



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

IURY LEITE DA CRUZ

**FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES E FUNGOS ENDOFÍTICOS
MELANIZADOS SEPTADOS EM GRADIENTE DE ESTRESSE ABIÓTICO NO
SEMIÁRIDO NORDESTINO**

FORTALEZA

2024

IURY LEITE DA CRUZ

FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES E FUNGOS ENDOFÍTICOS
MELANIZADOS SEPTADOS EM GRADIENTE DE ESTRESSE ABIÓTICO NO
SEMIÁRIDO NORDESTINO

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia do Solo.

Orientador: Profa. Dra. Roberta Boscaini Zandavalli.

FORTALEZA

2024

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Sistema de Bibliotecas
Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

C962f Cruz, Iury Leite da.

Fungos micorrízicos arbusculares e fungos endofíticos melanizados septados em gradiente de estresse abiótico no semiárido nordestino / Iury Leite da Cruz. – 2024.
39 f. : il. color.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2024.

Orientação: Profa. Dra. Roberta Boscaini Zandavalli.

1. Micorrizas. 2. Dark Septates. 3. Semiárido. 4. Esporos. I. Título.

CDD 577

IURY LEITE DA CRUZ

FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES E FUNGOS ENDOFÍTICOS
MELANIZADOS SEPTADOS EM GRADIENTE DE ESTRESSE ABIÓTICO NO
SEMIÁRIDO NORDESTINO

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia do Solo.

Aprovada em: 29/02/2024.

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Roberta Boscaini Zandavalli (Orientadora)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dr. José Roberto Vieira Aragão
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dr. Bruno Sousa de Menezes
Universidade Federal do Ceará (UFC)

A Deus.

A minha mãe, Maria Eurenir.

AGRADECIMENTOS

À Instituição Universidade Federal do Ceará, pelos anos de estudo e disponibilização de sua infraestrutura para a realização dessa pesquisa.

À Profa. Dra. Roberta Boscaini Zandavalli, pela excelente orientação e paciência.

Aos professores participantes da banca examinadora Bruno Sousa de Menezes e José Roberto Vieira Aragão pelo tempo, pelas valiosas colaborações e sugestões.

Às professoras Anna Abrahão e Francisca Soares, pela disposição em colaborar com esse trabalho.

Aos Laboratórios de Fitogeografia e de Morfologia e Anatomia Vegetal, pela disponibilização de materiais e equipamentos nas coletas de campo e análises das raízes.

Aos colegas da turma de mestrado, pelas reflexões, críticas e sugestões recebidas.

À minha família, pelo apoio incondicional.

À Jessé Carneiro Costa, pelo apoio emocional.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

“Ai daqueles que, em lugar de visitar de vez em quando o amanhã pelo profundo engajamento com o hoje, com o aqui e o agora, se atrelarem a um passado de exploração e rotina” . (Freire, 1996, p. 50).

RESUMO

A pesquisa está inserida no âmbito do semiárido brasileiro, abrangendo os domínios fitogeográficos da caatinga, matas secas, cerrado, e floresta serrana úmido-subúmida. Os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) realizam associações mutualísticas com raízes, os fungos utilizam carboidratos da planta hospedeira e esta, tem sua nutrição mineral beneficiada. As hifas do interior da raiz, vesículas e arbúsculos, penetram as paredes celulares das células do córtex. Os Dark Septate são fungos endofíticos melanizados, que semelhantemente as micorrizas, realizam simbiose com as raízes de plantas hospedeiras. São comuns em diversos ecossistemas e proporcionam às plantas uma série de benefícios, além de favorecer a estruturação dos solos. Plantas abrigam tanto os FMA como também DSE. Em estudo recente, já se observou que os endófitos de micélio escuro são tão abundantes quanto os FMA e igualmente podem promover o crescimento de plantas, em ambientes extremos. O objetivo desse trabalho foi verificar a ocorrência dos FMA e DSE através da avaliação do número de esporos de FMA e da colonização radicular por FMA e DSE em três unidades de conservação no semiárido brasileiro: Parque Nacional de Ubajara, Parque Nacional de Sete Cidades e Estação Ecológica de Aiuaba, além de verificar a influência dos atributos do solo, do índice de aridez e da altitude sobre a ocorrência desses fungos. Todas as raízes estudadas apresentaram colonização por FMA e DSE. Observa-se o efeito da Hipótese do Gradiente de Estresse sobre a colonização das raízes, sobretudo em Aiuaba. A amostragem ocorreu nos meses secos. Os resultados corroboraram com a maioria dos estudos sobre micorrizas e dark septate.

Palavras-chave: micorrizas; dark septates; semiárido; esporos.

ABSTRACT

The research is inserted in the Brazilian semi-arid region, covering the phytogeographical domains of the caatinga, dry forests, cerrado, and humid-subhumid mountain forest. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) carry out mutualistic associations with roots, the fungi use carbohydrates from the host plant and the host plant benefits from mineral nutrition. The hyphae inside the root, vesicles and arbuscules, penetrate the cell walls of the cortex cells. Dark Septate are melanized endophytic fungi, which, similar to mycorrhizae, perform symbiosis with the roots of host plants. They are common in different ecosystems and provide plants with a series of benefits, in addition to promoting soil structure. Plants harbor both AMF and DSE. Although a recent study, it has already been observed that dark mycelium endophytes are as abundant as AMF and can also promote plant growth in extreme environments. The objective of this work was to verify the occurrence of AMF and DSE by evaluating the number of AMF spores and root colonization by AMF and DSE in three conservation units in the Brazilian semi-arid region: Ubajara National Park, Sete Cidades National Park and Estação Ecologia of Aiuaba, in addition to verifying the influence of soil attributes, aridity index and altitude on the occurrence of these fungi. All roots studied showed colonization by AMF and DSE. The effect of the Stress Gradient Hypothesis on root colonization is observed, especially in Aiuaba. Sampling took place in the dry months. The results corroborated most studies on mycorrhizae and dark septate.

Keywords: mycorrhizae; dark septates; semi-arid; spores.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Esboço da área de coleta em uma UC.....	19
Figura 2 – PCA das variáveis do solo por Unidade de Conservação.....	26
Figura 3 – Número de esporos de micorrizas por UC.....	27
Figura 4 – Esporos de FMA coletados em Aiuaba.....	28
Figura 5 – Estruturas de FMA: vesículas, hifas, arbúsculos e esporos intrarradicular.....	29
Figura 6 – Gráfico da colonização por FMA em cada UC.....	30
Figura 7 – Gráfico da colonização por DSE em cada UC.....	31
Figura 8 – Estruturas de DSE observadas Ubajara seco: hifas, microescleródios e clamidósporos.....	32

LISTA DE QUADROS

Quadro 1 – Classificação textural por parcelas das Unidades de Conservação.....	23
--	----

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Índice de aridez por área de coleta.....	20
Tabela 2 – Valores de pH, Al ³⁺ , Na ⁺ , Mg ²⁺ , K ⁺ e Ca ²⁺ por parcela.....	24
Tabela 3 – Valores de matéria orgânica, C, N, P, Fe, Cu, Zn e Mn, por parcela.....	25
Tabela 4 – Número de esporos por parcela de cada Unidade de Conservação.....	27

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

ABNT	Associação Brasileira de Normas Técnicas
AMF	Arbuscular Mycorrhizal Fungi
DSE	Dark Septate Melanized Endophytic Fungi
FMA	Fungo Micorrízico Arbuscular
FUNCEME	Fundação Cearense de Meteorologia
ha	Hectare
IBGE	Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística
ICMBio	Instituto Chico Mendes de Biodiversidade
Km	Quilômetros
mm	Milímetros
UC	Unidade de Conservação
UFC	Universidade Federal do Ceará

LISTA DE SÍMBOLOS

°C Graus Centígrados

% Porcentagem

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	14
2	OBJETIVOS	17
3	METODOLOGIA	18
3.1	Caracterização dos locais de coleta	18
3.2	Coleta de campo	20
3.3	Contagem dos esporos	20
3.4	Análise das raízes em laboratório	21
3.5	Análise do solo em laboratório	21
3.6	Análises estatísticas	22
4	RESULTADOS E DISCUSSÃO	23
4.1	Caracterização do solo dos locais de coleta	23
4.2	Esporos de FMA	26
4.3	Colonização por Fungos Micorrízicos Arbusculares	28
4.4	Colonização por Fungos Endofíticos Melanizados Septados	30
5	CONCLUSÃO	33
	REFERÊNCIAS	34

1 INTRODUÇÃO

O estudo das interações entre os organismos e com o meio abiótico sempre foi o objetivo da Ecologia desde o seu nascimento. Ernst Haeckel (1834-1919) definiu ecologia como "o estudo do ambiente natural, inclusive das relações dos organismos entre si e com seus arredores" (ODUM; BARRETT, 2007). Essas interações traziam a uma comunidade a ideia de um "superorganismo", segundo Frederic Clements (1874-1945), em que cada organismo tem uma função e atua de forma cooperativa em benefício mútuo.

O estabelecimento de uma comunidade depende do histórico dos processos ao qual ela é submetida. Processos esses que envolvem mudanças no meio abiótico, e conseqüentemente, nos mecanismos que são desenvolvidos pelas espécies para sobreviverem a essas mudanças, com a obtenção de recursos e reprodução em meio a perturbações que alteram o ciclo de vida dos organismos e modificam o ambiente. (CONNELL; SLATYER, 1977; BEGON et al., 2006).

De acordo com Connell e Slatyer (1977), três modelos de sucessão atuam nas comunidades ecológicas: a inibição, a tolerância, e a facilitação. Na facilitação, espécies secundárias condicionam seu estabelecimento a espécies primárias que modificam as condições ambientais locais.

Os efeitos da facilitação tornam-se mais importante nas comunidades em locais com um alto nível de estresse, onde espécies podem minimizar os fatores estressantes para outras espécies (BERTNESS; HACKER, 1994), porém, os processos facilitadores podem mudar de importância e intensidade à medida que as condições abióticas mudam e trazer a competição como novo fator dominante. (BERTNESS; CALLAWAY, 1994)

Bertness e Callaway (1994), propuseram um modelo em que a dominância dos processos de montagem de comunidades variam inversamente entre si, de facilitação a competição ao longo de um gradiente de estresse abiótico, em que a frequência e a importância da facilitação aumenta à medida que o estresse ambiental se intensifica: a hipótese do gradiente de estresse (SGH); alternativamente, a hipótese de dominância de estresse (SDH) explica que os processos variam de forte filtragem abiótica à competição conforme o estresse é reduzido. Contudo, outros trabalhos contradizem essa ideia demonstrando que a facilitação pode não aumentar ao longo de todo gradiente de severidade (KOYAMA; TSUYUZAKI, 2013).

Assim, em modelo proposto para condições ambientais extremas, a facilitação pode sofrer um colapso e tender a competição, principalmente em ecossistemas com escassez hídrica

(TIELBÖRGER; KADMON, 2000), ou seja, em condições extremamente estressantes as interações positivas diminuem, e se tornam neutras ou negativas (MAESTRE et al., 2009).

As interações positivas providas pelo mutualismo trazem impactos significativos na manutenção da comunidade, visto que elas viabilizam a sobrevivência de indivíduos que sem essas relações teriam dificuldades de existir em determinados ambientes estressantes. (CALLAWAY, 1997) Acredita-se que os fungos que realizam interações simbióticas com as plantas foram os grandes responsáveis pela colonização vegetal da terra há 400 milhões de anos.

Micorrizas são associações mutualísticas entre fungos e raízes, os fungos utilizam carboidratos da planta hospedeira e esta, tem sua nutrição mineral beneficiada. As hifas do interior da raiz, vesículas (para estocagem de lipídios) e arbúsculos (para troca de solutos com a célula hospedeira), penetram as paredes celulares das células do córtex (ZANDAVALLI, 2001) afim de promover essa troca de nutrientes e água com a planta. Entretanto, Jayne e Quigley (2014) ressaltaram casos em que essa associação não seria vantajosa, quando em locais com alta disponibilidade de água a associação poderia resultar em déficit de carbono para a planta.

Os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) têm relações mutualísticas com 80% das espécies de plantas. (ZHAO; ZHAO, 2007) A relação entre FMA-planta é descrita como estratégia de “retorno de investimento lento” (BRUNDRET, 2002), onde a planta diminui a produção de raiz, priorizando a ligação com as micorrizas, assim diminui o investimento em produção radicular ganhando área através das hifas dos FMA. Podendo influenciar diretamente na estrutura e produtividade da comunidade vegetal (ZUBEK et Al, 2009)

Os FMA aumentam a resistência a parasitas de raízes (ALLEN, 2007); e dão estabilidade aos agregados em uma ampla variedade de solos (RILLIG, 2004), através da produção de compostos químicos. Possuem uma grande capacidade de tolerar altas temperaturas, favorecendo as plantas que vivem e estão adaptadas a ambientes quentes (BUNN et al., 2009), aumentando a aquisição de água e nutrientes pelas plantas hospedeiras (LEKBERG et al., 2010);

A eficiência dos FMA em proporcionar o crescimento de plantas depende da relação entre os fatores edáficos planta-fungo, determinantes para a distribuição de comunidades de plantas. (Hall, 1988). Conseqüentemente, é necessário entender como os FMA e as plantas se relacionam em condições de campo e que fatores controlam suas populações. (ABBOTT; ROBSON, 1982).

Além da colonização de raízes por FMA, as espécies de plantas são frequentemente colonizadas por fungos endofíticos septados melanizados (DSE) (JUMPPONEN; TRAPPE,

1998), que diferem morfológicamente das micorrizas por apresentarem pigmento escuro na incorporação de melanina em suas estruturas, com a presença de microescleródios que se formam inter e intracelularmente dentro do córtex (GRÜNIG et al., 2011). Apesar de estudos demonstrarem associações mutualísticas dos DSE similares as micorrizas (JUMPPONEN; TRAPPE, 1998; JUMPPONEN et al., 2001; ADDY et al., 2005), também relacionadas a condições abióticas (BARROW; AALTONEN, 2001), e sua coexistência (SCERVINO et al., 2009); as vantagens dessa associação para a planta hospedeira ainda não é totalmente conhecida (LINGFEI et al., 2005).

Newsham (2011), sugeriu uma contribuição no aumento da biomassa, bem como de N e P em plantas colonizadas por DSE. Outros estudos conferem aos DSE a capacidade de proteção da planta contra patógenos (RODRIGUEZ et al., 2009; REININGER; SIEBER, 2012), e o auxílio na adaptação a condições extremas do solo (SCHMIDT et al., 2008), como: contaminação por metais pesados (BAN et al., 2012; ZHAO et al., 2015), solos com elevado teor de acidez (POSTMA et al., 2007), estresse hídrico (KNAPP et al., 2012) e salino (WALLER et al., 2005).

Assim, este projeto busca testar a Hipótese do Gradiente de Estresse através do estudo das interações fungo-planta-ambiente, caracterizando a abundância e riqueza dos fungos micorrízicos arbusculares e fungos melanizados septados em gradiente de estresse abiótico sobre a comunidade de espécies de três unidades de conservação do semiárido nordestino. Buscamos expandir a compreensão sobre os processos estruturadores de comunidades compreendendo a dinâmica dos FMA e DSE em unidades de conservação distintas sob um gradiente de escassez hídrica.

Um cenário de mudanças climáticas, ocasionando o aumento de ambientes estressantes, deve exigir das espécies adaptações no sentido de aumentar sua eficiência no uso dos recursos disponíveis. Os estudos de facilitação, principalmente nas associações mutualísticas podem ser cruciais para o desenvolvimento de estratégias que visem manter o funcionamento e produtividade dos ecossistemas, aumentando a sobrevivência dos indivíduos. Entender as relações de coexistência intra e inter específica é conhecimento indispensável para o manejo de unidades de conservação e restauração de áreas degradadas.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo geral:

Entender como as associações fúngicas de micorrizas e dark septates variam em diferentes locais com diferentes severidades abióticas e o quanto essa associação é necessária para a vegetação sobreviver nesses ambientes.

2.2. Objetivos específicos:

- Registrar a ocorrência e a abundância de interações positivas estabelecidas entre os FMA e DSA com a vegetação em três UC's com diferentes severidades abióticas no semiárido brasileiro;
- Caracterizar morfológicamente os FMA e DSE;
- Inferir acerca da dependência de interações mutualísticas pelas espécies encontradas nesses locais.
- Pontuar a importância da preservação dos ambientes naturais para a manutenção da diversidade de espécies de FMA e DSE

3 METODOLOGIA

3.1. Caracterização dos locais de coleta

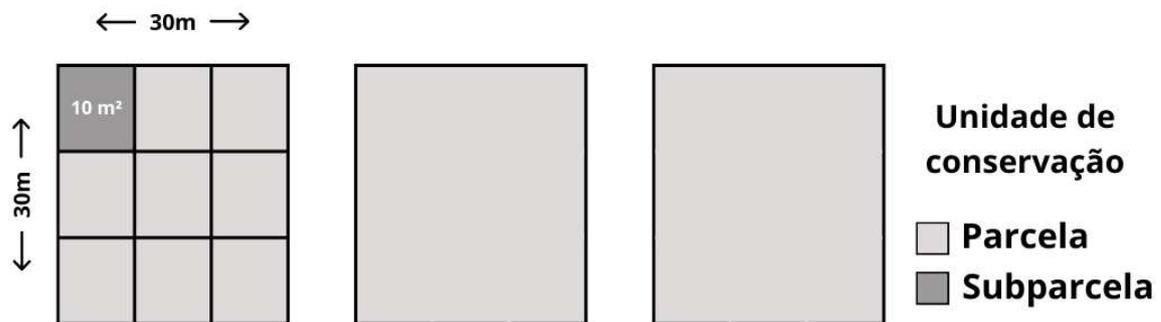
A pesquisa está inserida no âmbito da região tropical semiárida brasileira que corresponde a uma extensa área de 1.128.697 km² (Brasil, 2017), delimitada com base na isoieta de 800 mm, no Índice de Aridez de Thorntwaite de 1941 e no Risco de Seca superior a 60%. (IBGE, 2017). A região apresenta uma imprevisibilidade elevada nas chuvas, a média anual de precipitação total atinge 775 mm, com um coeficiente de variação de 30% (Minter, 1984), o que ressalta a instabilidade climática da região, propensa a eventos extremos, com secas prolongadas e chuvas intensas.

Segundo o IBGE (2022), a região semiárida alcança os estados de Maranhão, Piauí, Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco, Alagoas, Sergipe, Bahia e parte de Minas Gerais e do Espírito Santo, abrangendo os domínios fitogeográficos da caatinga, matas secas, cerrado, e ainda, a existência de paisagens de exceção bem significativas, representadas pelas florestas serranas úmido-subúmidas. (ANDRADE-LIMA, 1982).

Para avaliar o gradiente de severidade abiótica, as coletas das amostras foram feitas em três unidades de conservação federais no domínio semiárido do Nordeste brasileiro: a Estação Ecológica de Aiuaba (vegetação de Savana Estépica – Caatinga (IBGE, 1992)); o Parque Nacional de Sete Cidades (vegetação de Savana – Cerrado (IBGE, 1992) e o Parque Nacional de Ubajara (Floresta Estacional Decídua – Mata Seca na parte inferior e vegetação de Floresta Tropical Sempre-verde – Mata Úmida na superior (ICMBio, 2023)).

As áreas foram escolhidas de acordo com um gradiente de aridez (Tabela 1), além das características da vegetação, representando uma parte importante da vegetação da região. Em cada unidade de conservação, foram alocados transectos com 1 km dentro da área conservada de cada parque. Dentro de cada transecto, foram demarcadas parcelas de 30m por 30m, divididos em 9 subparcelas de 10 m² cada (Figura 1). As coletas foram realizadas no ano de 2022 durante estação seca.

Figura 1 - Esboço da área de coleta em uma UC.



A Estação Ecológica de Aiuaba foi criada em 2001 através do decreto s/nº de 6 de fevereiro de 2001 com uma área total de 11.746,60 ha e está localizada no município de Aiuaba, no extremo Sul do estado do Ceará, distante 435 km da capital, Fortaleza (ICMBio, 2018). Possui uma temperatura média mensal de 24 a 28° C, com precipitação média anual de 463 mm concentrada entre os meses de março a maio (INMET, 2018). Sua vegetação é caracterizada como Savana-Estépica – Caatinga, sendo a vegetação predominante do local (ARAÚJO et al., 2017). Seu índice de aridez é de 27.40 %, classificando-se como clima semiárido (FUNCEME, 2020).

O Parque Nacional de Sete Cidades possui uma área de 6.221,48 ha localizado no nordeste do estado do Piauí, abrangendo os municípios de Piracuruca, Brasileira e Piripiri, (ICMBio, 2018). Criado pelo decreto nº 50.744 de 8 de junho de 1961, possui vegetação caracterizada como um mosaico complexo de formações de savana – Cerrado (cerrado stricto sensu e cerrado rupestre), mas também é composto por cerradão, floresta semidecídua sazonal, floresta ocasionalmente inundada e campo aberto (ARAÚJO et al., 2017). A temperatura média anual é de 26,5° C, com precipitação média anual de 1.296,1 mm (SANTOS; PACIÊNCIA; MENDES, 2017) com índice de aridez de 44,04 %, característico de clima regional subúmido (ARAÚJO et al., 2017).

O Parque Nacional de Ubajara está situado ao norte do planalto da Ibiapaba, no estado do Ceará (ICMBio, 2023). Foi criado em 30 de abril de 1959 pelo decreto nº 45.954 com uma área de 4.000 ha e ampliado pelos decretos nº 72.144 de 26 de abril de 1973 e s/nº de 13 de dezembro de 2002, totalizando uma área de 6.288 ha, abrangendo os municípios de Ubajara, Tianguá e Frecheirinha (ICMBio, 2023). A temperatura nos meses mais chuvosos está entre 24° C e 26° C, com precipitação média anual de 1919 mm (FUNCEME, 2018); já no período seco, a temperatura varia entre 30° C e 38° C. Na área de encosta da Serra da Ibiapaba, entre

setecentos e quatrocentos metros de altitude, predomina a Floresta Estacional Decídua – Mata Seca, correspondendo a 72,1 % de toda a unidade de conservação (ICMBio, 2023), com índice de aridez de 51.5 % no município de Frecheirinha/CE (FUNCEME, 2020), o mais próximo da área de coleta. Na parte superior da Serra da Ibiapaba, entre oitocentos a setecentos metros de altitude, se encontra a Floresta Tropical Sempre-verde – Mata Úmida (ICMBio, 2023); com índice de aridez de 80.08%, classificado como subúmido-úmido (FUNCEME, 2020), caracterizando-se como o local mais úmido entre as três UC.

Tabela 1 – Índice de aridez por área de coleta.

Local	Índice de Aridez (%)
ESEC de Aiuaba (CE)	27.40
PARNA de Sete Cidades (PI)	44.04
PARNA de Ubajara, seco (CE)	51.5
PARNA de Ubajara, úmido (CE)	80.08

Fonte: FUNCEME (2020); ARAÚJO et al. (2011)

3.2. Coleta de campo

As amostras de solo e raízes foram coletadas em até 20 cm de profundidade com a ajuda de uma cavadeira articulada. Coletamos em cinco pontos aleatórios de cada subparcela. Posteriormente, foram misturadas as amostras de cada subparcela, resultando em 9 amostras compostas de aproximadamente 5 kg cada, por parcela. As raízes foram separadas, fixadas em solução de FAA 70%, estocadas em temperatura ambiente. O solo foi seco ao ar e armazenado em sacos plásticos etiquetados e enviado para as análises laboratoriais na FUNCEME/UFC.

3.3 Contagem dos esporos

Foram produzidas amostras compostas com 100g de solo das subparcelas em agrupamentos de três (amostra 1, 2 e 3; amostra 4, 5 e 6; e amostra 7, 8 e 9), totalizando 3

amostras de cada parcela, somando-se 9 amostras por unidade de conservação. A preparação do solo seguiu o processo de peneiramento úmido, descrito por Gerdermann e Nicolson (1963) em peneiras de 0,53 mm e 0,45 mm, seguindo-se a centrifugação em água destilada (10 minutos em 800 rpm) e posteriormente em sacarose a 50% (JENKINS, 1964). Após a centrifugação, procedeu-se a separação em peneira com lavagem e contagem dos esporos em microscópio estereoscópico (Leica DM500, Alemanha).

3.4 Análise das raízes em laboratório

Para analisar a colonização fúngica, as raízes foram coradas e avaliadas com uma adaptação do método de Phillips e Hayman (1970), utilizando os seguintes passos: (1) clarificação em KOH 10%. Decidiu-se optar pela clarificação passiva, a temperatura ambiente, visto que a solução recomendada por Phillips & Hayman (1970) pode resultar na perda do córtex em tratamento térmico. O KOH foi trocado a cada dois dias até a clarificação desejada, seguido de lavagem com água; (2) acidificação em ácido clorídrico (HCl 0,1%) por 24h para o tingimento do corante; (3) coloração com Trypan Blue em lactoglicerol por 2 h na concentração de 0,05% (peso/volume) e acondicionamento em solução de lactoglicerol ácido para a visualização e quantificação de micorrizas e fungos endofíticos do tipo dark septate associadas às raízes.

Para a quantificação, foram utilizados segmentos de raízes de aproximadamente 1 mm, dispostos em lâminas para visualização em microscópio óptico. A contagem foi feita através do método de presença/ausência dos fungos em 10 campos visuais de 10 segmentos de raiz por lâmina. Foram 5 lâminas por cada amostra de cada uma das subparcelas, o resultado foi dado em porcentagem de colonização.

3.5 Análise do solo em laboratório

Foram analisadas duas amostras compostas de solo por parcela sob os seguintes aspectos: composição granulométrica (areia grossa, areia fina, silte e argila), classificação textural, grau de flocculação, densidade, pH, condutividade elétrica, complexo sortivo (cálcio, magnésio, sódio, potássio, acidez trocável, acidez potencial, Índice de Extrato de Saturação, Total de Cargas Negativas, Soma de Bases Trocáveis, Porcentagem de Sódio Trocável,

saturação por bases e saturação por alumínio), nutrientes (carbono, nitrogênio, fosforo assimilável, ferro, cobre, zinco e manganês) e matéria orgânica; conforme metodologia descrita em EMBRAPA (1997).

3.6 Análises estatísticas

Os dados de esporos foram submetidos a Análise da Variância (ANOVA), a fim de testar a igualdade das médias populacionais, baseado na análise das variâncias amostrais; e teste de Tukey ($p < 0.05$) para comparação de médias. Para os dados de solo, optou-se pela análise de componentes principais (PCA). A PCA é uma análise multivariada que agrupa os dados de n -dimensões em um espaço de menor dimensão (Legendre, 2012). A PCA possibilita a visualização, de forma gráfica, de tendências, similaridades e distinções entre as amostras. Foi realizada uma ANOVA para comparar as coordenadas dos pontos nos eixos 1 e 2 da PCA entre os locais, e teste de Tukey para comparar os pares de locais, para as duas dimensões. Os dados de colonização fúngica foram analisados através das médias porcentagem de colonização, também por meio de ANOVA. Para todas as análises estatísticas, utilizou-se o software R (R version 4.3.1) com a extensão facilitadora do Rstudio.

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Ao todo, foram realizadas 54.012 observações em segmentos de raízes, divididas por parcelas em Unidades de Conservação, para contagem e identificação de estruturas micorrízicas (FMA) e de Dark Septates (DSE). Para a quantificação dos esporos de FMA, foram 108 observações em placas de Petri, com a contagem em lupa.

4.1 Caracterização do solo dos locais de coleta

De modo geral, as amostras de solo das áreas de estudo apresentaram diferenças significativas. A textura do solo (balanço entre silte, areia grossa, areia fina e argila) diferiu entre as unidades de conservação, e algumas, entre as parcelas de uma mesma unidade (Quadro 1), porém, apresentando em sua maioria, a textura franco arenosa, com algumas amostras mais argilosas em Aiuaba e Ubajara. A predominância da areia se limitou as parcelas da PARNA de Sete Cidades.

Quadro 1 – Classificação textural por parcelas das Unidades de Conservação.

Unidade de Conservação	Parcela	Classificação Textural
ESEC de Aiuaba	1	Franco arenosa
	2	Franco argilosa
	3	Franca
PARNA Ubajara (seco)	1	Franco arenosa
	2	Franco argilo arenosa
	3	Franco arenosa
PARNA Ubajara (úmido)	1	Franco arenosa
	2	Franco arenosa
	3	Franco arenosa
PARNA de Sete Cidades	1	Areia
	2	Areia franca
	3	Areia

Para o pH, houve uma variação de 3,8 a 6, onde os valores mais baixos se encontram em Ubajara úmido, com a mais elevada saturação por Al^{3+} , onde elevada acidez nos solos em áreas de florestas está associada entre outros fatores a decomposição de detritos orgânicos e a respiração das raízes das plantas e micro-organismos (MARTINS et al., 2010).; e em Sete Cidades, onde a elevada acidez encontrada é comum a outras pesquisas realizadas no Parque (OLIVEIRA, 2004; LINDOSO, 2008; MOURA, 2010), podendo estar associado ao material de

origem dos solos do Piauí, formados por rochas da Bacia Sedimentar do Parnaíba ou da Província Sedimentar do Meio-Norte, (AB'SABER, 2003; BARROS, CASTRO, 2006), que no geral, traz baixos valores de pH, magnésio, fósforo e altos teores de alumínio e ferro (FURLEY, RATTER, 1988). O pH do solo afeta vários processos no desenvolvimento das raízes, disponibilizando ou não nutrientes para a planta.

Estudos indicam a inibição do crescimento de hifa e a germinação de esporos em altas concentrações de Al^{3+} e baixos valores de pH, o que pode diminuir as possibilidades de colonizar as raízes das plantas (ENTRY et al., 2002; POSTMA et al., 2007; GÖRANSSON et al., 2008; CHRUMA et al., 2012). Porém, em outros estudos *in vitro*, os DSE responderam de forma mais eficiente aos FMA com relação ao pH, assim a colonização por Dark Septate pode ser mais abundante em pH mais baixo, onde os teores de H^+ e Al^{3+} são mais altos (POSTMA et al., 2007).

Os valores mais elevados de pH correspondem a Aiuaba, entre 5 e 6. Os níveis de sódio variaram entre 0,12 para Sete Cidades, 0,15 em Ubajara seco, e 0,18 para Ubajara úmido e Aiuaba. Para magnésio, os maiores valores correspondem as amostras de Ubajara, e os menores para Aiuaba e Sete Cidades. Na determinação de potássio, as amostras com maiores quantidades são de Aiuaba e Ubajara seco, já as de menor quantidade são de Ubajara úmido e Sete Cidades, respectivamente (Tabela 2).

Tabela 2 – Valores de pH, Al^{3+} , Na^+ , Mg^{2+} , K^+ e Ca^{2+} por parcela.

Unidade de Conservação	Parcela	pH (H ₂ O)	Al^{3+}	Na^+	Mg^{2+}	K^+	Ca^{2+}
ESEC de Aiuaba	1	5,0	0,15	0,18	0,4	0,51	0,49
	2	6,0	0	0,16	2,4	0,75	0,97
	3	5,1	0,1	0,15	7,7	0,56	0,82
PARNA Ubajara (seco)	1	5,5	0,05	0,17	7,6	0,51	11,0
	2	5,0	0,25	0,15	10,3	0,49	5,2
	3	5,3	0,1	0,14	9,6	0,44	4,8
PARNA Ubajara (úmido)	1	4,2	2,3	0,18	1,8	0,18	5,3
	2	3,8	2,65	0,17	3,8	0,21	2,0
	3	4,6	1,5	0,17	9,5	0,17	2,9
PARNA de Sete Cidades	1	4,5	0,8	0,13	0,5	0,18	1,1
	2	4,8	0,9	0,12	0,6	0,16	2,8
	3	5	0,8	0,14	0,5	0,14	2,5

Na quantificação de matéria orgânica, carbono, nitrogênio e fósforo assimilável, Ubajara seco apresentou os maiores níveis, em seguida Ubajara úmido, Aiuaba e Sete Cidades com o menor nível. Elevados valores de C da biomassa microbiana são característicos de áreas

florestais, onde o aporte de matéria orgânica e a atividade microbiana são elevados (MARIANI et al., 2006). Para zinco, manganês e cobre, os ambientes com maior índice de aridez apresentaram os maiores valores, os de menor índice apresentaram os menores (Tabela 3). Vale ressaltar que todos os valores apresentados nas amostras corroboraram com a classificação dos solos para as regiões do semiárido brasileiro conforme conceituados no Sistema Brasileiro de Classificação de Solos (SiBCS) (SANTOS et al., 2018).

Em relação aos FMA e DSE, o fato de produzirem uma variedade de enzimas extracelulares indica que estes apresentam capacidade para acessar e transferir ao seu hospedeiro nutrientes essenciais, como nitrogênio e fósforo (MANDYAN, 2008). Os mecanismos para essa transferência de nutrientes podem ser semelhantes entre micorrizas e Dark Septates, onde hifas fúngicas absorvem N orgânico, como aminoácidos e pequenos peptídeos, bem como N inorgânico do solo e transferem às plantas (BERBARA et al., 2006). Assim sendo, a disponibilidade desses nutrientes no solo analisado não tem potencial para constituir um fator limitante a colonização. Além disso, os DSE são conhecidos como saprofíticos, e podem atuar na absorção de nutrientes orgânicos e inorgânicos (MANDYAN; JUMPPNEM, 2005).

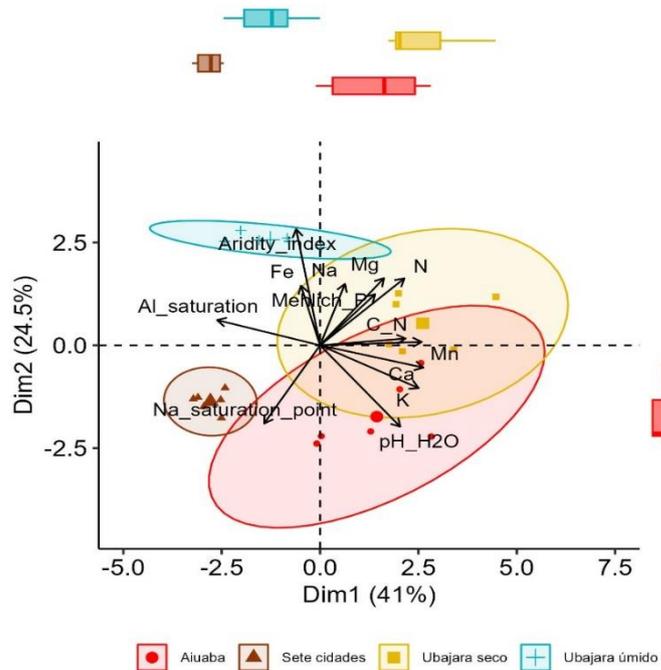
Tabela 3 – Valores de matéria orgânica, C, N, P, Fe, Cu, Zn e Mn, por parcela

Unidade de Conservação	Parcela	C g/Kg	N g/Kg	P mg/kg	Fe mg/Kg	Cu mg/Kg	Zn mg/Kg	Mn mg/kg
ESEC de	1	12,51	1,32	6	111,4	1,3	26,1	63,2
Aiuaba	2	18,62	2,01	4	86,2	5,1	21,5	290,0
	3	30,47	3,31	9	59,5	1,8	29,5	269,9
PARNA Uba-	1	32,28	3,41	29	21,9	1,0	58,3	494,1
jara (seco)	2	27,08	2,95	5	491,6	3,0	42,1	604,3
	3	25,51	2,75	10	36,6	1,1	25,9	449,9
PARNA Uba-	1	29,02	3,15	11	265,6	0,7	12,3	8,1
jara (úmido)	2	18,98	2,05	10	251,0	0,6	8,9	3,5
	3	21,4	2,31	10	188,1	0,7	10,6	66,0
PARNA de	1	8,83	0,98	7	21,6	0,7	6,5	2,7
Sete Cidades	2	10,76	1,16	4	344,8	0,6	7,4	2,5
	3	12,7	1,48	7	40,6	0,2	2,0	15,8

O PCA relacionou as variáveis mais significativas do solo transcritas nas tabelas 1, 2 e 3, com os locais de coleta (Figura 2). As setas representam uma maior ou menor relação das variáveis indicativas com as Unidades de Conservação. As UC aparecem representadas nos círculos com a sua respectiva cor e símbolo. Os círculos mostram a abrangência do tratamento

(local de coleta) sobre as variáveis mais significativas com melhor desempenho local. A sobreposição dos círculos sobre uma ou mais variáveis indicam valores semelhantes dessas variáveis para os tratamentos.

Figura 2 - PCA das variáveis do solo por Unidade de Conservação.



4.2 Esporos de FMA

O número médio de esporos por parcela encontrados nas quatro UC está representado na Tabela 4. Os menores valores foram encontrados nas parcelas de Ubajara, já os maiores valores correspondem as parcelas de Aiuaba e Sete Cidades, com 340 na parcela 1 de Aiuaba e 348 esporos na parcela 3 de Sete Cidades. Quando comparados o número de esporos das parcelas de Ubajara seco e Ubajara úmido, observamos os menores valores, com 63 esporos por 100g de solo na parcela 2 de Ubajara úmido e 182 esporos na parcela 1 de Ubajara seco.

O gráfico de esporos (Figura 3) mostra a diferença entre o número médio de esporos encontrados por Unidade de Conservação. As UC de Aiuaba e Sete Cidades apresentaram médias entre 200 e 400 esporos por 100g de solo, em conformidade com resultados encontrados por outros autores, onde o número de esporos foi correlacionado negativamente com a umidade. Na maioria dos trabalhos a esporulação é maior no período seco, em virtude da escassez de

água disponível, gerando estresse e estimulando a produção de propágulos pelos FMA (SOUZA et al., 2003; AMORIM et al., 2004; BONFIM et al., 2010), o que pode explicar as menores médias obtidas na UC de Ubajara. Os esporos observados apresentaram diferenças visuais como cor, tamanho e formato, representando uma diversidade de espécies de FMA encontradas nas áreas de estudo (Figura 4).

Tabela 4 – Número de esporos por parcela de cada Unidade de Conservação.

Unidade de Conservação	Parcela	Número de esporos
ESEC de Aiuaba	1	340
	2	312
	3	316
PARNA Ubajara (seco)	1	182
	2	296
	3	214
PARNA Ubajara (úmido)	1	217
	2	63
	3	107
PARNA de Sete Cidades	1	381
	2	340
	3	348

Figura 3 - Número de esporos de micorrizas por UC.

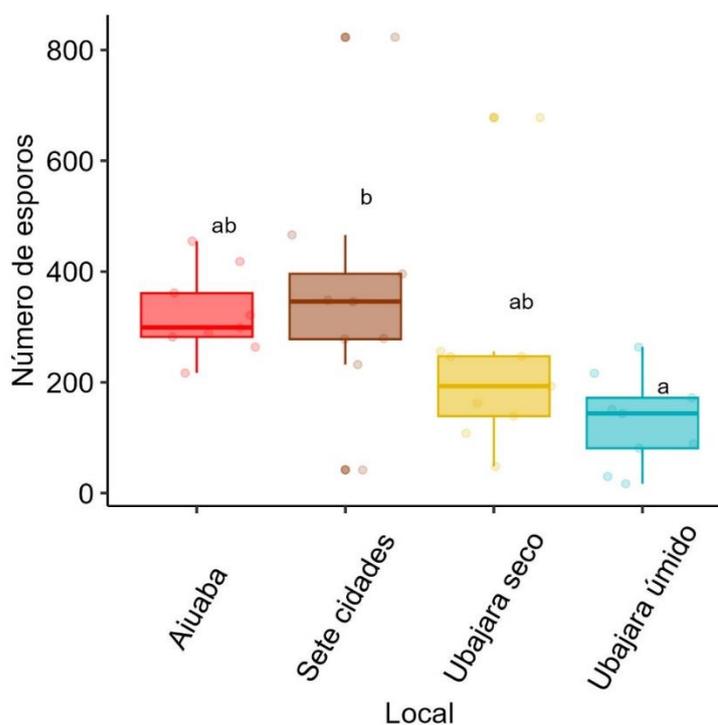
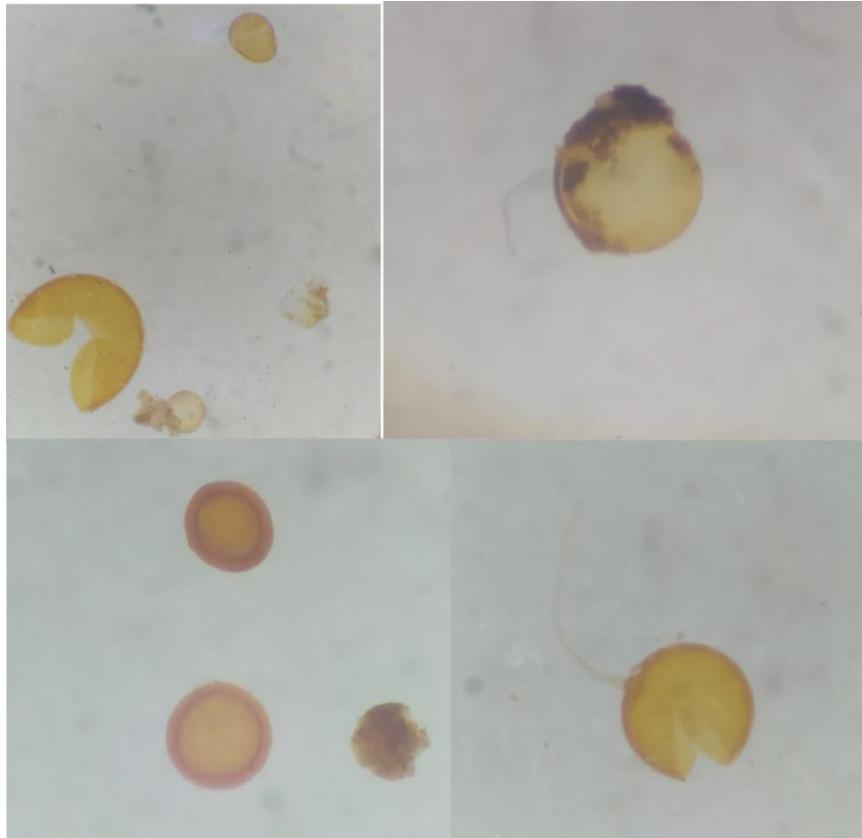


Figura 4 - Esporos de FMA coletados em Aiuaba.



4.3 Colonização por Fungos Micorrízicos Arbusculares

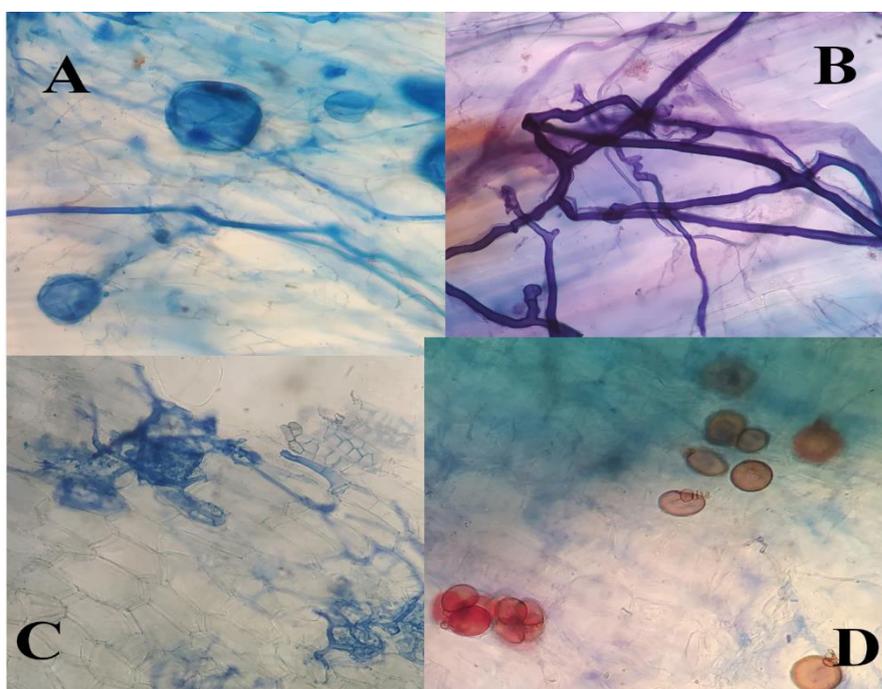
As estruturas comuns de FMA observadas para a contagem são as vesículas, hifas, arbúsculos e esporos intrarradiculares (Figura 5). Na Figura 6 é mostrada a comparação das médias da colonização de FMA nas quatro áreas de estudo. Aiuaba apresentou o melhor desempenho na colonização micorrízica, seguido de Sete Cidades, Ubajara seco, e por último, Ubajara úmido, com a menor porcentagem de colonização.

A Estação Ecológica de Aiuaba é o ambiente com menor precipitação e menor índice de aridez. Assim, o resultado corrobora com a pesquisa de vários autores que afirmam que, em locais com baixa disponibilidade de água, a dependência da associação micorrízica é maior, afim de que as espécies consigam suportar o estresse hídrico, já que a absorção de água é melhorada pela presença das hifas fúngicas que ajudam na captação deste recurso. (SOHRABI et

al., 2012; YOOYONGWECH et al., 2013; JAYNE e QUIGLEY, 2014; MILLAR e BENNETT, 2016; HAILEMARIAM et al., 2017).

Segundo Helgason e Fitter (2009), o ambiente estressante se torna determinante na colonização micorrízica, pois espécies fúngicas no solo estão sujeitas às pressões de seleção espacial e temporalmente dinâmicas desse ambiente, como os fatores físicos, químicos e bióticos, onde as espécies de FMA são sujeitas à adaptação a este ambiente complexo, e não à identidade da planta hospedeira. Assim, em locais estressantes, é mais comum encontrarmos maiores taxas de colonização micorrízica.

Figura 5 - Estruturas de FMA: vesículas (A), hifas (B), arbúsculos (C) e esporos intrarradiculares (D).

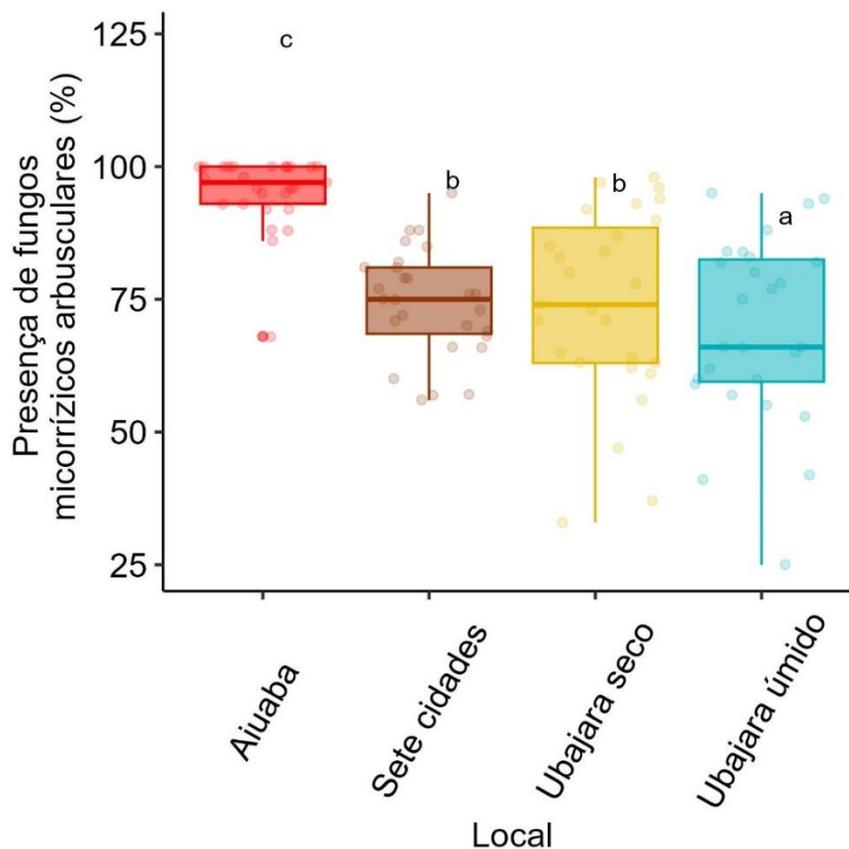


Em Sete Cidades e Ubajara, a colonização micorrízica apresentou valores aproximados, com valores médios para os locais. Isso pode estar relacionado a uma elevada pluviosidade que os locais possuem em comparação à ESEC de Aiuaba já que esse recurso pode ser captado mais facilmente pelo sistema radicular das plantas e a associação não seria mais vantajosa (JAYNE; QUIGLEY, 2014). Ainda assim, muitas amostras observadas nesses locais apresentaram 100% de colonização por seguimento de raiz.

Outra proposição para a baixa porcentagem de colonização é o fato de algumas espécies de plantas apresentarem colonização micorrízica facultativa, com 25% ou menos de

colonização, trazendo assim, a importância da espécie da planta hospedeira na colonização de FMA (JANOS, 1980; BRUNDRETT e KENDRICK, 1988). Assim, as diferenças de vegetação entre os locais devem ter um efeito na comunidade dos FMA. Segundo Hazard et al. (2013), a estrutura da comunidade de plantas pode influenciar as comunidades de FMA a nível de paisagem, visto que a preferência planta-hospedeiro é regulada na natureza em termos de controle da planta hospedeira ou pelo simbionte fúngico.

Figura 6 - Gráfico da colonização por FMA em cada UC.

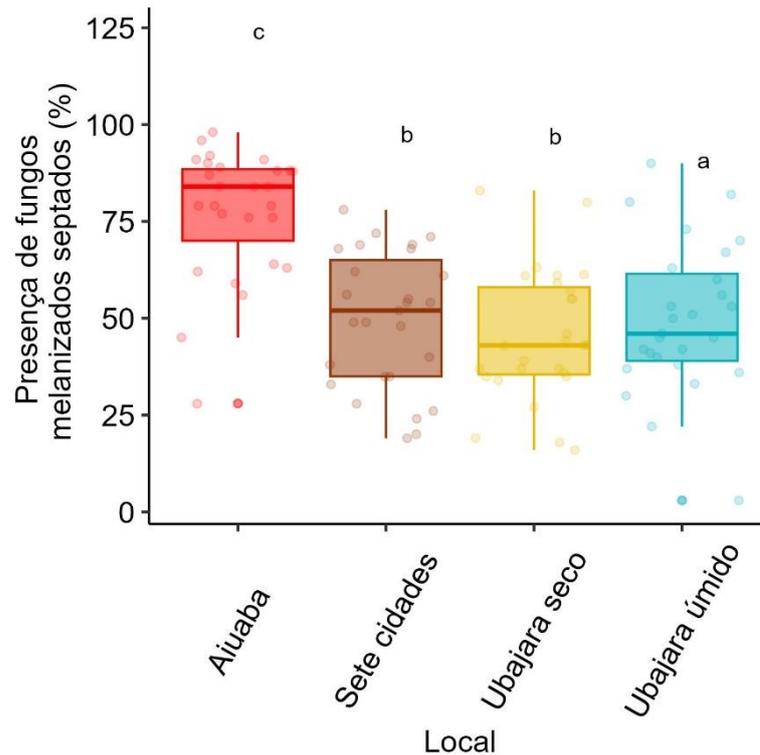


4.4 Colonização por Fungos Endofíticos Melanizados Septados

Aiuaba possui o maior percentual médio de colonização por DSE, seguido de Sete Cidades, Ubajara úmido e Ubajara seco, com o menor percentual de colonização. Resultado semelhante ao percentual de colonização por FMA nas áreas estudadas, como mostra a Figura 7, onde, numa condição de estresse abiótico mais acentuado, como é o caso de Aiuaba, as interações planta-DSE aparentemente aumentam (READ; HASELWANDTER, 1981).

Isso ocorre por que os DSE contribuem para o desenvolvimento das plantas, podendo os ganhos de biomassa vegetal atingirem a 100% (NEWSHAM, 2011), uma vez que a associação planta-DSE pode apresentar incrementos no teor de clorofila e na eficiência do fotossistema (ZHANG et al., 2012).

Figura 7 - Gráfico da colonização por DSE em cada UC.



Sobre a inversão entre Ubajara úmido e Ubajara seco, quando comparados a colonização de DSE e FMA, o que pode explicar é a capacidade dos Dark Septates conseguirem se desenvolver melhor em pH mais baixo quando comparados as micorrizas, como já abordado anteriormente.

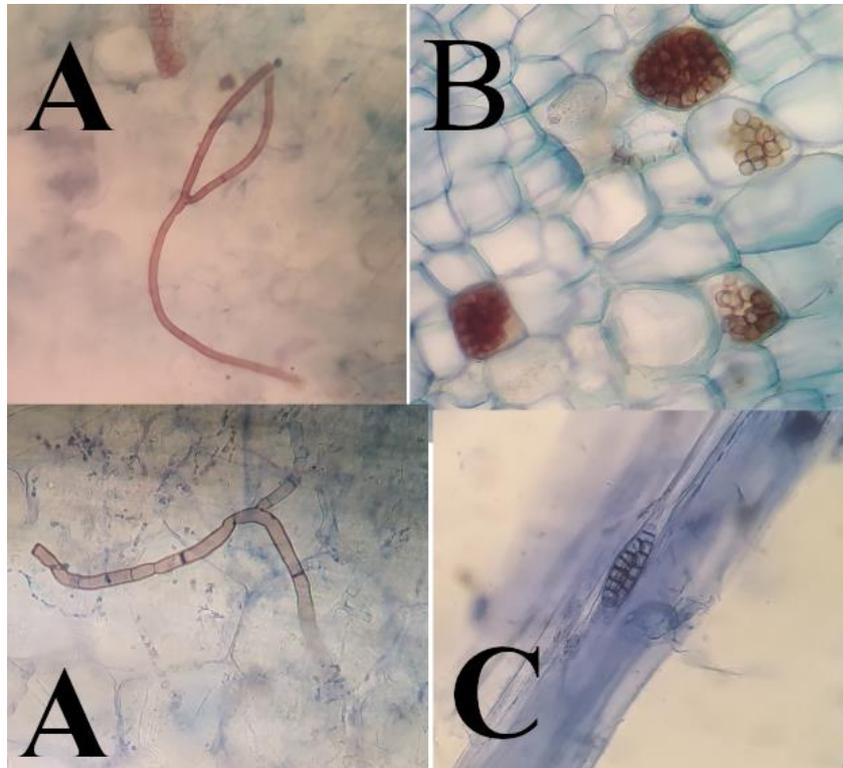
Quando comparado a colonização entre FMA e DSE, os poucos estudos que existem a mostram que normalmente ocorre uma maior colonização dos FMA em relação aos DSE (ZUBEK et al., 2009; UMA et al., 2012; LI et al., 2005), o que corrobora com os resultados encontrados nesse estudo. Importante ressaltar que, nesse estudo, os DSE estavam presentes nas raízes das espécies de plantas colonizadas pelo FMA em todas as UC avaliadas.

Alguns estudos mostraram a diminuição na ocorrência ou até mesmo ausência dos FMA, enquanto que os DSE predominam em maiores altitudes (RUOTSALAINEN et al., 2004;

LUGO et al., 2012), o que não se comprovou com essa pesquisa, já que as micorrizas foram mais abundantes do que as Dark septates nas áreas elevadas. Porém, quando comparadas entre Ubajara úmido e Ubajara seco, há uma leve predominância na média de colonização por DSE.

Apesar de ainda desconhecidas algumas funções das estruturas de DSE, elas facilmente se distinguem das observadas em FMA principalmente pela cor escura. Essas estruturas são compreendidas por hifas, microescleródios e, algumas mais raras como clamidósporos (Figura 8).

Figura 8 - Estruturas de DSE observadas Ubajara seco: hifas (A), microescleródios (B) e clamidósporos (C).



5 CONCLUSÃO

Foi observada a importância do solo para o desenvolvimento das espécies vegetais, as características edáficas do solo analisado demonstraram possuir fatores com potencial limitante que influenciasse na colonização das plantas por FMA e/ou DSE. Apesar de que, nas análises do solo da ESEC de Aiuaba, a baixa disponibilidade de matéria orgânica e nutrientes não prejudicou as interações fungo-planta, onde o percentual de colonização e quantidade de esporos é o mais alto entre os locais analisados. Isso nos permite inferir que outros gradientes, além dos climáticos, são atuantes nas interações ecológicas entre os fungos endofíticos e as plantas hospedeiras.

A ESEC de Aiuaba mostrou-se ser um ambiente propício para os estudos sobre a Hipótese do Gradiente de Estresse, sobre a ecologia nas interações fungo-planta-solo e um auxílio em pesquisas sobre aquecimento global e mudanças climáticas. Porém, ainda se faz necessário a busca de um ambiente onde as interações positivas em meio ao estresse abiótico sejam substituídas pelas interações de competição afim de entendermos melhor a proposição da Hipótese da Dominância de Estresse.

Com esse estudo, podemos sugerir que os DSE possivelmente têm algumas funções ecológicas nos ecossistemas que precisam ser mais bem investigadas. Se os DSE de fato fornecem algum benefício para suas plantas hospedeiras, torna-se extremamente importante saber se ou como eles complementam as funções dos FMA. Mais pesquisas para compreender a relevância desta simbiose em ecossistemas são necessárias

Este trabalho contribuiu para o conhecimento da abundância de fungos micorrízicos arbusculares e fungos endofíticos melanizados septados em áreas de conservação. Considerando os resultados obtidos neste trabalho evidencia-se a importância dos estudos de diversidade nas áreas do semiárido brasileiro, além de proporcionarem subsídios para aplicação biotecnológica desses organismos na produção agroflorestal e recuperação de áreas degradadas.

REFERÊNCIAS

- ABBOTT, L. K.; ROBSON, A. D. Infectivity of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural soils. **Australian Journal of Agricultural Research**, Canberra, v. 33, n. 6, p. 1049 - 1059, 1982. Disponível em: <<https://doi.org/10.1071/AR9821049>>. Acesso em: 29 de março de 2023.
- AB'SABER, A. N. **Os domínios de natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas**. São Paulo: Ateliê Editorial, 2003. 160 p.
- ALLEN, E. B.; RINCON, E.; ALLEN, M. F.; JIMENEZ, A. P.; HUANTE, P. Disturbance and seasonal dynamics of mycorrhizae in a tropical deciduous forest in México. **Biotropica**, University of Missouri, v. 30, p. 61-274, 1998. Disponível em: <<https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1998.tb00060.x>>. Acesso em: 30 de março de 2023.
- AIDAR, M. P. M.; CARRENHO, R.; JOLY, C. A. Aspects of arbuscular mycorrhizal fungi in an Atlantic Forest chronosequence in Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), SP. **Biota Neotropica**, Campinas, 2004.
- ALEF, K.; NANNIPIERI, P. (Ed.). **Methods in applied soil microbiology and biochemistry**. Londres: Academic Press, 1995. 576 p.
- ANDERSON, T. H.; DOMSCH, K. H. Application of Ecophysiological Quotients (qCO₂ and Qd) on microbial biomasses from soils of different cropping histories. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 22, p. 251-255, 1990.
- ARMAS, C.; KIKVIDZE, Z.; PUGNAIRE, F. I. Abiotic conditions, neighbour interactions, and the distribution of *Stipa tenacissima* in a semiarid mountain range. **Journal of Arid Environments**, Amsterdã, v. 73, n. 12, p. 1084-1089, 2009.
- ARMAS, C.; RODRÍGUES-ECHEVERRÍA, S.; PUGNAIRE, F. I. A field test of the stress-gradient hypothesis along an aridity gradient. **Journal of Vegetation Science**, Hoboken, v. 22, p. 818-827, 2011.
- BARROW, J. R.; OSUNA, P. Phosphorus solubilization and uptake by dark septate fungi in fourwing saltbush, *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt. **Journal of Arid Environments**, Argentina, v. 51, p. 449-459, 2002.
- BAINARD, L. D.; BAINARD, J. D.; HAMEL, C.; GAN, Y. Spatial and temporal structuring of arbuscular mycorrhizal communities is differentially influenced by abiotic factors and host crop in a semi-arid prairie agroecosystem. **FEMS Microbiology Ecology**, Oxford, v. 88, p. 333-344, 2014.
- BEGON, M.; HARPER, L. **Ecología individuos poblaciones y comunidades**. Oxford: Blackwell Science, 1996.
- BERTNESS, M.; CALLAWAY, R. M. Positive interactions in communities. **Trends in Ecology and Evolution**, Amsterdã, v. 9, 1994.

BIRHANE, E.; STERCK, F. J.; FETENE, M.; BONGERS, F.; KUYPER, T. W. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance photosynthesis, water use efficiency, and growth of frankincense seedlings under pulsed water availability conditions. **Oecologia**, Dordrecht, v. 169, p. 895-904, 2012.

BLANQUET, J. Braun. **Fito sociologia, bases para el estudio de las comunidades vegetales**. Madrid: H. Blumes, 1979.

BOHRER, K. E.; FRIESE, C. F.; AMON, J. P. Seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi in differing wetland habitats. **Mycorrhiza**, Nova York, v. 14, p. 329–337, 2004.

BONFIM, J. A. **Diversidade de fungos micorrízicos arbusculares em áreas restauradas de Mata Atlântica, São Paulo, Brasil**. 2011. 92 p. Dissertação (Mestrado em Solos e Nutrição de Plantas) – Escola Superior de Agricultura —Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2011.

BONFIM, J. A.; VASCONCELLOS, R. L. F.; STURMER, S. L.; CARDOSO, E. J. B. N. Arbuscular mycorrhizal fungi in the Brazilian Atlantic forest: a gradient of environmental restoration. **Applied Soil Ecology**, Amsterdam, v. 71, p. 7-14, 2013.

BRUNDETT, M. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. **New Phytologist**, Lancaster, v. 154, p. 275-304, 2002.

BUNN, R.; LEKBERG, Y.; ZABINSKI, C. Arbuscular mycorrhizal fungi ameliorate temperature stress in thermophilic plants. **Ecology**, Washington, D.C, v. 90, n. 5, p. 1378-1388, 2009.

CALLAWAY, R. Positive interactions among plants. **The Botanical Review**, Dordrecht, v. 61, n. 4, p. 306-349, 1995.

CALLAWAY, R. M. Positive interactions and interdependence in plant communities. **Springer**, Dordrecht, p. 295–333, 2007.

CALLAWAY, R. M. et al. Positive interactions among alpine plants increase with stress. **Nature**, Londres, v. 417, n. 6891, p. 844-848, 2002.

CALLAWAY, R. M.; NADKARNI, N. M.; MAHALL, B. E. Facilitation and interference of *Quercus douglasii* on understory productivity in central California. **Ecology**, Washington, D.C, v. 72, n. 4, p. 1484–1499, 1991.

CALLAWAY, R. M.; WALKER, L. Competition and Facilitation: A Synthetic Approach to Interactions in Plant Communities. **Ecology**, Washington, D.C, v. 78, n. 7, p. 1958–1965, 1997.

CAPRONI, A. L. **Fungos micorrízicos arbusculares em áreas reflorestadas remanescentes da mineração de bauxita em Porto Trombetas/PA**. 2001, 186 p. Tese (Doutorado em Fitotecnia) – Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, 2001.

CAPRONI, A. L.; FRANCO, A. A.; GRANHA, J. R. D. O.; SOUCHIE, E. L. Ocorrência de Fungos Micorrízicos Arbusculares em resíduo da mineração de bauxita revegetado com espécies arbóreas. **Acta Botanica Brasílica**, São Paulo, v. 21, n. 1, p. 99-106, 2007.

CLEMENTS, F. E. **Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation**. Washington D.C.: Carnegie Institution of Washington, 1916.

CORNELL, J. H.; SLATYER, R. O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. **The American Naturalist**, Chicago, v. 111, p. 982, 1977.

DEMARS, B. G.; BOERNER, R. E. J. Mycorrhizal dynamics of three woodland herbs of contrasting phenology along topographic gradients. **American Journal of Botany**, Nova York, v. 82, p. 1426–1431, 1995.

ENTRY, J. A.; RYGIEWICZ, P. T.; WATRUD, L. S.; DONNELLY, P. K. Influence of adverse soil conditions on the formation and function of arbuscular mycorrhizas. **Advances in Environmental Research**, Massachusetts, v. 7, p. 123-138, 2002.

ESCUADERO, V.; MENDOZA, R. Seasonal variation of arbuscular mycorrhizal fungi in temperate grasslands along a wide hydrologic gradient. **Mycorrhiza**, Nova York, v. 15, p. 291–299, 2005.

FUCHS, B.; HASELWANDTER, H. Red list plants: colonization by arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytes. **Mycorrhiza**, Nova York, v. 14, p. 277–281, 2004.

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

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**, Londres, v. 46, p. 235-244, 1963.

GIOVANNETTI, M.; MOSSE, B. An evaluation of techniques for measuring vesicular arbuscular mycorrhizal infection in roots. **New Phytologist**, Oxford, v. 84, p. 489-500, 1980.

GÓMEZ, S.P.M. **Diversidade de bactérias diazotróficas e fixação biológica do nitrogênio na Mata Atlântica**. 2012. 111 p. Tese (Doutorado em Microbiologia Agrícola) – Escola Superior de Agricultura - Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2012.

GÖRANSSON, P.; OLSSON, P.A.; POSTMA, J.; FALKENGREN-GRERUP, U. Colonisation by arbuscular mycorrhizal and fine endophytic fungi in four woodland grasses– variation in relation to pH and Aluminium. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 40, p. 2260–2265, 2008.

GRÜNIG, C.R.; QUELOZ, V.; SIEBER, T.N. Structure of diversity in dark septate endophytes: from species to genes. In: PIRTTILÄ, A. M., FRANK, C. (Ed.). **Endophytes of forest trees: biology and applications**. Berlin: Springer, 2011. p. 3-30.

JUMPPONEN, A. Dark septate endophytes: are they mycorrhizal? **Mycorrhiza**, Nova York, v. 11, p. 207-211, 2001.

JUMPPONEN, A.; TRAPPE, J.M. Dark-septate root endophytes: a review with special reference to facultative biotrophic symbiosis. **New Phytologist**, Oxford, v. 140, p. 295-310, 1998.

KOIDE, R.T.; MOSSE, B. A history of research on arbuscular mycorrhiza. **Mycorrhiza**, Nova York, v. 14, p. 145–163, 2004.

KÖPPEN, W. **Climatologia**. México: Fondo de Cultura Econômica, 1948. 479 p.

KOYAMA, A.; TSUYUZAKI, S. Facilitation by tussock-forming species on seedling establishment collapses in an extreme drought year in a post-mined Sphagnum peatland. **Journal of Vegetation Science**. Hoboken, v. 24, p. 473–483, 2013.

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

LI, L.F.; YANG, A.; ZHAO, Z.W. Seasonality of arbuscular mycorrhizal symbiosis and dark septate endophytes in a grassland site in southwest China. **FEMS Microbiology Ecology**, Oxford, v. 54, p. 367–373, 2005.

LINDOSO, G.L. **Cerrado sensu stricto sobre Neossolo Quartzarênico: fitogeografia e conservação**. 2008, 170 p, Dissertação (Mestrado em Ecologia) - Universidade de Brasília, Brasília, 2008.

MAESTRE, F. T. et al. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. **Journal of Ecology**, Hoboken, v. 97, n. 2, p. 199–205, 2009.

MAESTRE, F. T.; CORTINA, J. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. **Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences**, Londres, v. 271, n. 5, p. S331–S333, 2004.

MOREIRA, F.M.S.; SIQUEIRA, J.O. **Microbiologia e bioquímica do solo** - 2a ed. Lavras: Ed. UFLA, 2006. 729 p.

MOURA, I.O. **Fitogeografia do cerrado rupestre: relações florísticas-estruturais e ecológicas de espécies lenhosas**. 2010, 247 p, Tese (Doutorado em Ecologia). Universidade de Brasília, Brasília, 2010.

NEWSHAM, K.K. A meta-analysis of plant responses to dark septate root endophytes. **New Phytologist**, Cambridge, v. 90, p. 783–793, 2011.

ODUM, E. P.; BARRET, G. W. **Fundamentos de Ecologia**. São Paulo: Thomson Learning, 2007.

OEHL, F.; LACZKO, E.; BOGENRIEDER, A.; STAHR, K.; BÖSCH, R.; VAN DER HEIJDEN, M.; SIEVERDING, E. Soil type and land use intensity determine the composition

of arbuscular mycorrhizal fungal communities. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 42, p. 724–738, 2010.

POSTMA, J.W.M.; OLSSON, P.A.; FALKENGREN-GRERUP, U. Root colonisation by arbuscular mycorrhizal, fine endophytic and dark septate fungi across a pH gradient in acid beech forests. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 39, p. 400-408, 2007.

RAIJ, B.; ANDRADE, J.C.; CANTARELLA, H.; QUAGGIO, J.A. **Análise química para avaliação da fertilidade de solos tropicais**. Campinas: Instituto Agrônômico, 2001. 285 p.

RILLIG, M.C. Arbuscular mycorrhizae, glomalin and soil aggregation. **Canadian Journal of Soil Science**, Ottawa, v. 84, p. 355-363, 2004.

RILLIG, M. C.; MAESTRE, F. T.; LAMIT, L. J. Microsite differences in fungal hyphal length, glomalin, and soil aggregate stability in semiarid Mediterranean steppes. **Soil Biology and Biochemistry**, Amsterdã, v. 35, p. 1257–1260, 2003.

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

RUOTSALAINEN, A.L.; VÄRE, H.; VESTBERG, M. Seasonality of root fungal colonization in low-alpine herbs. **Mycorrhiza**, Nova York, v. 12, p. 29–36, 2002.

SANTOS, H. G.; JACOMINE, P. K. T.; ANJOS, L. H. C.; OLIVEIRA, V. A.; LUMBRERAS, J. F.; COELHO, M. R.; ALMEIDA, J. A.; ARAÚJO FILHO, J. C.; OLIVEIRA, J. B.; CUNHA, T. J. F. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. 5. ed. rev. e ampl. Brasília, DF: Embrapa, 2018. 356 p.

SIQUEIRA, J.O. Micorrizas e micorrizologia. In: SIQUEIRA, J.O. (Ed.) **Microrganismos de importância agrícola**. Lavras: UFLA, 1996. p. 1-4.

SALOMÓN, S.M.E.; BARROETAVEÑA, C.; RAJCHENBERG, M. Occurrence of dark septate endophytes in nothofagus seedlings from Patagonia, Argentina. **Southern Forests: a Journal of Forest Science**, Menlo Park, v. 75, p. 97–101, 2013.

SANCHEZ, M.; PEDRONI, F.; EISENLOHR, P.V.; OLIVEIRA-FILHO, A.T. Changes in tree community composition and structure of Atlantic rain forest on a slope of the Serra do Mar range, Southeastern Brazil, from near sea level to 1000 m of altitude. **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, Freiberg, v. 208, p. 184–196, 2013.

SCERVINO, J.M.; GOTTLIEB, A.; SILVANI, V.A.; PERGOLA, M.; FERNANDEZ, L.; GODEAS, A.M. Exudates of dark septate endophyte (DSE) modulate the development of the arbuscular mycorrhizal fungus (AMF) *Gigaspora rosea*. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 41, p. 1753-1756, 2009.

SCHMIDT, S.K.; SOBIENIAK-WISEMAN, L.C.; KAGEYAMA, S.A.; HALLOY, S.R.P.; SCHADT, C.W. Mycorrhizal and Dark-Septate fungi in plant roots above 4270 meters elevation in the Andes and Rocky Mountains. **Arctic, Antarctic and Alpine Research**, Colorado, v. 40, p. 576-583, 2008.

- SMITH, S.E., READ, D.J. The symbionts forming arbuscular mycorrhizas. In: SMITH, S.E.; READ, D.J. (Ed.). **Mycorrhizal symbiosis**. 3rd ed. San Diego: Academic Press, 2008. p. 13-41.
- STÜRMER, S.L.; KLAUBERG FILHO, O.; QUEIROZ, M.H.D.; MENDONÇA, M.M.D. Occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi in soils of early stages of a secondary succession of Atlantic Forest in South Brazil. **Acta Botânica Brasileira**, Belo Horizonte, v. 20, p. 513-521, 2006.
- TIELBÖRGER, K.; KADMON, R. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. **Ecology**, Hoboken, v. 81, n. 6, p. 1544–1553, 2000.
- TRUFEM, S.F.B. Aspectos ecológicos de fungos micorrízicos vesículo-arbusculares da Mata Tropical úmida da Ilha do Cardoso, SP, Brasil. **Acta Botânica Brasileira**, Belo Horizonte, v. 2, p. 31-45, 1990.
- TRUFEM, S.F.B.; MALATINSZKY, S.M.M.; OTOMOI, H.S. Fungos micorrízicos arbusculares em rizosferas de plantas do litoral arenoso do parque estadual da Ilha do Cardoso, SP, Brasil. **Acta Botânica Brasileira**, Belo Horizonte, v. 8, p. 219-229, 1994.
- UMA, E.; SATHIYADASH, K.; LOGANATHAN, J.; MUTHUKUMAR, T. Tree species as hosts for arbuscular mycorrhizal and dark septate endophyte fungi. **Journal of Forest Research**, Tokyo, v. 23, p. 641-649, 2012.
- ZANDAVALLI, R.B.; STÜRMER, S.L.; DILLENBURG, L.R. Species richness of arbuscular mycorrhizal fungi in forests with Araucaria in Southern Brazil. **Hoehnea**, São Paulo, v. 35, p. 63-68, 2008.
- ZHU, H.H.; YAO, Q.; SUN, X, T.; HU, Y.L. Colonization, ALP activity and plant growth promotion of native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi at low pH. **Soil Biology and Biochemistry**, Philadelphia, v. 39, p. 942–950, 2007.
- ZUBEK, S.; TUMAU, K.; TSIMILLI-MICHAEL, M.; STRASSER, R.J. Response of endangered plant species to inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi and soil bacteria. **Mycorrhiza**, Nova York, v. 19, p. 113–123, 2009.