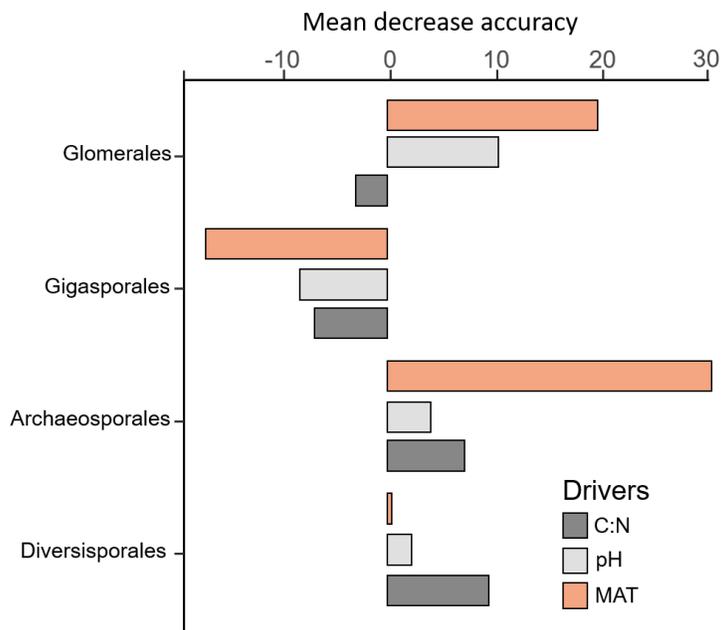
Os resultados do 'model averaging' foram apoiados pelo modelo de previsão implementado como algoritmo 'Random Forest' (Figura 12). Os valores de importância dos modelos 'Random Forest' indicaram que preditores do clima e solo são ordem-específicos para os FMA com um notável contraste entre eles, e sugerem que os FMA apresentam restrição de nicho ao nível de ordem. O pH do solo e a temperatura contribuem fortemente para prever corretamente a ocorrência de Glomerales nos locais de estudos; no entanto, a relação de C:N do solo não pode prever a distribuição dos FMA (Figura 12). Por outro lado, para Diversisporales, a taxa de C:N do solo desempenhou o papel mais importante para prever a ocorrência de espécies, em comparação com a temperatura e o pH do solo. A ocorrência de Archaeosporales foi impulsionada principalmente pela temperatura e pH, enquanto a taxa de C:N do solo teve uma importância menor de previsão. Valores de importância dos preditores para Gigasporales foram muito baixos e negativos, indicando que as variáveis testadas não desempenham um papel decisivo na predição da distribuição de espécies dessa ordem (Tabela 9).

Figura 12 - 'Boxplot' da variância da permutação explicada pelo modelo utilizando o Random Forest, mostrando a faixa de contribuição de cada variável para as ordens de FMA. Resultados das análises com o Random Forest visam identificar as melhores variáveis ambientais que preveem corretamente a distribuição dos FMA na Floresta Tropical Seca no Brasil. O eixo y mostra a posição média de cada preditor para todas as ordens de FMA (valores mais altos correspondendo a maior contribuição). Fonte: O Autor



Fonte: O Autor (2018).

Figura 13 – Ordens de classificação de desempenho de todos os preditores de acordo com sua taxa de seleção global (uso) em todos os modelos de FMA. O eixo x mostra a importância de variáveis (diminuição média de precisão do modelo Random Forest – dados permutados aleatoriamente), classificados a partir do preditor ambiental inferior (ou seja, as variáveis que menos contribuíram para distribuição de ordens de FMA) na Floresta Tropical Seca do Brasil. Fonte: O Autor



Fonte: O Autor (2018).

Tabela 9 – Valores de importância do modelo utilizando ‘Random Forest’ para as variáveis do clima e solo, calculadas como o número de vezes que uma variável particular contribuiu para a correta classificação de um parâmetro.

Variáveis	RF Importância			
	Glomerales	Diversisporales	Archaeosporales	Gigasporales
pH	12.082947	1.2664163	4.2254101	-6.194563
C:N	-1.3643412	9.7793104	8.5934045	-5.252395
MAT	19.5745185	1.8334907	29.0529336	-17.20273

Temperatura anual média (MAT); taxa de carbono e nitrogênio (C:N). Fonte: O Autor (2018).

5 DISCUSSÃO

5.1 PREDITORES DA COMUNIDADE DE FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES NA FLORESTA TROPICAL SECA DO BRASIL

A maioria dos estudos abordando a extensão da influência dos fatores ambientais nas comunidades de FMA tem como base análises moleculares (DAVISON et al., 2015; KIVLIN; HAWKES; TRESEDER, 2011; MARTÍNEZ-GARCÍA et al., 2015; ÖPIK et al., 2010; PASTERNAK et al., 2013b) e poucos usam identificação baseada na morfologia dos esporos (CHAUDHARY et al., 2014; PONTES et al., 2017; SÄLE et al., 2015). O método morfológico é uma abordagem historicamente predominante para caracterizar espécies, permitindo uma melhor diferenciação de táxons de fungos e uma detecção mais sensível das mudanças na composição de comunidades e na diversidade de FMA (WETZEL et al., 2014), produzindo também informações importantes sobre o manejo dos solos (SÄLE et al., 2015); no entanto, funciona apenas para a fração de FMA esporulante (ÖPIK; DAVISON, 2016). Na Floresta Tropical Seca do Brasil, a riqueza de FMA entre o topo e a base dos inselbergs não diferiu, não corroborando nossa primeira hipótese e mostrando pouco efeitos de isolamento dos afloramentos rochosos na comunidade de fungos, sugerindo a falta de processos históricos na distribuição dos AMF. Este último ponto implica que membros das comunidades de FMA em torno dos inselbergs também podem se dispersar dentro dos habitats rochosos específicos, não constituindo uma metapopulação isolada. Os resultados também podem estar relacionados com a fraca especificidade por hospedeiro, e/ou ser consequência da forte semelhança da vegetação em inselbergs com a matriz circundante, gerada pelas condições ambientais locais (POREMBSKI, 2007).

5.2 MUDANÇA NO PADRÃO DE DISTRIBUIÇÃO DOS FMA DE ACORDO COM O TIPO DE HABITAT NA FLORESTA TROPICAL SECA

Este é a primeira avaliação abrangendo a diversidade molecular de comunidades de FMA em Floresta Natural Seca, e em escala regional, no Brasil. Estudos nessa região, têm em sua maioria englobado ecossistemas manejados (MELLO et al., 2012; SOUZA et al., 2003), e áreas degradadas (SILVA et al., 2005, 2007), para relatar a diversidade de FMA, e para o registro de novos táxons de FMA em diversos tipos de ecossistemas (SILVA et al., 2014), incluindo áreas naturais. Estudos têm destacado o potencial das áreas naturais para manter uma elevada diversidade de FMA e táxons desconhecidos (OHSOWSKI et al., 2014; RODRIGUEZ-ECHEVERRIA et al., 2017; VARELA-CERVERO et al., 2015). Nossos achados suportam o alto status de diversidade de FMA na Floresta Tropical Seca do Brasil, em termos de OTUs, em ambos os tipos de habitat, ou seja, no solo e raízes. Além disso, demonstramos mudanças ecológicas das comunidades de fungos ao longo do gradiente geográfico e confirmamos a dependência da estrutura das comunidades de FMA em relação ao tipo de habitat colonizado.

Um total de 374 OTUs de Glomeromycotina foi detectado em habitats de solo e raízes, provendo uma estimativa robusta e complementar da diversidade alfa de FMA no semiárido. O estudo revelou uma elevada riqueza de FMA usando a região LSU-DNA, em comparação com outros estudos onde a diversidade de FMA em solo e raiz foi acessada, usando os mesmos marcadores de DNA em amostras de campo (HORN et al., 2014; TORRECILLAS; DEL MAR ALGUACIL; ROLDÁN, 2012), e também comparando com pesquisas sobre a diversidade das comunidades de FMA em raízes, em diversos ecossistemas terrestres (GOLLOTTE; VAN TUINEN; ATKINSON, 2004; ROSENDAHL; STUKENBROCK, 2004) e aquáticos (NIELSEN et al., 2004), e a influencias de diferentes espécies de plantas, e ecossistemas manejados na assembléia de FMA (MIRÁS-AVALOS et al., 2011; PIVATO et al., 2007; SÝKOROVÁ et al., 2012). As comparações desse estudo com outros são restritas devido a ser esta a primeira avaliação da diversidade molecular de FMA usando o sequenciamento de Illumina com marcadores da subunidade maior do DNA em Floresta Seca no Brasil, e também porque a detecção da riqueza de OTUs é altamente dependente da pipeline e limiares utilizados. Além disso, a maioria do dados relativos à diversidade natural de Glomeromycotina tem usado a região

SSU do rRNA (ÖPIK et al., 2013), o que leva a diferenças na quantificação da diversidade de FMA. A região LSU rDNA forneceu informação filogenética robusta e confiável para identificação de FMA em resolução ao nível de espécie (GAMPER; WALKER; SCHÜSSLE, 2009; KRÜGER et al., 2012; PORTER; GOLDING, 2012), demonstrando uma alta variabilidade interespecífica em sequências da região LSU para Glomeromycotina (SCHOCH et al., 2012) o que suporta a correta identificação das espécies.

A diversidade de FMA no solo foi superior à das raízes, como esperado e apoiando outros relatos (HEMPEL; RENKER; BUSCOT, 2007; HORN et al., 2014; TORRECILLAS; DEL MAR ALGUACIL; ROLDÁN, 2012); no entanto, ambos os habitats compartilham a maioria dos táxons, como mencionado também em outro estudo (VARELA-CERVERO et al., 2015). Mesmo assim, solo e raízes podem abrigar combinações muito diferentes de FMA (HEMPEL; RENKER; BUSCOT, 2007; SAKS et al., 2014; TORRECILLAS; DEL MAR ALGUACIL; ROLDÁN, 2012). Nossos resultados sugerem que a maior diversidade de FMA em solo reflete a maior capacidade dos propágulos se manterem e persistirem ao longo do tempo no compartimento do solo (LÓPEZ-GARCÍA et al., 2014), e indica a natureza sazonal das comunidades de FMA (MARTÍNEZ-GARCÍA et al., 2011). Além disso, o mecanismo que desencadeia as diferenças na diversidade de FMA na raiz e no solo são suportadas pela evidência de que raízes associam apenas com uma fração dos táxon de FMA presentes no solo, demonstrando que a seletividade de hospedeiro pode restringir a assembléia dos simbiossiontes funcionalmente (MAHERALI; KLIRONOMOS, 2012; ÖPIK et al., 2009; ÖPIK; MOORA, 2012). A restrição do espaço de nicho pode excluir espécies com baixas taxas de colonização das raízes (MAHERALI; KLIRONOMOS, 2012; VAN DER HEIJDEN; SCHEUBLIN, 2007), levando a menor diversidade de FMA no habitat de raiz do que em solo. Outra explicação para as diferenças em diversidade nesses dois compartimentos pode estar relacionada à diferentes estratégias da história de vida dos FMA e a mudanças na dinâmica sazonal de esporulação entre grupos (CLAPP et al., 1995; OEHL et al., 2004, 2009; PRINGLE; BEVER, 2002), o que leva a flutuações na época de colonização de raízes.

Neste estudo, as OTUs mais abundantes em amostras de raiz e de solo pertenciam à família Glomeraceae, considerada como a mais comum em ecossistemas naturais e manejados em ambos os tipos de habitat (OEHL et al., 2010; RODRÍGUEZ-ECHEVERRÍA et al., 2017) Todas as famílias de FMA foram detectadas no solo e nas raízes, como registrado em outros estudos (HORN et al., 2014), mostrando que as raízes representam um 'pool' da comunidade do solo. No entanto, as famílias mais abundantes colonizando as raízes foram Glomeraceae, caracterizada pela extensa colonização das raízes (HART; READER 2002b) e, surpreendentemente, Gigasporaceae, conhecida por produzir lenta colonização (MAHERALI; KLIRONOMOS 2007). No entanto, nossos resultados suportam outros achados que relatam Gigasporaceae como dominante em raízes em florestas no semi-árido da África (RODRIGUEZ-ECHEVERRIA et al. 2017) e também em solo e raízes na região Mediterrânea (BALESTRINI et al. 2010). Este resultado pode estar refletindo a estratégia intrínseca de história de vida das famílias de FMA, e também o papel das características do solo, pois as famílias de FMA respondem a alterações no solo. Gigasporaceae, por exemplo, aumenta em abundância quando aumenta a fertilização com nitrogênio e em limitada disponibilidade de P no solo (JOHNSON et al. 2003). Glomeraceae, Acaulosporaceae e Diversisporaceae foram mais abundantes no solo do que nas raízes, sugerindo que a colonização deste compartimento pode estar relacionada à diversidade funcional do FMA. A proporção de FMA colonizando solo-raízes também demonstra a maneira como estes fungos beneficiam os hospedeiros e/ou o ambiente, ao realizar a translocação de nutrientes do solo, ou investir em biomassa intra-radicular ou extra-radicular (HART; READER 2002b; PEARSON; JAKOBSEN 1993; RAVNSKOV; JAKOBSEN 1995). Assim, a multifuncionalidade dos grupos de FMA, ligada ao pouco efeito de seletividade de hospedeiro, pode explicar as distintas abundâncias entre famílias de FMA no solo e nas raízes. Um maior número de espécies indicadoras de solo reflete a maior diversidade de FMA relacionada a este habitat, destacando que locais amostrados mais ricos são capazes de abranger um número maior de espécies indicadoras (RODRÍGUEZ-ECHEVERRÍA et al. 2017).

Era esperada diminuição da diversidade de FMA (alfa e beta) com o aumento da latitude (muito longe do Equador); no entanto, a riqueza de FMA não seguiu um padrão latitudinal em escala regional da Floresta Tropical Seca, assim como os exibidos por macroorganismos e outros grupos de microrganismos (MARTINY et al. 2006), ou como o padrão relatado em estudos em grande escala para assembléias de FMA (DAVISON et al. 2015). Ao contrário da nossa expectativa, a diversidade alfa de FMA não mostra uma variação unidirecional ao longo do gradiente latitudinal, mas apresenta diferentes padrões nas raízes e no solo. Os locais que apresentaram maior riqueza de FMA nas amostras do solo estão nas latitudes Norte e Sul, enquanto que para as amostras de raízes as latitudes médias são mais ricos em termos de OTU de FMA. Uma possível razão para isso pode ser a dependência da escala para tal padrão latitudinal (DAVISON et al. 2015; KOSKE; TEWS 1987; SHI et al. 2014), assim, em escala regional em ambientes tropicais, onde existe alta heterogeneidade espacial, o padrão latitudinal não é evidente como o padrão observado nos estudos em escala global para grupos funcionais de fungos (TEDERSOO et al. 2014) e simbiontes micorrízicos arbusculares (DAVISON et al. 2015). Em grandes escalas, os padrões seguidos por comunidades fúngicas na latitude dependem do grupo funcional, tais como elevada diversidade de fungos endomicorrízicos em baixas latitudes (SHI et al. 2014), acompanha elevada diversidade de espécies de plantas que formam associação micorrízica arbuscular (BUENO et al. 2017), revelando a forte influência do tipo de vegetação sobre a diversidade de fungos (PÄRTEL et al. 2017; RODRÍGUEZ-ECHEVERRÍA et al. 2017; SHI et al. 2014). Nossos resultados revelam uma diversidade beta ao longo do gradiente de latitude que sugere a baixa capacidade de dispersão dos FMA. Além disso, o padrão heterogêneo na composição das comunidades de plantas ligadas ao solo e as variações climáticas também podem justificar a ausência de um padrão unidirecional em latitudes em florestas tropicais e indicar as preferências de nicho de FMA. Mais estudos são necessários para elucidar o papel do gradiente latitudinal na diversidade de FMA e os efeitos do filtro ambiental na região do semi-árido brasileiro.

Nossos resultados mostram diferenciação na composição das comunidades de FMA entre o solo e raízes, o que comprova a influência do tipo

de habitat na composição da comunidade de FMA (HEMPEL et al. 2007; HORN et al. 2014; SAKS et al. 2014) em ambientes tropicais ou temperados. Filtros abióticos também podem impor essa variação na composição das comunidades de FMA. Diferentes estratégias de história de vida dos FMA (DENISON; KIERS 2011; RAVNSKOV; JAKOBSEN 1995), associadas com as influências de competição por espaço nas raízes da planta, entre espécies estreitamente relacionadas, e a semelhança funcional das espécies acarretam mudanças na composição do simbionte (MAHERALI; KLIRONOMOS 2012). Esta evidência é suportada por nossos resultados que demonstram maior beta diversidade (dispersão multivariada) no habitat de raízes do que no solo, sugerindo uma coexistência não-aleatório de táxons de FMA em raízes, em relação à comunidade de solo (SAKS et al. 2014)). E sugere também a existência de seleção de componentes das comunidades de FMA com características funcionais divergentes que permitem a coexistência (CHAGNON et al. 2013). O filtro imposto pelo hospedeiro pode influenciar a estrutura das comunidades de FMA que colonizam as raízes. A interação do hospedeiro com fatores do ambiente (MIRÁS-AVALOS et al. 2011) afeta a capacidade das plantas de recompensar diferencialmente seus simbiontes (WALDER; VAN DER HEIJDEN 2015). Também o conjunto de processos estocásticos, como por exemplo, interação neutra, associados a eventos de migração (CARUSO et al. 2012; LEKBERG et al. 2007) pode ser considerado para explicar tais diferenças, apesar de nosso conjunto de dados não suportar testes para estas evidências.

As comunidades de FMA do solo mostraram dependência espacial, controlando-se a distância geográfica, apoiando nossa hipótese de que a estrutura espacial das assembleias de FMA depende do tipo de habitat. Nossos resultados também suportam outros achados que mostram as influências espaciais na comunidade de FMA do solo e de raiz, em pequena escala (HORN et al. 2014), e demonstram o papel da distância nas comunidades de FMA em múltiplas escalas. Os processos espaciais regionais, bem como locais, formam comunidades micorrízicas (CHAUDHARY et al. 2014; LEKBERG et al. 2007), evidenciando limitações de filtragem de habitat ou dispersão. A Floresta Tropical Seca no Brasil apresenta geralmente distribuição descontínua de plantas em uma matriz desmatada, característica dos ecossistemas semiáridos, as manchas

multifuncionais com nutrientes do solo e interações bióticas concentrados, que podem diferenciar espacialmente as comunidades FMA (BERDUGO *et al.* 2017; MARTÍNEZ-GARCÍA *et al.* 2011; SCHLESINGER *et al.* 1996). A ausência de estrutura espacial nas comunidades de raízes pode refletir os efeitos do filtro do hospedeiro, explicados anteriormente, que mascaram os efeitos espaciais da heterogeneidade ambiental, como diferenças espaciais nas propriedades do solo ou mudanças nas condições climáticas. Por outro lado, as comunidades de FMA nas raízes podem estar melhor dispersas em associação com o hospedeiro, podendo sugerir a alta influência das plantas na capacidade de dispersão dos FMA em relação aos 'drivers' ambientais, levando a uma espacialização padronizada da comunidade de FMA na raiz.

Nossos resultados indicaram que a estrutura das comunidades de FMA em raízes e solo de Floresta Tropical Seca é principalmente impulsionada pelo clima e propriedades do solo em todas as latitudes, assim como hipotetizado. Um papel significativo da precipitação e do nitrogênio (N) no solo é observado nas comunidades de FMA nas raízes, enquanto o carbono orgânico do solo (c), fósforo (P), N e precipitação tem um papel significativo na estrutura das comunidades de solo. Em escala regional, as propriedades do clima e do solo provavelmente podem variar de acordo com a latitude; as precipitações, por exemplo, são semelhantes nas latitudes Norte e Sul, explicando o padrão de estruturação das comunidades de FMA. Nossos resultados sustentam a afirmação de que as comunidades de solo e raiz são governadas por diferentes forças (LIU *et al.* 2012), mesmo que aqui alguns preditores das comunidades do solo também tenham influenciado as comunidades de raízes. Nossos resultados também demonstram o papel da filtragem ambiental na estruturação de comunidades de FMA ao longo dos biomas e em diferentes escalas (DUMBRELL *et al.*, 2010a; LEKBERG *et al.*, 2007; RODRÍGUEZ-ECHEVERRÍA *et al.*, 2017). O efeito das propriedades do solo nas comunidades de FMA pode indicar sua capacidade de melhorar o armazenamento de carbono (CHENG *et al.*, 2012; HERMAN *et al.*, 2012), e de aquisição de N e P (SMITH *et al.*, 2011; VAN DIEPEN; LILLESKOV; PREGITZER, 2011). Mudanças nas propriedades do solo levam à diferenciação de nicho (DUMBRELL *et al.*, 2010b); conseqüentemente, alteram as estruturas das comunidades de FMA, como as mudanças na

concentração de N induzem flutuações na composição de táxons (TRESEDER; ALLEN, 2002). Estudos relatam a influência da precipitação nas comunidades de FMA em raízes e solo (CHEN et al., 2017; DAVISON et al., 2015; HELGASON et al., 2007; VERESOGLOU; CARUSO; RILLIG, 2013), com o que concordam os nossos resultados. A precipitação pode afetar as comunidades de FMA por influenciar a riqueza de espécies de plantas e o aumento da precipitação pode aumentar a disponibilidade de nutrientes e de água no solo, promover o crescimento da planta e alterar a composição da comunidade vegetal (XU et al., 2015), consequentemente moldando as comunidades de FMA.

5.3 SOLO E CLIMA DIRIGEM A DISTRIBUIÇÃO DOS FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES NA FLORESTA TROPICAL SECA DO BRASIL

Nosso estudo fornece a primeira avaliação dos 'drivers' individuais dos FMA em uma escala regional da Floresta Tropical Seca do Brasil. Nós esperávamos que o uso de uma abordagem estatística combinada determinasse a importância de fatores ambientais consistentes dirigindo a distribuição de famílias e ordens de FMA. Mostramos, com base em dados empíricos, que a distribuição de famílias e ordens de Glomeromycotina na floresta tropical seca é conduzida pelo clima e pelas propriedades do solo. Nossos resultados indicam uma grande diferenciação de nicho ambiental para os FMA relacionada à temperatura. Importante contribuição do clima e do conteúdo do solo foi encontrado para o nível de ordem dos FMA, especialmente o pH do solo, e uma influência inesperadamente grande da temperatura foi revelada, mostrando diferente faixa de suporte dos preditores para a ocorrência dos FMA. Esses resultados indicam que as características climáticas e do solo podem ser usadas para entender melhor e prever a resposta das assembleias de FMA às mudanças climáticas em curso e a vulnerabilidade do solo do semiárido ao distúrbio.

Nossos resultados corroboram a evidência de que os FMA apresentam amplos requisitos de nicho (DUMBRELL et al., 2010b; LEKBERG et al., 2007; MAHERALI; KLIRONOMOS, 2007), tais como propriedades ambientais que lhes

permitem coexistir e gerar comunidades filogenéticas sobredispersas através de ecossistemas. Estudos demonstram o potencial de certas abordagens estatísticas para prever os 'drivers' dos FMA em todo o mundo (DAVISON et al., 2015; LEKBERG et al., 2007; VERESOGLOU; CARUSO; RILLIG, 2013), mostrando resultados robustos alcançados pela modelagem conservadora. Mesmo com o número limitado de locais estudados, nossas abordagens de modelagem forneceram um sinal estatístico claro com resultados robustos para apoiar nossas hipóteses. O objetivo do estudo foi simplesmente identificar os preditores individuais que podem impulsionar a distribuição dos Glomeromycotina em uma região semiárida. Nossa modelagem detectou 'drivers' consistentes da distribuição de FMA no nível de ordem, mais do que no nível familiar, ao contrário de nossas expectativas. Isso pode indicar que os fatores ambientais desempenham um papel importante em alto nível taxonômico dos FMA em regiões semiáridas, o que pode demonstrar que a diferenciação de habitat nesta região afeta geralmente grupos funcionais desses fungos

Além do fato de que fatores determinísticos, como a variação de nicho, explicam uma certa proporção de variação nas comunidades de FMA em todos os locais estudados, uma outra parte da explicação é prevista por processos estocásticos, governados por teorias neutras, como dispersão (CLARK, 2012; DUMBRELL et al., 2010b). No entanto, o que ainda permanece mal elucidado é em que medida ambos os termos (processos nicho e neutro) exercem um papel relativo nas comunidades de FMA. Evidências estocásticas, sugerem forças que atuam a nível local e fatores deterministas desempenham um papel mais importante em escalas maiores (ex. regional) (DUMBRELL et al., 2010b). Aqui, nós não testamos a atuação de processos neutros; no entanto, nossos achados concordam com a literatura, relatando diferenciação de nicho para FMA, e citando principalmente 'drivers' de solo e clima. A maioria dos estudos em região semiárida indica o papel do solo e do clima na distribuição de FMA quando comparado com a influência da capacidade de dispersão e do filtro do hospedeiro (CHAUDHARY et al., 2014; RODRIGUEZ-ECHEVERRIA et al., 2017; TCHABI et al., 2008; XU et al., 2016b). O mesmo é observado nos levantamentos anteriores, em escala regional, no semiárido brasileiro (PAGANO; ZANDEVALLI; ARAÚJO, 2013; SOUSA et al., 2017), demonstrando o papel do

ambiente como força determinante da colonização por FMA em ecossistemas secos.

Nas regiões semiáridas, as condições ambientais severas levam a um ambiente estressado, observado, por exemplo, em na variação do pH do solo, que frequentemente foi mostrado por impulsionar diferenças na estrutura da comunidade FMA (JOHNSON et al., 1991; OEHL et al., 2010). O pH do solo produz pressões seletivas sobre o micélio extraradical dos FMA estruturando seu nicho de espaço (VAN AARLE; OLSSON; SÖDERSTRÖM, 2002). A diferença no pH do solo também foi um fator preditor que impulsionou as comunidades AMF neste estudo. O pH do solo exerceu uma importância relativa na distribuição de membros das ordens Glomerales e Diversisporales, que apresentaram padrões opostos de colonização do solo. Em geral, alguns famílias de Diversisporales, como Acaulosporaceae, tem maior desenvolvimento no solo ácido, em comparação com membros de Glomerales, que predominam em solos mais alcalinos (JOHNSON et al., 1991; OEHL et al., 2010). Este resultado sugere a capacidade das comunidades de FMA em indicar qualidade e perturbação do solo em regiões semiáridas, uma vez que os grupos filogenéticos distintos podem ocorrer em diferentes faixas de pH do solo. Além disso, a análise da composição das comunidades de FMA poderia fornecer uma visão geral empírica das mudanças importantes em processos ambientais, como o ciclo de carbono, uma vez que evidências mostram que grupos distintos de FMA exibem função complementar nos ecossistemas, com base em suas distribuições de nicho (MAHERALI; KLIRONOMOS, 2007).

Nosso modelo detectou a temperatura média anual desempenhando um papel importante na distribuição das ordens de FMA, contrariando a nossa expectativa de que o clima exerce menor influencia na distribuição dos FMA no semiárido em relação aos fatores do solo. A temperatura pode influenciar diretamente a distribuição dos FMA em todo o mundo, selecionando espécies tolerantes, e afetando o crescimento e o funcionamento desse fungos (AUGÉ, 2001; GAVITO et al., 2005; KOSKE, 1987). Os regimes de temperatura também podem influenciar indiretamente o índice de sobrevivência dos FMA, e o crescimento da planta sazonalmente, o que interrompe o fornecimento de carbono ao fungo (LEKBERG; KOIDE, 2008). Por isso, esse fator climático pode

gerar padrões sazonais na composição dos FMA, com as fenologias sazonais sugerindo um possível mecanismo para promover a sua diversidade (CHAUDHARY; LAU; JOHNSON, 2008). Por exemplo, foi observado que membros de Gigasporaceae são abundantes durante os períodos de frio, enquanto as espécies de Acaulosporaceae são favorecidas em temperaturas quentes (PRINGLE; BEVER, 2002). Em regiões semiáridas, os estudos revelam que os propágulos de FMA persistem em solo quente e indicam a temperatura média anual como um fator chave na distribuição dos FMA (BUNN; ZABINSKI, 2003; HU et al., 2013; LEKBERG; KOIDE, 2008). Essas evidências corroboram nossos resultados, onde se detectou que a temperatura é o maior preditor de Glomerales e Archaeosporales em comparação com os outros preditores, pH e C: N. Isso sugere que os locais mais quentes selecionem grupos FMA que investem mais em estruturas reprodutivas como hifas e / ou esporos e indica que os FMA podem responder com precisão às mudanças climáticas em escala regional.

A taxa de carbono e nitrogênio no solo é um fator determinante do nicho ambiental dos FMA, regulando a composição dessas comunidades (DUMBRELL et al., 2010b). Em nosso modelo, o C:N no solo foi detectado desempenhando um papel importante na distribuição de Archaeosporales e Diversisporales, ao lado de temperatura e pH. Em geral, a fertilidade do solo pode influenciar em grande parte as comunidades de FMA, como indicado pela mudança na diversidade de FMA ao longo de gradientes de deposição de N e carbono orgânico no solo (EGERTON-WARBURTON; ALLEN, 2000; JOHNSON et al., 1991), regulando assim a infectividade fúngica e a composição da comunidade. O nitrogênio é um nutriente limitante para plantas em muitos ecossistemas terrestres onde existe alta disponibilidade de carbono (VITOUSEK; HOWARTH 1991). Nos locais em que a produtividade das plantas pode mudar ao longo do tempo, isso pode resultar em diferenças cruciais para a composição de FMA, modificando assim os serviços ecossistêmicos prestados pelos fungos (ZOBEL; ÖPIK 2014). Os FMA podem obter quantidades substanciais de N de materiais orgânicos em decomposição, aumentando o desempenho das plantas, como resultado (HODGE et al. 2000), e transferir o N inorgânico (NO_3^- or NH_4^+) para seus hospedeiros (GOVINDARAJULU et al. 2005), provavelmente de maneiras

similares a transferência do P (GUETHER et al. 2009). Neste caso, ainda é discutível se o N pode aumentar o potencial de fixação de carbono dos hospedeiros, aumentando o armazenamento de carbono no solo (CHAGNON et al. 2013; HODGE; FITTER 2010), permanecendo pouco claro se a aquisição N é uma parte fundamental da função dos FMA. No entanto, o papel da relação C:N na distribuição dos FMA pode sugerir a importância desses simbiossomas no ciclo do carbono e nitrogênio e demonstrar o potencial dos FMA em redirecionar pesquisadores relacionados à fertilidade do solo, bem como podem predizer o manejo adequado dos solos, apoiando assim estratégias de conservação em regiões semiáridas.

6 CONSIDERAÇÕES GERAIS

Nosso estudo abordou os fatores que moldam as comunidades de FMA em diferentes gradientes geográficos na região semiárida, avaliando a diversidade morfológica, molecular e dados publicados sobre esses simbiontes. Registramos diferenças entre comunidades de FMA na parte superior e inferior dos inselbergs; também encontramos características do solo como o principal preditor da distribuição de comunidades de FMA na Floresta Tropical Seca brasileira, analisando dados morfológicos das espécies. Demonstramos que o padrão de distribuição da assembléia de FMA muda de acordo o tipo de habitat: solo e raízes, segundo os dados de análises moleculares. Diferentemente do padrão encontrado com dados morfológicos, os moleculares mostram o papel da distância geográfica na estrutura das comunidades de FMA no solo. Nosso estudo sugere elevada habilidade de dispersão dos FMA em raízes e efeitos da seletividade de hospedeiro. A composição da comunidade de FMA também difere entre o habitat tipo, demonstrando a diversa funcionalidade entre grupos ao nível de ordem e famílias de FMA (JOHNSON et al., 2004; MAHERALI; KLIRONOMOS, 2012).

O padrão de diversidade de FMA ao longo do gradiente latitudinal é incongruente com os padrões de diversidade conhecidos em baixas latitudes, sugerindo efeitos da altitude, registrado tanto em análise de dados morfológicos quanto moleculares. As comunidades de FMA mudam ao longo de um gradiente latitudinal. Os dados moleculares mostraram diferenças claras na diversidade e composição de FMA entre o habitat das raízes e solo principalmente entre as latitudes Norte-Sul. Uma inesperada alta riqueza e diversidade de FMA foi encontrada em latitudes Sul, sugerindo que as similaridades de condições climáticas no Norte e Sul da região semiárida, seguidas por fatores do solo, corroboram alguns resultados encontrados com dados morfológicos. Em escala regional, propriedades físicas do solo (por exemplo, teor de argila) moldam a distribuição das comunidades de FMA, mostrada por dados morfológicos das espécies. Os dados moleculares indicam que fatores do clima e do solo dirigem o padrão de distribuição regional dos FMA; no entanto, as forças ambientais exercem diferentes influências de acordo com o tipo de habitat.

A compilação dos dados produzidos por este estudo juntamente com os dados publicados sobre a diversidade de FMA descrita para o semiárido brasileiro fornece informações empíricas completas sobre os fatores responsáveis pela distribuição desses simbiontes. Com base em duas abordagens estatística, mostramos evidências de diferenciação do nicho ambiental dos FMA para o nível de ordem. Encontramos preditores climáticos e do solo consistentes dirigindo as ocorrências de FMA, o que dá suporte aos nossos resultados obtidos com dados morfológicos e moleculares desse estudo. Temperatura, pH do solo e C:N desempenham o papel principal na distribuição das ordens de FMA. Nossos resultados fornecem base para entendimento do papel funcional dos FMA em ecossistemas secos e também suportam o desenvolvimento de novas pesquisas com o objetivo de gerar modelos de previsão de ocorrência de grupos taxonômicos de FMA, que podem auxiliar estratégias de manejo nas áreas semiáridas do Brasil. Além disso, os estudos da distribuição dos FMA em escala de paisagem podem aumentar o entendimento sobre a biogeografia dos Glomeromycotina, elucidando os principais processos que governam assembléias de FMA em ecossistemas tropicais.

REFERÊNCIAS

- ABBASPOUR, H. et al. Tolerance of Mycorrhiza infected Pistachio (*Pistacia vera* L.) seedling to drought stress under glasshouse conditions. **Journal of Plant Physiology**, v. 169, n. 7, p. 704–709, 2012.
- ABBOTT, L. K.; ROBSON, A. D. Factors influencing the occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizas. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 35, n. 2–3, p. 121–150, 1991.
- AGARWALA, R. et al. Database resources of the National Center for Biotechnology Information. **Nucleic Acids Research**, v. 44, n. D1, p. D7–D19, 4 jan. 2016.
- ALTSCHUL, S. F. et al. Basic local alignment search tool. **Journal of Molecular Biology**, v. 215, n. 3, p. 403–410, out. 1990.
- ALVES, J. J. A. Geologia da Caatinga no semi-árido do nordeste Brasileiro. **Climatologia e Estudos da Paisagem**, v. 2, n. 1, p. 58, 2007.
- ANDRADE-LIMA, D. The Caatingas Dominion. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 4, p. 145–153, 1981.
- ARAÚJO, F. S.; OLIVEIRA, R. F.; LIMA-VERDE, L. W. Composição, espectro biológico e síndromes de dispersão da vegetação de um inselberg no domínio da Caatinga, Ceará. **Rodriguésia**, v. 59, n. 4, p. 659–671, 2008.
- ASGHARI, H. R.; CAVAGNARO, T. R. Arbuscular mycorrhizas reduce nitrogen loss via leaching. **PLoS ONE**, v. 7, n. 1, p. 3–7, 2012.
- AUGÉ, R. M. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Mycorrhiza**, v. 11, n. 1, p. 3–42, 2001.
- BAGO, B. Putative sites for nutrient uptake in arbuscular mycorrhizal fungi. **Plant and Soil**, v. 226, n. 2, p. 263–274, 2000.
- BAHRAM, M. et al. The distance decay of similarity in communities of ectomycorrhizal fungi in different ecosystems and scales. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 5, p. 1335–1344, 2013.
- BALESTRINI, R. et al. Cohorts of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in *Vitis vinifera*, a typical Mediterranean fruit crop. **Environmental Microbiology Reports**, v. 2, n. 4, p. 594–604, 2010.
- BARTHLOTT, W.; POREMBSKI, S. 1 Why Study Inselbergs ? 1 . 1 Inselbergs – Model Ecosystems for Biodiversity Studies. v. 146, p. 1–6, 2000.
- BARTÓN, K. **Package “MuMIn”**, 2017. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/MuMIn.pdf>>. Acesso em: 10 out. 2017
- BERBARA, R. L. L.; SOUZA, F. A.; FONSECA, H. M. A. C. Fungos Micorrízicos arbusculares: muito além da nutrição. **Nutrição Mineral de plantas**, p. 53–85, 2006.
- BERDUGO, M. et al. Plant spatial patterns identify alternative ecosystem

- multifunctionality states in global drylands. **Nature Ecology & Evolution**, v. 1, n. January, p. 3, 2017.
- BEVER, J. D. et al. Preferential allocation to beneficial symbiont with spatial structure maintains mycorrhizal mutualism. **Ecology Letters**, v. 12, n. 1, p. 13–21, 2009.
- BOYER, F. et al. OBITOOLS: a UNIX-inspired software package for DNA metabarcoding. **Molecular Ecology Resources**, v. 16, n. 1, p. 176–182, jan. 2016.
- BREIMAN, L. Random forests. **Machine Learning**, v. 45, n. 1, p. 5–32, 2001.
- BREMER, H.; SANDER, H. Inselberg – biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions. In: POREMBSKI, S.; BARTHLOTT, W. (Eds.). **Inselberg: Geomorphology and geocology**. [s.l.] Springer Berlin Heidelberg, 2000. p. 7–35.
- BRUNDRETT, M. C. Coevolution of Roots and Mycorrhiza of Land Plants. **New Phytologist**, v. 154, n. 2, p. 275–304, 2002.
- BÜDEL, B. et al. Algae, Fungi, and Lichens on Inselbergs. In: POREMBSKI, S.; BARTHLOTT, W. (Eds.). **Inselberg – biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions**. [s.l.] Springer Berlin Heidelberg, 2000. p. 68–90.
- BUENO, C. G. et al. Plant mycorrhizal status, but not type, shifts with latitude and elevation in Europe. **Global Ecology and Biogeography**, v. 26, n. 6, p. 690–699, 2017.
- BUNN, R. A.; ZABINSKI, C. A. Arbuscular mycorrhizae in thermal-influenced soils in yellowstone national park. **Western North American Naturalist**, v. 63, n. 4, p. 409–415, 2003.
- BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R. **Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach (2nd ed)**. [s.l.: s.n.]. v. 172
- CÁCERES, M.; JANSEN, F. Package “indicspecies” - Relationship Between Species and Groups of Sites. 2015.
- CALEY, M. J.; SCHLUTER, D. The Relationship between Local and Regional Diversity. **Ecology**, v. 78, n. 1, p. 70, jan. 1997.
- CAMARGO-RICALDE, S. L.; ESPERÓN-RODRÍGUEZ, M. Efecto de la heterogeneidad espacial y estacional del suelo sobre la abundancia de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares en el valle semiárido de Tehuacán-Cuicatlán, México. **Revista de Biología Tropical**, v. 53, n. 3–4, p. 339–352, 2005.
- CARNEIRO, R. F. V. et al. Fungos micorrízicos arbusculares como indicadores da recuperação de áreas degradadas no Nordeste do Brasil 1 Arbuscular mycorrhizal fungi as indicators of the recovery of degraded areas in. **Revista Ciência Agronômica**, v. 43, p. 648–657, 2012.
- CARUSO, T. et al. Compositional divergence and convergence in arbuscular

- mycorrhizal fungal communities. **Ecology**, v. 93, n. 5, p. 1115–1124, maio 2012.
- CAVALIER-SMITH, T. A revised six-kingdom system of life. **Biological Reviews**, v. 73, n. 3, p. 203–266, 11 jan. 2007.
- CHAGNON, P.-L. et al. A trait-based framework to understand life history of mycorrhizal fungi. **Trends in Plant Science**, v. 18, n. 9, p. 484–491, set. 2013.
- CHAUDHARY, V. B. et al. Multiscale patterns of arbuscular mycorrhizal fungal abundance and diversity in semiarid shrublands. **Fungal Ecology**, v. 12, n. C, p. 32–43, 2014.
- CHAUDHARY, V.; LAU, M.; JOHNSON, N. Macroecology of microbes–biogeography of the Glomeromycota. **Mycorrhiza**, p. 529–563, 2008.
- CHEN, H. The VennDiagram Package. **Functions to plot Venn and Euler Plots**, 2016.
- CHEN, Y.-L. et al. Nitrogen deposition and precipitation induced phylogenetic clustering of arbuscular mycorrhizal fungal communities. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 115, p. 233–242, dez. 2017.
- CHENG, L. et al. Arbuscular Mycorrhizal Fungi Increase Organic Carbon Decomposition Under Elevated CO₂. **Science**, v. 337, n. 6098, p. 1084–1087, 2012.
- CLAPP, J. P. et al. Diversity of fungal symbionts in arbuscular mycorrhizas from a natural community. **New Phytologist**, v. 130, n. 2, p. 259–265, 1995.
- CLARK, J. S. The coherence problem with the Unified Neutral Theory of Biodiversity. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 27, n. 4, p. 198–202, 2012.
- COLE, J. R. et al. Ribosomal Database Project: Data and tools for high throughput rRNA analysis. **Nucleic Acids Research**, v. 42, n. D1, p. 633–642, 2014.
- COLWELL, R. K. et al. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. **Journal of Plant Ecology**, v. 5, n. 1, p. 3–21, 2012.
- CONCEIÇÃO, A. A.; PIRANI, J. R.; MEIRELLES, S. T. Floristics, structure and soil of insular vegetation in four quartzite-sandstone outcrops of “Chapada Diamantina”, Northeast Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n. 4, p. 641–656, dez. 2007.
- COVACEVICH, F.; BERBARA, R. Indigenous arbuscular mycorrhizae in areas with different successional stages at a tropical dry forest biome in Brazil. **African Journal of Microbiology ...**, v. 5, n. 18, p. 2697–2705, 2011.
- DANDAN, Z.; ZHIWEI, Z. Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the hot-dry valley of the Jinsha River, southwest China. **Applied Soil Ecology**, v. 37, n. 1–2, p. 118–128, 2007.
- DAVISON, J. et al. Global assessment of arbuscular mycorrhizal fungus diversity reveals very low endemism. **Science**, v. 349, n. 6251, p. 970–973, 28 ago. 2015.
- DE LA PROVIDENCIA, I. E. et al. Arbuscular mycorrhizal fungi reveal distinct

patterns of anastomosis and hyphal formation mechanisms healing between different phylogenetic groups. **New Phytologist**, v. 165, p. 261–271, 2005.

DE LA PROVIDENCIA, I. E. et al. Detection of a transient mitochondrial DNA heteroplasmy in the progeny of crossed genetically divergent isolates of arbuscular mycorrhizal fungi. **New Phytologist**, v. 200, n. 1, p. 211–221, 2013.

DE MELLO, C. M. A. et al. Paraglomus pernambucanum sp. nov. and Paraglomus bolivianum comb. nov., and biogeographic distribution of Paraglomus and Pacispora. **Journal of applied botany and food quality**, v. 86, p. 113–125, 2013.

DE MENDIBURU, F. **Package “ agricolae ”**, 2017.

DENISON, R. F.; KIERS, E. T. Life histories of symbiotic rhizobia and mycorrhizal fungi. **Current Biology**, v. 21, n. 18, p. R775–R785, 2011.

DESANTIS, T. Z. et al. NAST: a multiple sequence alignment server for comparative analysis of 16S rRNA genes. **Nucleic Acids Research**, v. 34, n. Web Server, p. W394–W399, 1 jul. 2006.

DOERRSTOCK, S.; POREMBSKI, S.; BARTHLOTT, W. Ephemeral flush vegetation on inselbergs in the Ivory Coast (West Africa). **Candollea**, v. 2, n. 51, p. 407–419, 1996.

DRIGO, B. et al. Shifting carbon flow from roots into associated microbial communities in response to elevated atmospheric CO₂. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 107, n. 24, p. 10938–10942, 2010.

DUMBRELL, A. J. et al. Idiosyncrasy and overdominance in the structure of natural communities of arbuscular mycorrhizal fungi: is there a role for stochastic processes? **Journal of Ecology**, v. 98, n. 2, p. 419–428, mar. 2010a.

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. 2010b.

EDGAR, R. C. UPARSE: highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads. **Nature Methods**, v. 10, n. 10, p. 996–998, 18 ago. 2013.

EGERTON-WARBURTON, L. M.; ALLEN, E. B. Shifts in Arbuscular Mycorrhizal Communities along an Anthropogenic Nitrogen Deposition Gradient. **Ecological Monographs**, v. 70, n. 2, p. 484–496, 2000.

FERREIRA, A. C. DE A. **Ecologia e diversidade de fungos micorrízicos arbusculares em área de caatinga**. [s.l.: s.n.].

FITTER, A. H. et al. Global environmental change and the biology of arbuscular mycorrhizas: gaps and challenges. **Canadian Journal of Botany**, v. 82, p. 1133–1139, 2004.

FITZSIMONS, M. S.; MILLER, R. M.; JASTROW, J. D. Scale-dependent niche axes of arbuscular mycorrhizal fungi. **Oecologia**, v. 158, n. 1, p. 117–127, 2008.

FRANÇA, F. ET AL. Flora de Inselberg da região de Milagres, Bahia, Brasil, Brasil: I - Caracterização da vegetação e lista de espécies de dois Inselberg. **Sitientibus, Feira de Santana**, v. 17, p. 163–184, 1997.

- FREITAS, N. DE O. Aspectos da associação de fungos micorrízicos arbusculares (glomeromycota) em videira). 2006.
- GAMPER, H. A.; WALKER, C.; SCHÜSSLE, A. *Diversispora celata* sp. nov: molecular ecology and phylotaxonomy of an inconspicuous arbuscular mycorrhizal fungus. **New Phytologist**, v. 182, n. 2, p. 495–506, 2009.
- GAVITO, M. E. et al. Temperature constraints on the growth and functioning of root organ cultures with arbuscular mycorrhizal fungi. **New Phytologist**, v. 168, n. 1, p. 179–188, 2005.
- GERDEMANN, J.; TRAPPE, J. The Endogonaceae of the Pacific Northwest. **Mycol Memoir**, v. 5, p. 1–76, 1974.
- GERDEMANN, J. W.; NICOLSON, T. H. Spores of mycorrhizal Endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. **Transactions of the British Mycological Society**, v. 46, n. 2, p. 235–244, jun. 1963.
- GIOVANNETTI, M. Seasonal variations of vesicular-arbuscular mycorrhizas and endogone- ceous spores in a maritime sand dune. **Transactions of the British Mycological Society**, v. 84, p. 679–684, 1985.
- GOLLOTTE, A.; VAN TUINEN, D.; ATKINSON, D. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi colonising roots of the grass species *Agrostis capillaris* and *Lolium perenne* in a field experiment. **Mycorrhiza**, v. 14, n. 2, p. 111–117, 2004.
- GOMES, P. et al. Checklist of Angiosperms from the Pedra Furada Municipal Park , northeastern Brazil. **Check List**, v. 7, n. 2, p. 173–181, 2011.
- GOMES, P.; ALVES, M. Floristic and Vegetational Aspects of an Inselberg in the Semi-Arid Region of Northeast Brazil. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 66, n. 2, p. 329, 2009.
- GOTO, B. T. et al. Checklist of the arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota) in the Brazilian semiarid. **Mycotaxon**, n. October, p. 251–254, 2010.
- GOTO, B. T. et al. Intraornatosporaceae (Gigasporales), a new family with two new genera and two new species. **Mycotaxon**, v. 119, p. 117–132, 2012.
- GOTO, B. T.; MAIA, L. C. Glomerospores: a new denomination for the spores of Glomeromycota, a group molecularly distinct from the Zygomycota. **Mycotaxon**, v. 96, n. June, p. 129–132, 2006.
- GOVINDARAJULU, M. et al. Nitrogen transfer in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Nature**, v. 435, n. 7043, p. 819–823, 2005.
- GUETHER, M. et al. A Mycorrhizal-Specific Ammonium Transporter from *Lotus japonicus* Acquires Nitrogen Released by Arbuscular Mycorrhizal Fungi. **Plant Physiology**, v. 150, n. 1, p. 73–83, 2009.
- HART, M. M.; READER, R. J. 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, 2002a.
- HART, M. M.; READER, R. J. Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular mycorrhizal fungi. **New Phytologist**, v. 153, n. 2, p. 335–344, fev. 2002b.

- HAWKES, C. V. et al. Arbuscular mycorrhizal assemblages in native plant roots change in the presence of invasive exotic grasses. **Plant and Soil**, v. 281, n. 1–2, p. 369–380, 2006.
- HAYDEN, B.; GREENE, D. Tropical dry forest structure, distribution and dynamics. **Tropical Biology and Conservation Management**, v. V, 2009.
- HAZARD, C. et al. The role of local environment and geographical distance in determining community composition of arbuscular mycorrhizal fungi at the landscape scale. **The ISME journal**, v. 7, n. 3, p. 498–508, 2013.
- HELGASON, T. et al. Specificity and resilience in the arbuscular mycorrhizal fungi of a natural woodland community. **Journal of Ecology**, v. 95, n. 4, p. 623–630, 2007.
- HEMPEL, S.; RENKER, C.; BUSCOT, F. Differences in the species composition of arbuscular mycorrhizal fungi in spore, root and soil communities in a grassland ecosystem. **Environmental Microbiology**, v. 9, n. 8, p. 1930–1938, 2007.
- HERMAN, D. J. et al. Interactions between an arbuscular mycorrhizal fungus and a soil microbial community mediating litter decomposition. 2012.
- HIJMANS, R. J. et al. **Package “dismo”**, 2017. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/web/packages/dismo/dismo.pdf>>. Acesso em: 10 out. 2017
- HODGE, A.; FITTER, A. H. Substantial nitrogen acquisition by arbuscular mycorrhizal fungi from organic material has implications for N cycling. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 107, n. 31, p. 13754–9, 2010.
- HODGE, A.; ROBINSON, D.; FITTER, A. Are microorganisms more effective than plants at competing for nitrogen? **Trends in Plant Science**, v. 5, n. 7, p. 304–308, 2000.
- HORN, S. et al. Arbuscular mycorrhizal fungal communities are phylogenetically clustered at small scales. **The ISME Journal**, v. 8, n. 11, p. 2231–2242, 2014.
- HSIEH, T. C.; MA, K. H.; CHAO, A. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). **Methods in Ecology and Evolution**, v. 7, n. 12, p. 1451–1456, 2016.
- HU, Y. et al. Changes of AM Fungal Abundance along Environmental Gradients in the Arid and Semi-Arid Grasslands of Northern China. **PLoS ONE**, v. 8, n. 2, p. e57593, 25 fev. 2013.
- JANZEN, D. H. Management of Habitat Fragments in a Tropical Dry Forest: Growth MANAGEMENT OF HABITAT FRAGMENTS IN A TROPICAL DRY FOREST: GROWTH1. v. 75, n. 1, p. 105–116, 1988.
- JENKINS, W. A Rapid Centrifugal-Flotation Technique for Separating Nematodes from Soil. **Plant Disease Report**, v. 48, p. 692, 1964.
- JOHNSON, D. et al. In situ ¹³CO₂ pulse-labelling of upland grassland demonstrates a rapid pathway of carbon flux from arbuscular mycorrhizal mycelia to the soil. **New Phytologist**, v. 153, n. 2, p. 327–334, fev. 2002.
- JOHNSON, D. et al. Plant communities affect arbuscular mycorrhizal fungal

diversity and community composition in grassland microcosms. **New Phytologist**, v. 161, n. 2, p. 503–515, 2004.

JOHNSON, N. C. et al. Dynamics of vesicular-arbuscular mycorrhizae during old field succession. **Oecologia**, v. 86, n. 3, p. 349–358, 1991.

JOHNSON, N. C. et al. Nitrogen enrichment alters mycorrhizal allocation at five mesic to semiarid grasslands. **Ecology**, v. 84, n. 7, p. 1895–1908, 2003.

JOST, L. Entropy and diversity. **Oikos**, v. 113, p. 363–375, 2006.

KARAGIANNIDIS, N. et al. Effect of three Greek arbuscular mycorrhizal fungi in improving the growth, nutrient concentration, and production of essential oils of oregano and mint plants. **Scientia Horticulturae**, v. 129, n. 2, p. 329–334, 2011.

KIERS, E. T. et al. Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. **Science (New York, N.Y.)**, v. 333, n. 6044, p. 880–2, 2011.

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.

KLABI, R. et al. Plant assemblage composition and soil P concentration differentially affect communities of AM and total fungi in a semi-arid grassland. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 91, n. 1, p. 1–13, 2015.

KLIRONOMOS, J. N. et al. The influence of arbuscular mycorrhizae on the relationship between plant diversity and productivity. **Ecology Letters**, v. 3, n. 2, p. 137–141, mar. 2000.

KOSKE, R. E. Distribution of VA Mycorrhizal Fungi along a Latitudinal Temperature Gradient. **Mycologia**, v. 79, n. 1, p. 55, jan. 1987.

KOSKE, R. E.; TEWS, L. L. Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungi of Wisconsin Sandy Soils. **Mycologia**, v. 79, n. 6, p. 901, nov. 1987.

KRÜGER, M. et al. DNA-based species level detection of *Glomeromycota*: one PCR primer set for all arbuscular mycorrhizal fungi. **The New phytologist**, v. 183, n. 1, p. 212–23, 2009.

KRÜGER, M. et al. Phylogenetic reference data for systematics and phylotaxonomy of arbuscular mycorrhizal fungi from phylum to species level. **New Phytologist**, v. 193, n. 4, p. 970–984, mar. 2012.

LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; DA SILVA, J. M. C. **Ecologia e Conservação da Caatinga**. Recife: Editora Universitária da UFPE, 2003.

LEGENDRE, P. Studying beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis. **Journal of Plant Ecology**, v. 1, n. 1, p. 3–8, 1 mar. 2008.

LEGENDRE, P.; GALLAGHER, E. D. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. **Oecologia**, v. 129, n. 2, p. 271–280, 2001.

LEKBERG, Y. et al. Role of niche restrictions and dispersal in the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. **Journal of Ecology**, v. 95, n. 1, p. 95–105, 2007.

LEKBERG, Y.; KOIDE, R. T. Effect of soil moisture and temperature during fallow on survival of contrasting isolates of arbuscular mycorrhizal fungi. **Botany**, v. 86, n. 1965, p. 1117–1124, 2008.

LI, X. et al. Inner Mongolian steppe arbuscular mycorrhizal fungal communities respond more strongly to water availability than to nitrogen fertilization. **Environmental Microbiology**, v. 17, n. 8, p. 3051–3068, 2015.

LIAW, A.; WIENER, M. Title Breiman and Cutler's Random Forests for Classification and Regression Description Classification and regression based on a forest of trees using random inputs. 2015.

LIU, Y. et al. Arbuscular mycorrhizal dynamics in a chronosequence of *Caragana korshinskii* plantations. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 67, n. 1, p. 81–92, 2009.

LIU, Y. et al. Direct and indirect influences of 8 yr of nitrogen and phosphorus fertilization on Glomeromycota in an alpine meadow ecosystem. **New Phytologist**, v. 194, n. 2, p. 523–535, 2012.

LÓPEZ-GARCÍA, Á. et al. Life-history strategies of arbuscular mycorrhizal fungi determine succession into roots of *Rosmarinus officinalis* L., a characteristic woody perennial plant species from Mediterranean ecosystems. **Plant and Soil**, v. 379, n. 1–2, p. 247–260, 2014.

MACARTHUR, R.; WILSON, E. **The theory of island biogeography**. Princeton: Princeton University Press, 1967.

MÄDER, P. et al. Transport of ¹⁵N from a soil compartment separated by a polytetrafluoroethylene membrane to plant roots via the hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. **New Phytologist**, v. 146, n. 1, p. 155–161, 2000.

MAGURRAN, A. **Ecological diversity and its measurement**. Netherlands: Springer, 1988.

MAHERALI, H.; KLIRONOMOS, J. N. Influence of Phylogeny on Fungal Community Assembly and Ecosystem Functioning. **Science**, v. 316, n. 5832, p. 1746–1748, 2007.

MAHERALI, H.; KLIRONOMOS, J. N. Phylogenetic and Trait-Based Assembly of Arbuscular Mycorrhizal Fungal Communities. **PLoS ONE**, v. 7, n. 5, p. e36695, 14 maio 2012.

MANAUT, N. et al. Potentialities of ecological engineering strategy based on native arbuscular mycorrhizal community for improving afforestation programs with carob trees in degraded environments. **Ecological Engineering**, v. 79, p. 113–119, 2014.

MARCO-JÚNIOR, P.; SIQUEIRA, M. F. Como determinar a distribuição potencial de espécies sob uma abordagem conservacionista? **Megadiversidade**, v. 5, n. 1–2, p. 65–76, 2009.

MARINHO, F. **Padrão de distribuição de fungos micorrízicos Arbusculares e atividade microbiana do solo no parque Nacional do catimbau-pe**. [s.l.] Universidade Federal de Pernambuco, 2014.

MARTINELLI, G. Mountain biodiversity in Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n. 4, p. 587–597, 2007.

MARTÍNEZ-GARCÍA, L. B. et al. Shrubs influence arbuscular mycorrhizal fungi communities in a semi-arid environment. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 43, n. 3, p. 682–689, mar. 2011.

MARTÍNEZ-GARCÍA, L. B. et al. Host identity is a dominant driver of mycorrhizal fungal community composition during ecosystem development. **New Phytologist**, v. 205, n. 4, p. 1565–1576, 2015.

MARTINY, J. B. H. et al. Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. **Nature Reviews Microbiology**, v. 4, n. 2, p. 102–112, fev. 2006.

MELLO, C. M. A. et al. Paraglomus pernambucanum sp. nov. and Paraglomus bolivianum comb. nov., and biogeographic distribution of Paraglomus and Pacispora. **Journal of applied botany and food quality**, v. 86, p. 113–125, 2013.

MELLO, C. M. A. DE et al. Diversidade de fungos micorrízicos Introdução Material e métodos. **Acta Botanica Brasilica**, v. 26, n. 4, p. 938–943, 2012.

MERGULHÃO, A. C. D. E. S. et al. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a gypsum mining impacted semiarid area. **Acta Botanica Brasilica**, v. 24, n. 4, p. 1052–1061, 2010.

MEYER, C. P.; PAULAY, G. DNA barcoding: Error rates based on comprehensive sampling. **PLoS Biology**, v. 3, n. 12, p. 1–10, 2005.

MILES, L. et al. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. **Journal of Biogeography**, v. 33, n. 3, p. 491–505, mar. 2006.

MIRÁS-AVALOS, J. M. et al. The influence of tillage on the structure of rhizosphere and root-associated arbuscular mycorrhizal fungal communities. **Pedobiologia**, v. 54, n. 4, p. 235–241, 2011.

MOHAMMAD, M. J.; HAMADT, S. R.; MALKAWIT, H. I. Population of arbuscular mycorrhizal fungi in semi-arid environment of Jordan as influenced by biotic and abiotic factors. **Journal of Arid Environments**, v. 53, p. 409–417, 2003.

MORTON, J.; BENNY, G. Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): A new order, Glomales, two new suborders, Glomineae and Gigasporineae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with an emendation of Glomaceae. **Mycotaxon**, v. 37, p. 471–491, 1990.

MURPHY, P. G.; LUGO, A. Ecology of Tropical Dry Forest. **Annual Review of Ecology and Systematic**, v. 17, p. 67–88, 1986.

NEKOLA, J. C.; WHITE, P. S. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. **Journal of Biogeography**, v. 26, n. 4, p. 867–878, jul. 1999.

NEWSHAM, K. K. et al. Symbiotic Fungi Determine Plant Community Structure : Changes in a Lichen- Rich Community Induced by Fungicide Application. **Fungal Ecology**, v. 9, p. 442–447, 1995.

NIELSEN, K. B. et al. Colonisation and molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the aquatic plants *Littorella uniflora* and *Lobelia dortmanna*

- in southern Sweden. **Mycological Research**, v. 108, n. June, p. 616–625, 2004.
- O'CONNOR, P. J.; SMITH, S. E.; SMITH, F. A. Arbuscular mycorrhizas influence plant diversity and community structure in a semiarid herbland. **New Phytologist**, v. 154, n. 154, p. 209–218, 2002.
- OEHL, F. et al. Impact of long-term conventional and organic farming on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. **Oecologia**, v. 138, n. 4, p. 574–583, 2004.
- OEHL, F. et al. Distinct sporulation dynamics of arbuscular mycorrhizal fungal communities from different agroecosystems in long-term microcosms. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 134, n. 3–4, p. 257–268, 2009.
- OEHL, F. et al. Soil type and land use intensity determine the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 42, n. 5, p. 724–738, maio 2010.
- OEHL, F. et al. *Glomeromycota*: two new classes and a new order. **Mycotaxon**, v. 116, n. 1, p. 365–379, 9 set. 2011.
- OHSOWSKI, B. M. et al. Where the wild things are: Looking for uncultured Glomeromycota. **New Phytologist**, v. 204, n. 1, p. 171–179, 2014.
- OKSANEN, A. J. et al. **The Vegan Package** Community ecology package, 2016.
- ÖPIK, M. et al. Large-scale parallel 454 sequencing reveals host ecological group specificity of arbuscular mycorrhizal fungi in a boreonemoral forest. **New Phytologist**, v. 184, n. 2, p. 424–437, out. 2009.
- ÖPIK, M. et al. The online database MaarjAM reveals global and ecosystemic distribution patterns in arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). **New Phytologist**, v. 188, n. 1, p. 223–241, 2010.
- ÖPIK, M. et al. Global sampling of plant roots expands the described molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. **Mycorrhiza**, v. 23, n. 5, p. 411–430, 2013.
- ÖPIK, M. et al. DNA-based detection and identification of Glomeromycota: the virtual taxonomy of environmental sequences. **Botany**, v. 92, n. August 2013, p. 135–147, 2014.
- ÖPIK, M.; DAVISON, J. Uniting species- and community-oriented approaches to understand arbuscular mycorrhizal fungal diversity. **Fungal Ecology**, v. 24, p. 106–113, dez. 2016.
- ÖPIK, M.; MOORA, M. Missing nodes and links in mycorrhizal networks. **New Phytologist**, v. 194, n. 2, p. 304–306, abr. 2012.
- PAGANO, M. C. et al. Plant-type dependent changes in arbuscular mycorrhizal communities as soil quality indicator in semi-arid Brazil. **Ecological Indicators**, v. 11, n. 2, p. 643–650, 2011.
- PAGANO, M. C.; ZANDEVALLI, R. B.; ARAÚJO, F. S. Biodiversity of arbuscular mycorrhizas in three vegetational types from the semiarid of Ceará State, Brazil. **Applied Soil Ecology**, v. 67, p. 37–46, 2013.

PALENZUELA, J. et al. *Acaulospora pustulata* and *Acaulospora tortuosa*, two new species in the Glomeromycota from Sierra Nevada National Park (Southern Spain). **Nova Hedwigia**, v. 97, n. 3–4, p. 305–319, 2013.

PALENZUELA, J. et al. *Acaulospora viridis*, a new species in the Glomeromycetes from two mountain ranges in Andalucía (Spain). **Nova Hedwigia**, v. 99, n. 1–2, p. 71–82, 2014.

PÄRTEL, M. et al. Historical biome distribution and recent human disturbance shape the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. **New Phytologist**, 2017.

PASTERNAK, Z. et al. Spatial and Temporal Biogeography of Soil Microbial Communities in Arid and Semiarid Regions. **PLoS ONE**, v. 8, n. 7, 2013a.

PASTERNAK, Z. et al. Spatial and Temporal Biogeography of Soil Microbial Communities in Arid and Semiarid Regions. **PLoS ONE**, v. 8, n. 7, p. e69705, 26 jul. 2013b.

PEARSON, J. N.; JAKOBSEN, I. Symbiotic exchange of carbon and phosphorus between cucumber and three arbuscular mycorrhizal fungi. **New Phytologist**, v. 124, n. 3, p. 481–488, jul. 1993.

PEBESMA, E.; GRAELER, B. R Package “ gstat ”. 2017.

PENDERGAST, T. H.; BURKE, D. J.; CARSON, W. P. Belowground biotic complexity drives aboveground dynamics: a test of the soil community feedback model. **New Phytologist**, v. 197, n. 4, p. 1300–1310, mar. 2013.

PERLATTI, F. **Diversidade de fungos micorrízicos arbusculares no solo de agroecossistemas e mata nativa em ambiente semiárido no ceará**. [s.l.] Universidade Federal de Pernambuco, 2010.

PHILLIPS, D. L. Life-forms of Granite Outcrop Plants. **American Midland Naturalist**, v. 107, n. 1, p. 206, jan. 1982.

PIRES, G. G. et al. Influência de variáveis ambientais na comunidade arbórea de inselbergs. **Cerne**, v. 20, n. 1, p. 97–104, 2014.

PIVATO, B. et al. *Medicago* species affect the community composition of arbuscular mycorrhizal fungi associated with roots. **New Phytologist**, v. 176, n. 1, p. 197–210, 2007.

PONTES, J. et al. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in Brazil's Caatinga and experimental agroecosystems. **Biotropica**, v. In Press, 2017.

POREMBSKI, S. et al. Diversity and ecology of saxicolous vegetation mats on inselbergs in the Brazilian Atlantic rainforest. **Diversity and Distributions**, v. 4, n. 3, p. 107–119, 1998.

POREMBSKI, S. Tropical inselbergs: habitat types, adaptive strategies and diversity patterns. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n. 4, p. 579–586, 2007.

POREMBSKI, S.; BARTHLOTT, W. Granitic and gneissic outcrops (inselbergs) as centers of diversity for desiccation tolerant vascular plants. **Plant Ecology**, v. 151, n. 1931, p. 19–28, 2000.

POREMBSKI, S.; FISCHER, E.; BIEDINGER, N. Vegetation of Inselbergs,

Quarzitic Outcrops and Ferricretes in Rwanda and Eastern Zaire (Kivu). **Bulletin du Jardin botanique national de Belgique / Bulletin van de National Plantentuin van België**, v. 66, n. 1/2, p. 81, 15 jul. 1997.

PORTER, T. M.; GOLDING, G. B. Factors that affect large subunit ribosomal DNA amplicon sequencing studies of fungal communities: Classification method, primer choice, and error. **PLoS ONE**, v. 7, n. 4, 2012.

POWELL, J. R.; BENNETT, A. E. Unpredictable assembly of arbuscular mycorrhizal fungal communities. **Pedobiologia**, v. 59, n. 1, p. 11–15, 2015.

PRADO, D. As Caatingas da América do Sul. In: LEA, I.; TABARELLI, M.; SILVA, J. (Eds.). **Ecologia e conservação da Caatingas**. 1. ed. Recife: Editora Universitária da UFPE, 2003. p. 3–74.

PRINGLE, A.; BEVER, J. D. Divergent phenologies may facilitate the coexistence of arbuscular mycorrhizal fungi in a North Carolina grassland. **American Journal of Botany**, v. 89, n. 9, p. 1439–1446, 1 set. 2002.

PRITEKEL, C. et al. Impacts from invasive plant species and their control on the plant community and belowground ecosystem at Rocky Mountain National Park, USA. **Applied Soil Ecology**, v. 32, n. 1, p. 132–141, 2006.

QUISPEL, A. Lourens G, M. Baas Becking (1895-1963). Inspirator for many (micro)biologists. **International Microbiology**, v. 1, n. 1, p. 69–72, 1998.

R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria**, 2013. Disponível em: <<http://www.r-project.org>>

RAMBAUT, A. **FigTree Tree Figure Drawing Tool**, 2012.

RAVNSKOV, S.; JAKOBSEN, I. Functional compatibility in arbuscular mycorrhizas measured as hyphal P transport to the plant. **New Phytologist**, v. 129, n. 4, p. 611–618, abr. 1995.

READ, D. Mycorrhizas in ecosystems. **Cellular and Molecular Life Sciences**, v. 47, p. 376–391, 1991.

REDECKER, D.; KODNER, R.; GRAHAM, L. E. Glomalean Fungí from the Ordovician. **Science**, v. 289, n. September, p. 1920–1922, 2000.

REDECKER, D.; RAAB, P. Phylogeny of the glomeromycota (arbuscular mycorrhizal fungi): recent developments and new gene markers. **Mycologia**, v. 98, n. 6, p. 885–895, 2006.

RILLIG, M. C. et al. Letters Plant root and mycorrhizal fungal traits for understanding soil aggregation. p. 1385–1388, 2015.

RILLIG, M. C.; MUMMEY, D. L. Mycorrhizas and soil structure. **New Phytologist**, v. 171, n. 1, p. 41–53, jul. 2006.

RIPLEY, B. et al. The MASS Package. **CRAN**, 2016.

RIPLEY, B. **Package “boot”**, 2017. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/web/packages/boot/boot.pdf>>. Acesso em: 10 out. 2017

- RODAL, M.; SAMPAIO, E. A vegetação do bioma caatinga. In: SAMPAIO, E. et al. (Eds.). . **Vegetação e Flora de Caatinga**. Recife: APNE, 2002. p. 11 – 24.
- RODRIGUEZ-ECHEVERRIA, S. et al. Arbuscular mycorrhizal fungi communities from tropical Africa reveal strong ecological structure. **New Phytologist**, v. 213, n. 1, p. 380–390, 2017.
- RODRÍGUEZ-ECHEVERRÍA, S. et al. Arbuscular mycorrhizal fungi communities from tropical Africa reveal strong ecological structure. **New Phytologist**, v. 213, n. 1, p. 380–390, jan. 2017.
- ROSENDAHL, S.; STUKENBROCK, E. H. Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in undisturbed vegetation revealed by analyses of LSU rDNA sequences. **Molecular Ecology**, v. 13, n. 10, p. 3179–3186, 2004.
- RUDGERS, J. A. et al. Responses of high-altitude graminoids and soil fungi to 20 years of experimental warming. **Ecology**, v. 95, n. 7, p. 1918–1928, 2014.
- SAKS, Ü. et al. Root-colonizing and soil-borne communities of arbuscular mycorrhizal fungi in a temperate forest understorey ¹. **Botany**, v. 92, n. 4, p. 277–285, 2014.
- SÄLE, V. et al. Impact of conservation tillage and organic farming on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 84, p. 38–52, 2015.
- SALGADO-LABOURIAU. **História ecológica da Terra**. São Paulo: Edgard Blücher, 1994.
- SANTOS, V. L. DA S. Fungos Micorrízicos Arbusculares em Ecosistema de Mata Seca no Norte de Minas Gerais. p. 81, 2010.
- SCHENCK, N.; PEREZ, Y. **Manual for Identification of Vesicular Arbuscular Mycorrhizal Fungi**. Gainesville: University of Florida, 1990.
- SCHLESINGER, W. H. et al. On the Spatial Pattern of Soil Nutrients in Desert Ecosystems. **Source: Ecology Ecology**, v. 77, n. 772, p. 364–374, 1996.
- SCHLOSS, P. D. et al. Introducing mothur: Open-source, platform-independent, community-supported software for describing and comparing microbial communities. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 75, n. 23, p. 7537–7541, 2009.
- SCHMIDT, S. K. et al. Mycorrhizal and Dark-Septate Fungi in Plant Roots Above 4270 Meters Elevation in the Andes and Rocky Mountains. **Arctic, Antarctic, and Alpine Research**, v. 40, n. 3, p. 576–583, 2008.
- SCHOCH, C. L. et al. Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for Fungi. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 109, n. 16, p. 6241–6246, 2012.
- SCHÜBLER, A.; SCHWARZOTT, D.; WALKER, C. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. **Mycological Research**, v. 105, n. 12, p. 1413–1421, 2001.
- SHI, L. L. et al. Variation in forest soil fungal diversity along a latitudinal gradient. **Fungal Diversity**, v. 64, n. 1, p. 305–315, 2014.

- SIEVERDING, E. et al. Rhizoglosum, a new genus of the Glomeraceae. **Mycotaxon**, v. 129, n. 2, p. 373–386, 8 jan. 2015.
- SILVA, D. K. A. et al. Arbuscular mycorrhizal fungi: new records in Northeast of Brazil. **Bol. Mus. Biol. Mello Leitão**, v. 36, p. 35–50, 2014.
- SILVA, G. A. et al. Arbuscular mycorrhizal fungi in a semiarid copper mining area in Brazil. **Mycorrhiza**, v. 15, n. 1, p. 47–53, 6 jan. 2005.
- SILVA, I. R. **Diversidade de fungos micorrízicos arbusculares ao longo de um gradiente vegetacional na caatinga**. [s.l.] Universidade Federal de Pernambuco, 2013.
- SILVA, J. B.; DIAS DOS SANTOS, N.; CAVALCANTI PEREIRA, K. Beta-diversity: Effect of geographical distance and environmental gradients on the rocky outcrop bryophytes. **Cryptogamie, Bryologie**, v. 35, n. 2, p. 133–163, 2014.
- SILVA, L. X. et al. Fungos micorrízicos arbusculares em áreas de plantio de Leucena e Sabiá no estado de Pernambuco. **Revista Árvore**, v. 31, n. 3, p. 427–435, 2007.
- SIMON, L. et al. Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. **Nature**, v. 363, n. 6424, p. 67–69, 6 maio 1993.
- SMITH, F. A.; GRACE, E. J.; SMITH, S. E. More than a carbon economy: Nutrient trade and ecological sustainability in facultative arbuscular mycorrhizal symbioses. **New Phytologist**, v. 182, n. 2, p. 347–358, 2009.
- SMITH, S. E. et al. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition. **Plant physiology**, v. 156, n. 3, p. 1050–1057, 2011.
- SMITH, S. E.; READ, D. J. **Mycorrhizal Symbiosis**. [s.l.: s.n.]. v. 137
- SOTERAS, F. et al. Arbuscular mycorrhizal fungal composition in high montane forests with different disturbance histories in central Argentina. **Applied Soil Ecology**, v. 85, p. 30–37, 2014.
- SOUSA, C. DA S. et al. Arbuscular mycorrhizal fungi within agroforestry and traditional land use systems in semi-arid Northeast Brazil. **Acta Scientiarum-Agronomy**, v. 35, n. 3, p. 307–314, 2013.
- SOUSA, C. DA S. et al. Arbuscular mycorrhizal fungi in successional stages of caatinga in the semi-arid region of Brazil. **Ciência Florestal**, v. 24, n. 1, p. 137–148, 2014.
- SOUSA, N. M. F. et al. Predictors of Arbuscular Mycorrhizal Fungal Communities in the Brazilian Tropical Dry Forest. **Microbial Ecology**, 4 ago. 2017.
- SOUZA, R. G. et al. Diversidade e potencial de infectividade de fungos micorrízicos arbusculares em área de caatinga, na Região de Xingó, Estado de Alagoas, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 26, n. 1, p. 49–60, 2003.
- SPATAFORA, J. W. et al. A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. **Mycologia**, v. 108, n. 5, p.

1028–1046, 20 set. 2016.

SPEZIALE, K. L.; EZCURRA, C. The role of outcrops in the diversity of Patagonian vegetation: Relicts of glacial palaeofloras? **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 207, n. 2, p. 141–149, fev. 2012.

STAMATAKIS, A. RAxML version 8: A tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. **Bioinformatics**, v. 30, n. 9, p. 1312–1313, 2014.

SÝKOROVÁ, Z. et al. Long-term tracing of *Rhizophagus irregularis* isolate BEG140 inoculated on *Phalaris arundinacea* in a coal mine spoil bank, using mitochondrial large subunit rDNA markers. **Mycorrhiza**, v. 22, n. 1, p. 69–80, 2012.

TCHABI, A. et al. Arbuscular mycorrhizal fungal communities in sub-Saharan Savannas of Benin, West Africa, as affected by agricultural land use intensity and ecological zone. **Mycorrhiza**, v. 18, n. 4, p. 181–195, 2008.

TEDERSOO, L. et al. Global diversity and geography of soil fungi. **Science**, v. 346, n. 6213, p. 1256688–1256688, 28 nov. 2014.

TEIXEIRA-RIOS, T. et al. Arbuscular mycorrhizal fungi in a semi-arid , limestone mining-impacted area of Brazil. v. 27, n. 4, p. 688–693, 2013.

TOMMERUP, I. C. Temperature relations of spore germination and hyphal growth of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soil. **Transactions of the British Mycological Society**, v. 81, n. 2, p. 381–387, out. 1983.

TORRECILLAS, E. et al. Influence of Habitat and Climate Variables on Arbuscular Mycorrhizal Fungus Community Distribution , as Revealed by a Case Study of Facultative Plant Epiphytism under Semiarid Conditions. v. 79, n. 23, p. 7203–7209, 2013.

TORRECILLAS, E.; DEL MAR ALGUACIL, M.; ROLDÁN, A. Differences in the AMF diversity in soil and roots between two annual and perennial gramineous plants co-occurring in a Mediterranean, semiarid degraded area. **Plant and Soil**, v. 354, n. 1–2, p. 97–106, 2012.

TRESEDER, K.; ALLEN, M. Direct nitrogen and phosphorus limitation of arbuscular mycorrhizal fungi: a model and field test. **New Phytologist**, v. 155, n. 3, p. 507–515, 2002.

TRESEDER, K. K. Nutrient Acquisition Strategies of Atmospheric CO₂. p. 713–732, 2004.

VAN AARLE, I. M.; OLSSON, P. A.; SÖDERSTRÖM, B. Arbuscular mycorrhizal fungi respond to the substrate pH of their extraradical mycelium by altered growth and root colonization. **New Phytologist**, v. 155, n. 1, p. 173–182, 2002.

VAN DER HEIJDEN, M. G. A. et al. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity , ecosystem variability and productivity. **Nature**, v. 396, n. 6706, p. 69–72, 1998.

VAN DER HEIJDEN, M. G. A. et al. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. **New Phytologist**, v. 205, n. 4, p. 1406–1423, mar. 2015.

VAN DER HEIJDEN, M. G. A.; BARDGETT, R. D.; VAN STRAALLEN, N. M. The unseen majority: Soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. **Ecology Letters**, v. 11, n. 3, p. 296–310, 2008.

VAN DER HEIJDEN, M. G. A.; HORTON, T. R. Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. **Journal of Ecology**, v. 97, n. 6, p. 1139–1150, nov. 2009.

VAN DER HEIJDEN, M. G. A.; SCHEUBLIN, T. R. Functional traits in mycorrhizal ecology: Their use for predicting the impact of arbuscular mycorrhizal fungal communities on plant growth and ecosystem functioning [3]. **New Phytologist**, v. 174, n. 2, p. 244–250, 2007.

VAN DER HEIJDEN, M. G. A.; WIEMKEN, A.; SANDERS, I. R. Different arbuscular mycorrhizal fungi alter coexistence and resource distribution between co-occurring plant. **New Phytologist**, v. 157, n. 3, p. 569–578, 2003.

VAN DIEPEN, L. T. A.; LILLESKOV, E. A.; PREGITZER, K. S. Simulated nitrogen deposition affects community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in northern hardwood forests. **Molecular Ecology**, v. 20, n. 4, p. 799–811, fev. 2011.

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.

VARELA-CERVERO, S. et al. Differences in the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities promoted by different propagule forms from a Mediterranean shrubland. **Mycorrhiza**, 2016.

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 and Soil**, v. 368, n. 1–2, p. 507–518, 24 jul. 2013.

VITOUSEK, P. M.; HOWARTH, R. W. Nitrogen Limitation on Land and in the Sea : How Can It Occur? **Biogeochemistry**, v. 13, n. 2, p. 87–115, 1991.

WAGG, C. et al. Belowground biodiversity effects of plant symbionts support aboveground productivity. **Ecology Letters**, v. 14, n. 10, p. 1001–1009, 2011.

WALDER, F.; VAN DER HEIJDEN, M. Regulation of resource exchange in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Nature Plants**, v. 1, n. November, p. 1–7, 2015.

WANG, Q. et al. Naive Bayesian Classifier for Rapid Assignment of rRNA Sequences into the New Bacterial Taxonomy. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 73, n. 16, p. 5261–5267, 15 ago. 2007.

WETZEL, K. et al. Superior differentiation of arbuscular mycorrhizal fungal communities from till and no-till plots by morphological spore identification when compared to T-RFLP. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 72, p. 88–96, 2014.

WHITTAKER, R. **Communities and Ecosystems**. [s.l.] Macmillan, 1975.

WILSON, G. W. T.; HICKMAN, K. R.; WILLIAMSON, M. M. Invasive warm-season grasses reduce mycorrhizal root colonization and biomass production of

native prairie grasses. **Mycorrhiza**, v. 22, n. 5, p. 327–336, 16 jul. 2012.

WU, Q. S.; ZOU, Y. N.; HE, X. H. Contributions of arbuscular mycorrhizal fungi to growth, photosynthesis, root morphology and ionic balance of citrus seedlings under salt stress. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 32, n. 2, p. 297–304, 2010.

WYATT, R.; ALLISON, J. Flora and Vegetation of Granite Outcrops in the Southeastern United States. In: POREMBSKI, S.; BARTHLOTT, W. (Eds.). . **Inselberg – biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions**. [s.l: s.n.]. p. 409–433.

XU, T. et al. Plant community, geographic distance and abiotic factors play different roles in predicting AMF biogeography at the regional scale in northern China. **Environmental Microbiology Reports**, v. 8, n. 6, p. 1048–1057, dez. 2016a.

XU, T. et al. Plant community, geographic distance and abiotic factors play different roles in predicting AMF biogeography at the regional scale in northern China. **Environmental Microbiology Reports**, v. 8, n. 6, p. 1048–1057, dez. 2016b.

XU, Z. et al. Antithetical effects of nitrogen and water availability on community similarity of semiarid grasslands: evidence from a nine-year manipulation experiment. **Plant and Soil**, v. 397, n. 1–2, p. 357–369, 14 dez. 2015.

YANG, G. et al. The interaction between arbuscular mycorrhizal fungi and soil phosphorus availability influences plant community productivity and ecosystem stability. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 4, p. 1072–1082, 2014.

ZOBEL, M.; ÖPIK, M. Plant and arbuscular mycorrhizal fungal (AMF) communities - which drives which? **Journal of Vegetation Science**, v. 25, n. 5, p. 1133–1140, 2014.

APÊNDICE A – INFORMAÇÕES SOBRE ARTIGO PUBLICADO

O conteúdo completo desse artigo (Predictors of Arbuscular Mycorrhizal Fungal Communities in the Brazilian Tropical Dry Forest), cujos direitos de publicação foram cedidos à editora 'Springer US', pode ser acessado no site do periódico 'Microbial Ecology', e/ou através do DOI [10.1007/s00248-017-1042-7](https://doi.org/10.1007/s00248-017-1042-7).