



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS DO SOLO
CURSO DE AGRONOMIA

JARLANE VIANA MOREIRA

**CARACTERIZAÇÃO MOLECULAR DA COMUNIDADE BACTERIANA
ASSOCIADA À CROSTA BIOLÓGICA DO SOLO NO BIOMA CAATINGA**

FORTALEZA-CE

2021

JARLANE VIANA MOREIRA

**CARACTERIZAÇÃO MOLECULAR DA COMUNIDADE BACTERIANA
ASSOCIADA À CROSTA BIOLÓGICA DO SOLO NO BIOMA CAATINGA**

Monografia apresentada ao curso de
Agronomia da Universidade Federal do Ceará,
como requisito parcial à obtenção do título de
Engenheira Agrônoma.

Orientador: Prof. Dr. Arthur Prudêncio de
Araujo Pereira.

FORTALEZA

2021

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

- M837c Moreira, Jarlane Viana.
Caracterização molecular da comunidade bacteriana associada à crosta biológica do solo no bioma Caatinga / Jarlane Viana Moreira. – 2021.
38 f. : il. color.
- Trabalho de Conclusão de Curso (graduação) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências Agrárias, Curso de Agronomia, Fortaleza, 2021.
Orientação: Prof. Dr. Arthur Prudêncio de Araujo Pereira.
1. Crostas biológicas. 2. Semiárido. 3. Diversidade microbiana. 4. Áreas degradadas. I. Título.
CDD 630
-

JARLANE VIANA MOREIRA

CARACTERIZAÇÃO MOLECULAR DA COMUNIDADE BACTERIANA ASSOCIADA
À CROSTA BIOLÓGICA DO SOLO NO BIOMA CAATINGA

Monografia apresentada ao curso de
Agronomia da Universidade Federal do Ceará,
como requisito parcial à obtenção do título de
Bacharel em Agronomia.

Aprovada em: 05/04/2021.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Arthur Prudêncio de Araujo Pereira (Orientador)

Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof^a. Dr^a. Vânia Maria Maciel Melo

Universidade Federal do Ceará (UFC)

Eng. Agrônomo MS. José Israel Pinheiro

Universidade Federal do Ceará (UFC)

Bióloga MS. Maiele Cintra Santana

Escola Superior de Agricultura 'Luiz de Queiroz' (ESALQ/USP)

AGRADECIMENTOS

A Deus, por abençoar e conduzir todos os dias da minha vida.

Aos meus pais, por todo o amor, dedicação, incentivo e confiança em todas as minhas escolhas.

À minha irmã Aline, por trazer alegria e leveza aos meus dias.

À Universidade Federal do Ceará, por propiciar minha graduação.

Ao meu orientador, Professor Dr. Arthur Prudêncio por todo o suporte, todo o aprendizado e as oportunidades que me proporcionou. Deixo a minha admiração por sua imensa dedicação ao que faz.

À banca examinadora, pelas contribuições ao meu trabalho.

Aos meus amigos dos Grupos GERMS e GEMBioS, Danilo, Israel, Kaio, Éricka e Arlene.

Ao Lembiotech e a Professora Dr^a. Vânia Maria Maciel Melo, pela enorme contribuição ao meu trabalho.

Ao PET Agronomia UFC, por todo o suporte, aprendizado e as experiências vividas. Aos tutores e cotutores do Programa de Educação Tutorial (PET) do curso de Agronomia, Prof.^a Dr.^a Rosilene Oliveira Mesquita, Prof^a Dr.^a Cândida Herminia Campos de Magalhães e Prof. Dr. Ervino Bleicher por sua dedicação ao grupo e todos os bolsistas. A todos os amigos que tive a honra de conhecer no grupo (Nicholas, Valeska, Carolina, Matheus, William, Caio, Sabrina, Érika, Byatriz e Jair).

Aos amigos que a UFC me presenteou e que foram tão importantes nessa caminhada, meus companheiros, conselheiros e alegrias diárias durante todo esse tempo (Mariane, Aristides, Laís, Mirelysia, Fernando, André, Danilo, Israel, Rebecca, Sávio).

Aos meus queridos amigos Luan, Janaína e Bruno, que não só fazem parte dessa conquista como também de tantos bons momentos da minha vida.

“Os grandes feitos são conseguidos não pela força, mas pela perseverança.” (Samuel Johnson).

RESUMO

Nos anos recentes, muitos pesquisadores buscaram identificar e estabelecer quem são os agentes microscópicos presentes em crostas biológicas de solo (CBS) em todo o mundo. Os ambientes áridos e semiáridos, como o bioma Caatinga, são os mais favoráveis à formação de CBS, devido à escassez de cobertura vegetal, a incidência de luz direta no solo e os baixos índices de precipitação. Contudo, os estudos sobre as CBS no bioma Caatinga ainda são considerados incipientes, mesmo este apresentando-se como um ambiente favorável ao desenvolvimento e estabelecimento dessas camadas. Desse modo, o objetivo deste trabalho foi estudar a composição bacteriana de crostas biológicas de solos do bioma Caatinga inseridos no núcleo de desertificação de Irauçuba (CE). Amostras de CBS foram coletadas em área degradada da Caatinga. A fim de comparar a estrutura das comunidades em diferentes tratamentos, também foram analisadas amostras de solos de três tratamentos distintos (i.e., vegetação nativa da Caatinga, recuperação natural e área degradada). O DNA total das amostras foi extraído e, posteriormente, foi realizado o sequenciamento do gene 16S rRNA na plataforma Illumina Miseq (*primers* 515F/806R). Os dados foram agrupados em unidades taxonômicas operacionais (OTUs), as quais foram classificadas taxonomicamente usando o banco de dados SILVA (132) com o auxílio do QIIME (1.9). O número de OTUs atribuídas as crostas foram 38 filos, 91 classes, 225 ordens, 428 famílias e 879 gêneros bacterianos. Houve uma abundância superior do filo Cyanobacteria, Proteobacteria e Planctomycetes nas crostas, o que não se aplicou aos demais tratamentos de solo analisados. A classe e ordem mais abundantes nas crostas foram Oxyphotobacteria e Nostocales, respectivamente. Para os índices gerados de riqueza e diversidade, as crostas demonstram um valor inferior aos demais tratamentos (exceto para área degradada), evidenciando a influência das condições ambientais e atividade antrópica sobre sua estabilidade. Amostras de CBS apresentaram alto compartilhamento de OTUs com áreas degradadas da Caatinga, sugerindo a participação desses solos na formação das comunidades bacterianas associadas à CBS. Entender os principais componentes das CBS de áreas degradadas no bioma Caatinga, assim como seu respectivo papel, pode ser fundamental no desenvolvimento de trabalhos futuros com foco na recuperação de áreas degradadas.

Palavras-chave: Crostas biológicas. Semiárido. Diversidade microbiana. Áreas degradadas.

ABSTRACT

In recent years, many researchers have sought to identify and establish who are the main microscopic organisms present in soil biological crusts (CBS) around the world. Arid and semi-arid environments, such as the Caatinga biome, are the most favorable environment to the CBS formation, mainly due to the scarcity of vegetation cover, the incidence of direct light in the soil and the low levels of precipitation. However, studies on CBS in the Caatinga biome are poorly understood, even though this is proving to be a favorable environment for the development and establishment of CBS. Thus, our aim was to study the bacterial composition presents in CBS of the Caatinga biome inserted in the desertification nucleus of Irauçuba (CE). We collected CBS in grazed Caatinga areas. In order to compare the structure of the communities in different treatments, soil samples from three different soil treatments (i.e., native Caatinga vegetation, natural recovery and grazed) were also analyzed. The total DNA of the samples was extracted and, subsequently, the sequencing of the 16S rRNA gene was performed on the Illumina Miseq platform (primers 515F / 806R). The data were grouped into Operational Taxonomic Units (OTUs), which were classified taxonomically using the SILVA database (132) and QIIME (1.9) software. In CBS, the OTUs were attributed to the 38 phyla, 91 classes, 225 orders, 428 families and 879 bacterial genera. There was a higher abundance of the phylum Cyanobacteria, Proteobacteria and Planctomycetes in CBS, deferring to the other soil managements. The most abundant class and order in the CBS were Oxyphotobacteria and Nostocales, respectively. For the diversity indexes (Shannon and richness), the CBS show a lower value than the other treatments (except for grazed), showing the influence of environmental conditions and anthropic activity on their stability. Samples of CBS showed high taxa of shared OTUs with grazed Caatinga management, suggesting the participation of these soils in the formation of the bacterial community associated with CBS. Understanding the main components of the CBS of degraded areas in the Caatinga biome, as well as their respective role, can represent fundamental knowledge for the development of future research focusing on the recovery of degraded areas.

Keywords: Biological crusts. Semiarid. Microbial diversity. Degraded areas.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1	– A) Localização geográfica dos pontos de coleta em Irauçuba (CE); B) Núcleos de Desertificação presentes no território brasileiro (SILVA, 2017)	23
Figura 2	– Amostra de crosta biológica coletada em área degradada do Núcleo de desertificação de Irauçuba-CE	24
Figura 3	– Abundância relativa das principais OTUs nas crostas (CBS), área de recuperação natural (RN), vegetação nativa (VN) e área degradada (AD) do Núcleo de desertificação de Irauçuba-CE: (A) Filo e (B) Classe	26
Figura 4	– Abundância relativa das principais OTUs nas crostas (CBS), área de recuperação natural (RN), vegetação nativa (VN) e área degradada (AD) do Núcleo de desertificação de Irauçuba-CE: (C) Ordem; (D) Família.....	27
Figura 5	– Métricas de diversidade alfa analisadas nas crostas (CBS), área de recuperação natural (RN), vegetação nativa (VN) e área degradada (AD) do Núcleo de desertificação de Irauçuba-CE	28
Figura 6	– Análise de Coordenadas Principais (PCoA) comparando os grupos bacterianos nas crostas (CBS), área de recuperação natural (RN), vegetação nativa (VN) e área degradada (AD) do Núcleo de desertificação de Irauçuba-CE.....	29
Figura 7	– Diagrama de Venn, baseado no número de OTUs, comparando as amostras de crostas biológicas (CBS) com as áreas área de recuperação natural (RN), vegetação nativa (VN) e área degradada (AD) dNúcleo de desertificação de Irauçuba-CE	29

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AD Área Degradada pelo sobrepastejo

DNA Ácido Desoxirribonucleico

IA Índice de Aridez

IMA Índice Municipal de Alerta

IPECE Instituto de Pesquisa e Estratégia Econômica do Ceará

PCR Reação em Cadeia da Polimerase

pH Potencial Hidrogeniônico

QIIME (Quantitative Insights Into Microbial Ecology)

rDNA Ácido Ribonucleico Ribossomal

RN Recuperação Natural da Caatinga (exclusão de pastejo)

OTU Unidade Taxonômica Operacional

UFC Universidade Federal do Ceará

VN Vegetação Nativa da Caatinga

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	12
2	REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	14
3	HIPÓTESE	22
4	OBJETIVOS	22
5	MATERIAL E MÉTODOS.....	23
5.1	Caracterização da área	23
5.2	Local experimental e amostragem.....	23
5.3	Extração e sequenciamento de DNA das amostras	24
5.4	Processamento dos dados	25
6	RESULTADOS.....	25
7	DISCUSSÃO	30
8	CONCLUSÃO	34
	REFERÊNCIAS	35

1 INTRODUÇÃO

As crostas biológicas do solo (CBS ou biocrostas) são camadas densas que se desenvolvem na superfície do solo, sendo formadas por partículas fragmentadas pela erosão e pelo envelhecimento de vários grupos de micro-organismos. As CBS ocupam, principalmente, os milímetros superiores do solo. São constituídas, basicamente, por comunidades fotossintéticas e diazotróficas, além de algas, líquens e briófitas. As CBS ocorrem, principalmente, em domínios áridos e semiáridos de todo o globo, prolongando-se dos desertos às zonas temperadas (BELNAP; BÜDEL; LANGE, 2001). Recobrem cerca de 70% das superfícies dessas regiões, onde realizam funções fundamentais na conservação dos desertos arenosos, colaborando diretamente para o estabelecimento da composição biótica (RAANAN *et al.*, 2016).

A capacidade de realização de serviços ecossistêmicos essenciais é subestimada em ambientes de terras áridas e semiáridas devido à certas limitações desses locais. Porém, as CBS cumprem parte desse papel, colaborando para processos funcionais do ecossistema, principalmente por meio da liberação de compostos orgânicos complexos, como: aminoácidos, exopolissacarídeos e carboidratos que são importantes para a ciclagem de carbono e nitrogênio (ROSSI; DE PHILIPPIS, 2015). Por exemplo, o carbono fixado é utilizado por decompositores heterotróficos e pode ser armazenado no solo (BELNAP; WEBER; BÜDEL, 2016), enquanto o N (oriundo ou não da atmosfera) pode ser modificado por processos de mineralização em taxas distintas, dependentes da composição da comunidade de CBS (MAIER *et al.*, 2018).

As CBS beneficiam as principais propriedades da superfície do solo, como textura e porosidade (FELDE *et al.*, 2014), regulam os fluxos de água (CANTÓN *et al.*, 2020) e reduzem a erosão hídrica e eólica (CANTÓN *et al.*, 2014), promovendo uma maior atividade microbiana (DUMACK *et al.*, 2016). Além disso, as CBS podem afetar o microclima local pela modificação na superfície de reflectância (COURADEAU *et al.*, 2016), inclusive na mobilização da poeira (BELNAP *et al.*, 2014).

As CBS são estudadas e descritas em diversos ambientes do globo. Porém, são raros os trabalhos avaliando as CBS direcionados à Caatinga, bioma no qual passa por uma situação de elevada perturbação antrópica devido a criação de ovinos e caprinos e a agricultura de corte e queima (RITO *et al.*, 2017). Além disso, as características de solo, vegetação e condições climáticas locais, resultaram no surgimento de áreas suscetíveis a desertificação, o que também interfere na ecologia das comunidades microbianas locais (PEREIRA *et al.*, 2021).

O sobrepastejo torna, ao longo do tempo, os solos expostos. Essa condição é ideal para a formação de crostas, já que estas necessitam de alta incidência luminosa, além dos fatores ligados a baixas precipitações e altas temperaturas (GOMEZ *et al.*, 2011). Desta forma, o bioma Caatinga é visto como um local propício para estudos de diversidade microbiana nas CBS, pois formam comunidades altamente especializadas de crostas biológicas (BÜDEL, 2001).

Apesar de estudos iniciais apontarem os principais organismos associados as CBS, principalmente os componentes macroscópicos e mais visíveis, a estrutura das comunidades microbianas ligadas as crostas biológicas são pouco exploradas (Weber *et al.*, 2016), principalmente na Caatinga. Acredita-se que no extenso território, caracterizado por este bioma, esteja presente uma diversidade inexplorada de organismos formadores de crostas, os quais podem oferecer fomento para as pesquisas voltadas à redução dos processos de degradação no local.

Desta forma, o conhecimento da diversidade das CBS é fundamental diante da possível exploração dos seus componentes microbianos e das perspectivas em torno dos serviços ecossistêmicos fornecidos. Nesse sentido, as CBS pode atuar como indicadores dos níveis de processos de degradação e ao mesmo tempo, na regeneração natural de áreas atingidas pela atividade antrópica inadequada. Assim, o objetivo deste trabalho foi caracterizar a comunidade bacteriana associada à crosta biológica de solos do bioma Caatinga por meio do sequenciamento em larga escala do gene 16S rRNA.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 Crostas biológicas do solo (CBS)

As CBS são estruturas formadas majoritariamente por organismos como cianobactérias, fungos, algas hepáticas, líquens, associados a plantas avasculares nas camadas superficiais do solo (BELNAP; LANGE, 2003; WEBER; BÜDEL, 2016). As CBS podem ser encontradas em diversos ecossistemas, contudo, estão presentes especialmente em territórios áridos e semiáridos (BELNAP; WEBER; BÜDEL, 2016). A cobertura vegetal escassa, principalmente em territórios mais secos, favorecem aos organismos fototróficos, componentes das CBS, acesso direto à luz solar (BELNAP; LANGE, 2003; BOWKER, 2007). Nesses territórios, as CBS são apontadas como espécies pioneiras do ecossistema local, devido a colonização de solos superficiais que se assimilam as partículas do solo (BELNAP; LANGE, 2003).

O crescimento das comunidades microbianas associadas às CBS é tardio (AYUSO *et al.*, 2017). A agregação de partículas proporcionada pelos distintos exsudatos e filamentos dos organismos presentes corrobora para sua formação (BELNAP, 2001). Assim, as CBS apresentam diversas formas de caracterização, seja pelo período de desenvolvimento (BELNAP *et al.* 2008), teor de pigmentação (COURADEAU *et al.*, 2016), sua morfologia (THOMAS E DOUGILL 2007; PÓCS 2009) ou, principalmente, por seus organismos constituintes (BUDEL *et al.*, 2009). Essas caracterizações são subjetivas, contudo, auxiliam na determinação do estágio de maturidade da comunidade local.

As CBS podem alterar sua conformação a medida do tempo. Normalmente, iniciando o processo de sucessão dominadas por cianobactérias finas e relativamente coloridas, para formas mais densas, escuras e com maior abundância de organismos (CHILTON; NEILAN; ELDRIDGE, 2018). O conhecimento a respeito da sua morfologia externa é baseado apenas no tipo de crosta e na pigmentação, assim inferindo em seu nível de desenvolvimento. Contudo, a associação feita entre a composição microbiana das CBS à sua aparência externa funciona como um indicador do desenvolvimento e da saúde do ecossistema local (CASTILLO-MONROY *et al.*, 2011) ou como base para estimar os resultados de distintos estresses o qual o solo é submetido, a exemplo, as mudanças climáticas ou o sobrepastejo (BOWKER *et al.*, 2014; GARCIA-PICHEL *et al.*, 2003).

As CBS de regiões quentes são formadas, majoritariamente, pelas cianobactérias filamentosas. Contudo, a medida que se têm avançado no conhecimento sobre os seus componentes bacterianos, comumente estão sendo identificados demais filamentos relacionados a

essas camadas (DA ROCHA *et al.* 2015). Dentre esses filos, caracterizam-se Actinobacteria, Acidobacteria, Bacteroidetes e Proteobacteria (em maioria, Alphaproteobacteria). Em menor abundância são encontrados filos como Planctomycetes, Gemmatimonadetes, Chloroflexi, Verrucomicrobia e Firmicutes. Esses grupos de organismos atuam, em sua grande maioria, como oxidantes de amônio (DELGADO-BAQUERIZO *et al.*, 2016).

Além de prevenir certos processos erosivos que ocorrem no solo, as CBS atuam em diversos serviços prestados ao ecossistema, como a regulação do C e N, nos ciclos hidrológicos, na liberação de nutrientes para os vegetais superiores e fornecendo suporte a germinação de sementes (CONCOSTRINA-ZUBIRI *et al.*, 2017). Nos ecossistemas áridos e semiáridos, atuam na redução da lixiviação, minimizando as perdas de nutrientes, através do escoamento mais homogêneo da água sob o solo (BARGER *et al.*, 2006).

Recentemente, comparando a composição e diversidade de cianobactérias associadas as CBS no Brasil, Machado de Lima *et al.* (2021) demonstraram que as comunidades de cianobactérias da CBS de dois biomas (Pampa e Caatinga) apresentaram composições taxonômicas e assembleias distintas de cianobactérias. O bioma Caatinga, predominantemente semiárido, apresentou uma maior abundância de bactérias fixadoras de nitrogênio, enquanto o Pampa houve uma maior abundância de cianobactérias formadoras de CBS. Essa pesquisa indica que os diferentes fatores ambientais e de solo modulam a formação das crostas biológicas e confirma as cianobactérias como organismos onipresentes nas diversas localidades onde se formam estas camadas.

2.2 Cianobactérias e seu papel na formação de CBS

As cianobactérias são as pioneiras das comunidades de CBS, sendo uma peça chave no desenvolvimento de crostas sucessionais, pois colaboram para o estabelecimento de organismos mais desenvolvidos, como líquens ou musgos (DOJANI *et al.*, 2011). Sua capacidade de colonizar territórios áridos se deve as suas características específicas. Por exemplo, sua aptidão em excretar exopolissacarídeos (EPS) que minimizam a perda de umidade ao redor das células (ROSSI e DE PHILIPPIS, 2015) e as partículas de solo agregadas (ROSSI; MUGNAI; DE PHILIPPIS, 2018). Além disso, sua colonização está associada a adaptação ao metabolismo de sucessivos ciclos de hidratação-dessecação do solo, entrando em estado de dormência durante a seca prolongada (RAJEEV *et al.*, 2013). O seu potencial de fixar o N₂ atmosférico é outro fator preponderante para as comunidades de cianobactérias nas CBS.

Contudo, apenas as cianobactérias que possuem heterocistos são habilitadas a produzir a enzima nitrogenase e, desse modo, liberar nutrientes às para o sistema (GAMA, 2012).

As cianobactérias são pioneiras e mais resistentes, assim como cultiváveis em condições de laboratório, tornando-as representativas na indução do desenvolvimento de CBS em solos degradados (WANG *et al.* 2009). No processo de indução de uma crosta, primeiramente ocorre a seleção de uma estirpe nativa de cianobactéria, então a biomassa é produzida e inoculada em solos que se visa a recuperação (ROSSI *et al.* 2017). Alguns estudos demonstraram resultados positivos na inoculação laboratorial de cianobactérias em placas de Petri (CHAMIZO *et al.*, 2018; ROMÁN *et al.*, 2018; MUGNAI *et al.*, 2018). Quanto à inoculação de campo, ainda existem limitações para a aplicação em larga escala, visto que são necessárias grandes quantidades de biomassa bacteriana, representando um custo oneroso ao processo (PARK *et al.*, 2017).

Aumentar a escala da produção de biomassa de cianobactérias, a fim de inocular grandes áreas degradadas, é uma das etapas mais complicadas do processo. O custo dessa produção foi reduzido através do aumento crescente das temperaturas e da utilização de águas residuais como meio de enriquecimento (ROSSI *et al.*, 2017). Contudo, ainda não foi suficiente para cobrir os altos custos do processo, sendo necessário um maior investimento nessa tecnologia, para que possa ser expandida na restauração de grandes áreas.

Um dos principais custos desse processo é o meio de cultura (ACIÉN *et al.*, 2012). Estudos recentes demonstraram que o processo de inoculação da biomassa de cianobactérias, cultivada no meio MM-F, um dos mais baratos para o processo, comprovou melhorias representativas nas propriedades do solo, em testes de laboratório. Juntamente, a inoculação da bactéria *Nostoc commune* cultivada nesse meio colaborou significativamente para o processo, abrindo perspectivas para a colonização de cianobactérias em maior escala. Essa inoculação pode gerar embasamento para a produção de estirpes nativas em larga escala, objetivando a restauração de solos áridos e em processos de degradação (RONCERO-RAMOS *et al.*, 2019).

2.3 Distúrbios antrópicos e a interferência nas CBS

A intensidade e a frequência dos diversos distúrbios antrópicos causados ao ambiente contribuem diretamente para a perda de biomassa e *habitat* dos mais diversos organismos (BARLOW *et al.*, 2016). Pode-se listar as condições de incêndio; corte seletivo de madeira; caça; sobrepastejo de gado; a introdução de espécies exóticas e o ciclo regular de corte

e queima da vegetação local (agricultura de corte e queima) como distúrbios que causam um efeito de longo prazo na paisagem atingida (BARLOW, 2016; MARTORELL; PETERS, 2005). Além disso, as grandes populações colaboram para o uso intensivo dos recursos naturais, o que é comum em áreas com condições socioeconômicas instáveis, como a Caatinga. Esses ambientes possuem alta riqueza de espécies, biomassa e produtividade (JORDAN, 1983) e, frequentemente tornam-se sistemas de produção, ameaçando a biodiversidade (LAURANCE *et al.*, 2002).

De forma semelhante ao que ocorre nos solos e na vegetação, as CBS também sofrem com a exacerbada atividade humana sobre os ecossistemas. Elas são afetadas por fatores bióticos e abióticos, desde as altas temperaturas, as inconstâncias na precipitação local, os próprios fatores edáficos, assim como as alterações naturais e antrópicas (BELNAP, 2003). Unindo esses fatores degenerativos, pode-se gerar uma consequência generalizada, alterando a distribuição global das CBS (ULLMANN; BÜDEL, 2003).

Um dos principais fatores de alerta para essa alteração na geografia das CBS é a interferência humana. Ela afeta diretamente as crostas e podem gerar perdas consideráveis aos seus organismos (BELNAP, 1995; BELNAP; ELDRIDGE, 2001; MALLIN-COOPER; ELDRIDGE; DELGADO-BAQUERIZO, 2017). As atividades agrícolas para fins econômicos, como o sobrepastejo animal, o uso maquinário agrícola e até mesmo os resíduos químicos são fatores degenerativos das crostas biológicas (BELNAP; ELDRIDGE, 2001). Esses danos causados as CBS são apontados como os principais promotores da desertificação em regiões áridas e semiáridas (ELDRIDGE; LEYS, 2003; YAIR; VESTE, 2008).

As CBS cianobacterianas e seus organismos associados colaboram com quantidades significativas de carbono e nitrogênio para os solos de sequeiro, e sua perda tem potencial para atingir a fertilidade do solo a longo prazo, a diversidade do ecossistema, além da estabilidade física da superfície. Os atributos físicos do solo, os pigmentos de proteção UV, as entradas de nutrientes e a biomassa das crostas são diretamente atingidos por distúrbios físicos e a comunidade bacteriana permanece em um estado caótico pelo menos 1 ano após a perturbação. Os mecanismos subjacentes a esses distúrbios, assim como o restabelecimento de uma biocrosta estável ainda não são totalmente comprovados (KUSKE *et al.*, 2012).

A remoção das entradas primárias de nutrientes no solo realizadas pelas CBS, quando impactadas por distúrbios físicos ou respostas fisiológicas a alterações climáticas, podem apresentar efeitos gradativos sobre a erosão e os ciclos biogeoquímicos do solo que

modulam a sua nutrição, afetando o estabelecimento e o desempenho da vegetação nos ecossistemas fragilizados (KUSKE *et al.*, 2012).

2.4 O processo de desertificação na Caatinga

O processo de desertificação pode ser definido como a degradação de certos territórios relacionada às condições edafoclimáticas, tais como temperatura, precipitação, o tipo de solo, relevo local e a ação antrópica, que abrange distintas atividades de uso da terra para fins diversos (SANTOS; AQUINO, 2016).

A desertificação também pode ser associada a um parâmetro internacionalmente reconhecido, o Índice de Aridez definido por Thornthwaite (1941) para delimitação de áreas susceptíveis à desertificação, o qual é dado pela razão entre as precipitações e a evapotranspiração potencial anuais. O índice é determinado pelos seguintes valores: entre 0,05 e 0,20 é caracterizado como árido; para valores entre 0,21 e 0,50 é semiárido; entre 0,51 e 0,65 é subúmido a seco; valores acima são classificados como subúmido ou úmido (BRASIL, 2007). Esse índice é tido como um indicador adequado as áreas vulneráveis à desertificação, dado que trabalha com variáveis quantitativas (CONAMA, 2008).

As áreas susceptíveis a desertificação, encontram-se distribuídas em territórios de clima árido e semiáridos, englobando cerca de 31% da superfície terrestre e, abrigando mais de um bilhão de pessoas (MARTÍNEZ-VALDERRAMA *et al.*, 2020). No Brasil, essas áreas são encontradas na região Nordeste do país e no norte de Minas Gerais, o qual possui uma pequena porção de seu território dentro desse contexto (CGEE, 2016). A região semiárida brasileira corresponde a aproximadamente 1 milhão de quilômetros quadrados, equivalente a um quinto do território nacional (IBGE, 2017). Nessa região estão localizados os "Núcleos de Desertificação", formado pelos municípios de Gilbués (Piauí), Seridó (fronteira entre os Estados da Paraíba e do Rio Grande do Norte), Cabrobó (Pernambuco) e Irauçuba (Ceará) (BRASIL, 2002). Nesse contexto de regiões semiáridas em processo de degradação situa-se a Caatinga. A Caatinga apresenta uma vegetação arbustiva, adaptada às secas prolongadas, baixas precipitações e incidência de radiação solar elevada (MELO FILHO; SOUZA, 2006; CGEE, 2016). A degradação ocasionada pelo uso inadequado do solo é um fenômeno que se estende por diversos municípios da Caatinga, no qual se enquadra o estado do Ceará. Segundo dados do levantamento da FUNCEME (Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos) realizado em 2015, o território cearense apresentava 17.042 km² em níveis avançados de degradação e suscetibilidade à desertificação, valor correspondente a 11,45% do estado.

O município cearense de Irauçuba é um dos mais afetados por este processo, sendo inclusive classificado como “Núcleo de Desertificação”, um dos mais avançados do território brasileiro. A degradação local é advinda de diversos fatores, tais como à sua suscetibilidade a erosão; a presença dos afloramentos rochosos, solos rasos e pedregosos; a salinização dos solos e a expansão da ocupação agrícola ocorrida ao longo de muitos anos, acarretando na degradação do ambiente e na fragilidade do solo local (FUNCEME, 2015).

O Índice Municipal de Alerta (IMA), desenvolvido pelo Instituto de Pesquisa e Estratégia Econômica do Ceará (IPECE), é um parâmetro que objetiva estimar os municípios mais vulneráveis, em decorrência dos problemas relacionados às questões climatológicas, agrícolas e de assistência social. A padronização de indicadores para o cálculo do IMA, considerando-se valores de 0 a 1, apontam a menor e a maior vulnerabilidade, respectivamente. Em 2020, Irauçuba apresentou um IMA de 0,7210, sendo alocado no grupo I, representado pelos municípios mais vulneráveis às questões ambientais e sociais (IPECE, 2020).

2.5 As crostas biológicas do solo e a regeneração natural

O desenvolvimento das atividades humanas, seja para industrialização ou expansão agrícola, acabaram por modificar as paisagens naturais, transformando-as em ambientes perturbados (BOUCHARD; DOMON, 1997; GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001). Essa sucessão de alterações antrópicas interferem diretamente no ecossistema, prejudicando e interferindo nos *habitats* e na diversidade de espécies, inclusive, afetando os serviços ecossistêmicos que realizam (LÔBO *et al.*, 2011).

Quando ocorre a redução gradativa da fertilidade do solo e, conseqüentemente, do seu valor econômico, após a sua inadequada utilização para fins agrícolas, essas áreas são descartadas e tornam-se ecossistemas em regeneração natural, apresentando diferentes níveis de recuperação, dependentes do nível de dano a qual sofreram (CONNELL; SLATYER, 1977).

A medida que ocorre a regeneração natural de um determinado ecossistema, tende-se a ocorrer a sucessão de espécies em diferentes estágios (CHAZDON, 2008). Em condições ambientais secas, como a Caatinga, esse processo é influenciado por fatores como atividade do sobrepastejo e alterações no regime pluviométrico (KENNARD *et al.*, 2002). Quando a regeneração natural ocorre nesses ambientes tende a proporcionar uma conservação da diversidade local e de seus serviços ecossistêmicos.

O processo de regeneração natural é um fator de extrema importância para os ecossistemas degradados, porém quando se refere ao papel das CBS nesse âmbito, nem todos os territórios são igualmente investigados. Essa escassez de estudos aplicados subestima o conhecimento a respeito dos benefícios desse processo, já que as crostas são vistas como possíveis indicadores do nível de degradação do solo (PELLANT *et al.*, 2000).

As principais características que ligam à formação de crostas a um fator regenerativo do solo estão ancorados nos seguintes estudos e descobertas sobre estas camadas: 1. A existência dessas comunidades em determinadas áreas desérticas tornam os solos superficialmente ásperos, esse processo colabora para o acúmulo de poeira rica em nutrientes e matéria orgânica (REYNOLDS *et al.*, 2001), chamando as crostas de “mantos de fertilidade”, em territórios áridos (GARCIA-PICHEL *et al.*, 2003); 2. Aumento na produtividade das plantas, se comparado solos com crostas a solos que não possuem crostas adjacentes (HARPER; BELNAP, 2001) e 3. A estabilização dos solos de sequeiro, já que as comunidades inicialmente formadas por cianobactérias filamentosas, propiciam uma maior superfície de coesão, ligadas à sucessão de líquens e musgos que formam barreiras físicas acima e abaixo do solo, gerando uma proteção aérea e subterrânea, que minimiza significativamente os efeitos do vento (BELNAP; GILLETTE, 1997) e da erosão hídrica (GASKING; GARDNER 2001) sob o solo. Essa característica é importante, principalmente no contexto de ambientes áridos e semiáridos, visto que os solos demoram cerca de 1000 anos para a formação de poucos novos centímetros.

Outro fator ligado ao papel das CBS na regeneração de terras áridas é a eficiência de inoculação de estirpes nativas, visto que CBS coletadas em campo e depositadas em áreas degradadas, atuam como inóculo eficiente em diversos locais (ROMÁN *et al.*, 2018). Os estudos iniciais que deram margem a essas descobertas foram focados nas cianobactérias comumente encontradas nas crostas e isoladas em laboratório, como os gêneros *Microcoleus* e *Nostoc* (FAIST *et al.*, 2020). As pesquisas obtiveram resultados promissores em condições de laboratório. Contudo, em condições de campo existem maiores limitações, já que são esperados rápidos resultados, os quais não levam em consideração que o estabelecimento das crostas é um processo moroso. Além do que, as CBS devem ser coletadas intactas, se o objetivo for separar e multiplicar os indivíduos para a restauração de áreas. Desta forma, para garantir respostas positivas de restauração em grande escala ocorre uma possível degradação dos locais de coleta (FAIST *et al.*, 2020)

À medida que esses processos foram aprimorados, foram surgindo adaptações. O destaque maior está no isolamento e cultivo, em larga escala, de cianobactérias, através de isolados mistos criados e coinoculados, com as estirpes que mais se destacam nos resultados de laboratório. As coletas necessárias para esse processo tendem a gerar impactos menores, já que as quantidades necessárias são bem pequenas e as estirpes são então multiplicadas para produzir maiores quantidades de inóculo (FAIST *et al.*, 2020). O inóculo de CBS a partir de coletas de estirpes nativas pode ser um importante aliado, já que estas são adaptadas a sobrevivência no local de restauração. A expansão das crostas com o objetivo de restaurar solos, demonstra aptidão para uma evolução significativa em contraste as mudanças climáticas e processos de degradação, apesar das respostas sejam visivelmente lentas, são um componente da ciência da restauração que está crescendo rapidamente. O estudo das CBS ainda é incipiente no Brasil, tanto por meio dependentes como independentes de cultivo. Esse conhecimento é fundamental para traçarmos estratégias de recuperação de áreas degradadas no País, como aquela inseridas em regiões de clima semiárido.

3 HIPÓTESE

Crostas biológicas do bioma Caatinga são formadas, principalmente, por organismos pertencentes às cianobactérias. Amostras de solos da Caatinga podem apresentar uma comunidade bacteriana similar às das crostas.

4 OBJETIVO GERAL

Estudar a composição bacteriana de crostas biológicas de solos do bioma Caatinga inseridos no núcleo de desertificação de Irauçuba (CE).

4.1 Objetivos específicos

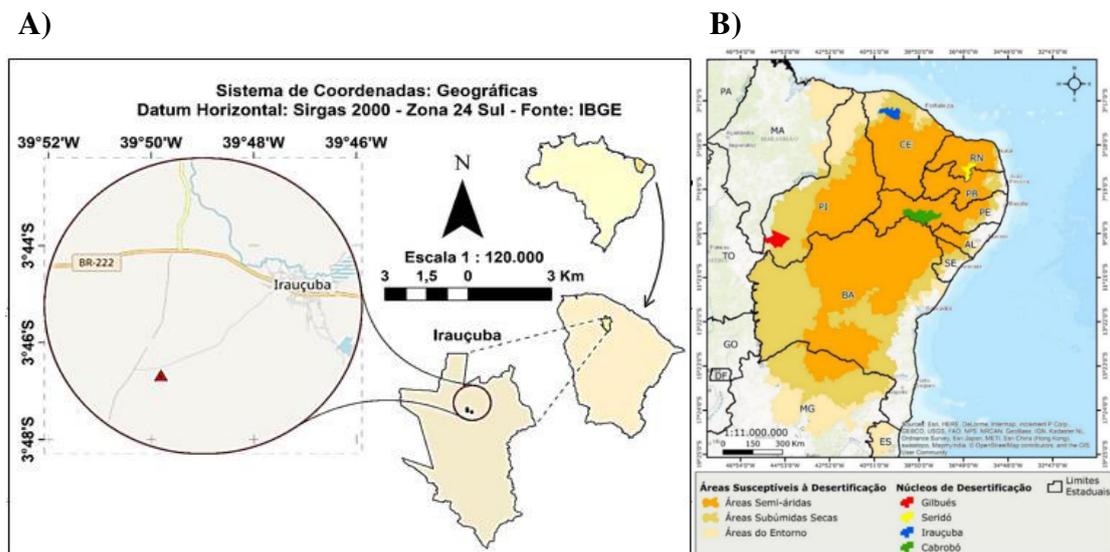
- Realizar sequenciamento do gene 16S rRNA para acessar a composição e diversidade bacteriana associados à crosta biológica do solo.
- Comparar a estrutura da comunidade bacteriana das crostas com o sequenciamento de amostras de solo em diferentes tratamentos (vegetação nativa, recuperação natural e áreas degradadas pelo sobrepastejo).

5 MATERIAL E MÉTODOS

5.1 Caracterização da área

A área de estudo escolhida foi Irauçuba, município localizado na zona norte do estado do Ceará (Figura 1A), seguindo as coordenadas geográficas $3^{\circ}44'46''\text{S}$ e $39^{\circ}47'00''\text{W}$, estando incluso em um dos mais atingidos núcleos de desertificação do Brasil (Figura 1B).

Figura 1. A) Localização geográfica dos pontos de coleta em Irauçuba (CE); B) Núcleos de Desertificação presentes no território brasileiro (SILVA, 2017).



A área é reconhecida por suas condições semiáridas e, como efeito, a precipitação anual é baixa (cerca de 540 mm anualmente), concentrando-se nos meses de janeiro a abril. Pela classificação de Köppen-Geiger, áreas como essa, com precipitações inferiores a 700 mm, são definidas pelo clima BSw'h (Tropical quente semiárido), com temperaturas médias anuais oscilando entre 26 e 28°C (IPECE, 2017). No local, destacam-se como atividades econômicas a criação de ovinos, caprinos e bovinos, além de uma agricultura de subsistência (IBGE, 2010).

5.2 Locais experimentais e amostragem

As amostras de CBS utilizadas neste experimento foram coletadas em áreas com processo avançado de degradação pelo sobrepastejo presentes no Núcleo de desertificação de Irauçuba (CE) (Figura 2).

Figura 2. Amostra de crosta biológica coletada em área degradada no Núcleo de desertificação de Irauçuba-CE.



As crostas foram coletadas no ano de 2020, durante a estação chuvosa. Além disso, foram utilizadas amostras de solos estudadas por Pereira et al. (2021), para comparar a estrutura das comunidades nestes diferentes tratamentos. Neste caso, os solos foram coletados (na profundidade de 0-20cm) nos seguintes tratamentos: I. Vegetação Nativa da Caatinga (VN), II. Área de Recuperação Natural da Caatinga (RN – exclusão de pastejo) e III. Área Degradada pelo sobrepastejo (AD) (Figura 2). Como essas amostras de solo foram coletadas em anos diferentes, ou seja, 2017 e 2018, as comparações realizadas com as crostas tiveram finalidade estritamente observacional.

Resquícios de vegetação foram retirados da superfície antes da amostragem. As amostras foram coletadas com uma espátula estéril, armazenadas em sacos plásticos estéreis, e encaminhada ao Laboratório de Ecologia Microbiana e Biotecnologia do Departamento de Biologia da Universidade Federal do Ceará (www.lembaliotech.ufc.br), para proceder as análises moleculares.

5.3 Extração e sequenciamento de DNA das amostras

O DNA total das amostras de crosta e dos solos foi extraído de 0,5 g utilizando o DNeasy® PowerLyzer® PowerSoil® Kit (Qiagen, CA, EUA), de acordo com as instruções do fabricante. O DNA extraído teve sua qualidade analisada com o Nanodrop ND Espectrofotômetro 1000 (Thermo Scientific, Waltham, MA, EUA) e certificada por eletroforese em gel de agarose a 0,8%. Para a amplificação do gene 16S rRNA, na região V4 foram utilizados o conjunto de *primers* 515F (5'-GTGCCAGCMGCCGCGGTAA-3') e 806R (5'-

GGACTACHVHHHTWTCTAAT-3') (Caporaso et al., 2011). A amplificação das amostras ocorreu em reações de: 95 ° C por 4 min, 60 ° C por 1 min, 72 ° C por 2 min, sucedido por 25 ciclos a 94 ° C durante 1 min, 60 ° C durante 1 min e 72 ° C durante 2 min.

Os produtos advindos da PCR foram purificados utilizando esferas calibradas Agencourt AMPure XP (Beckman Coulter, Brea, CA, EUA), emparelhados e sequenciados usando um Illumina MiSeq Reagent kit v2 (300 ciclos, 2 × 150 bp) em um sequenciador Illumina MiSeq (Illumina, San Diego, EUA) no Centro de Genômica e Bioinformática (CeGenBio) da Universidade Federal de Ceará, Brasil.

5.4 Processamento de dados

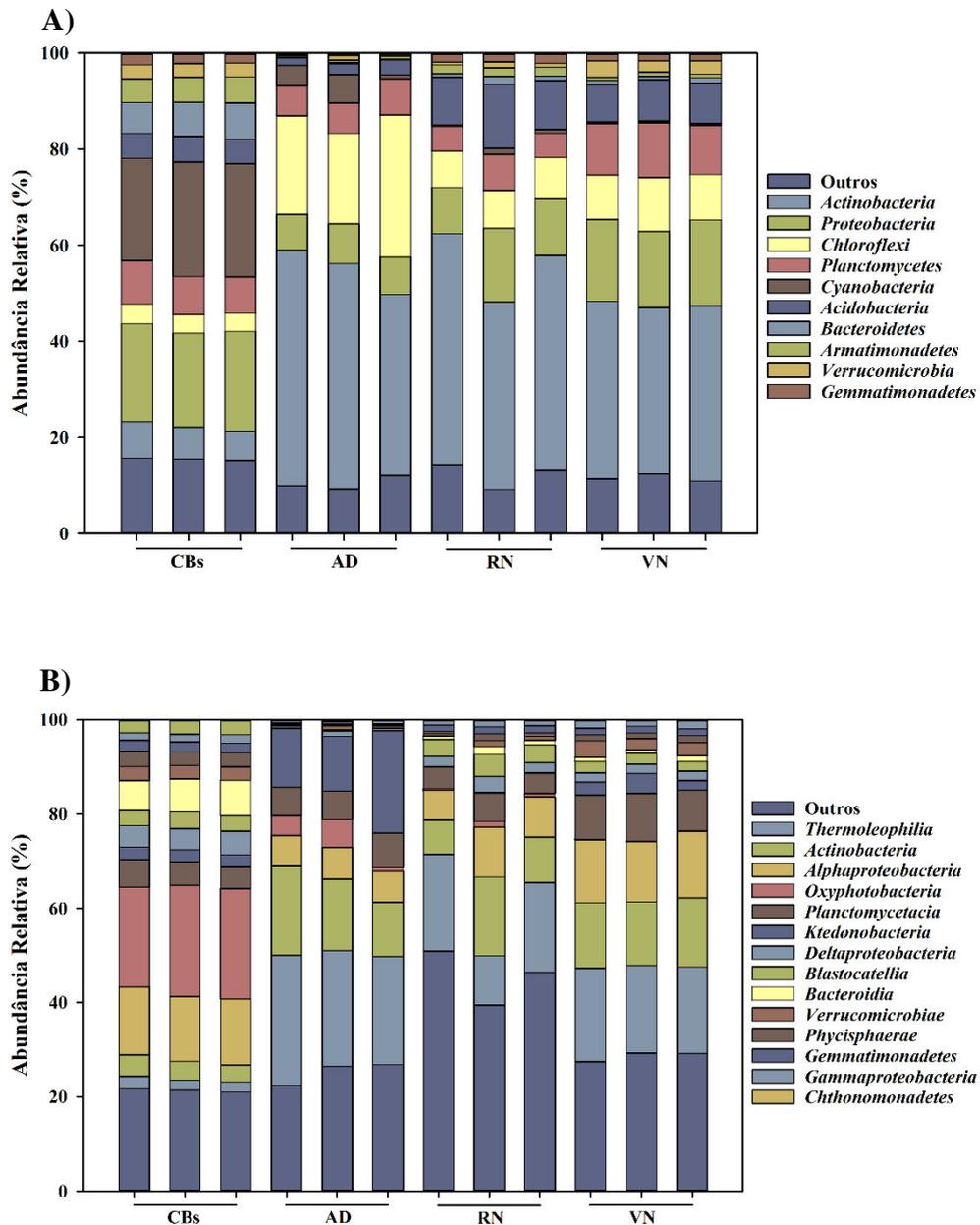
As sequências obtidas foram analisadas utilizando o QIIME (*Quantitative Insights Into Microbial Ecology*) (1.9) (Caporaso et al., 2010), seguindo as instruções disponíveis no site QIIME (qiime.org). As leituras foram filtradas por qualidade e as sequências quiméricas foram detectadas e removidas. Os arquivos foram filtrados em Unidades Taxonômicas Operacionais (OTU) usando o algoritmo Sumacust com 97% de identidade (Kopylova et al., 2014). Cada OTU foi classificada taxonomicamente com base nos banco de dados SILVA (132) (Quast et al., 2013). Além disso, foram gerados índices de riqueza (número de OTUs), diversidade e abundância relativa a partir das sequências obtidas.

6 RESULTADOS

6.1 Composição geral da comunidade bacteriana

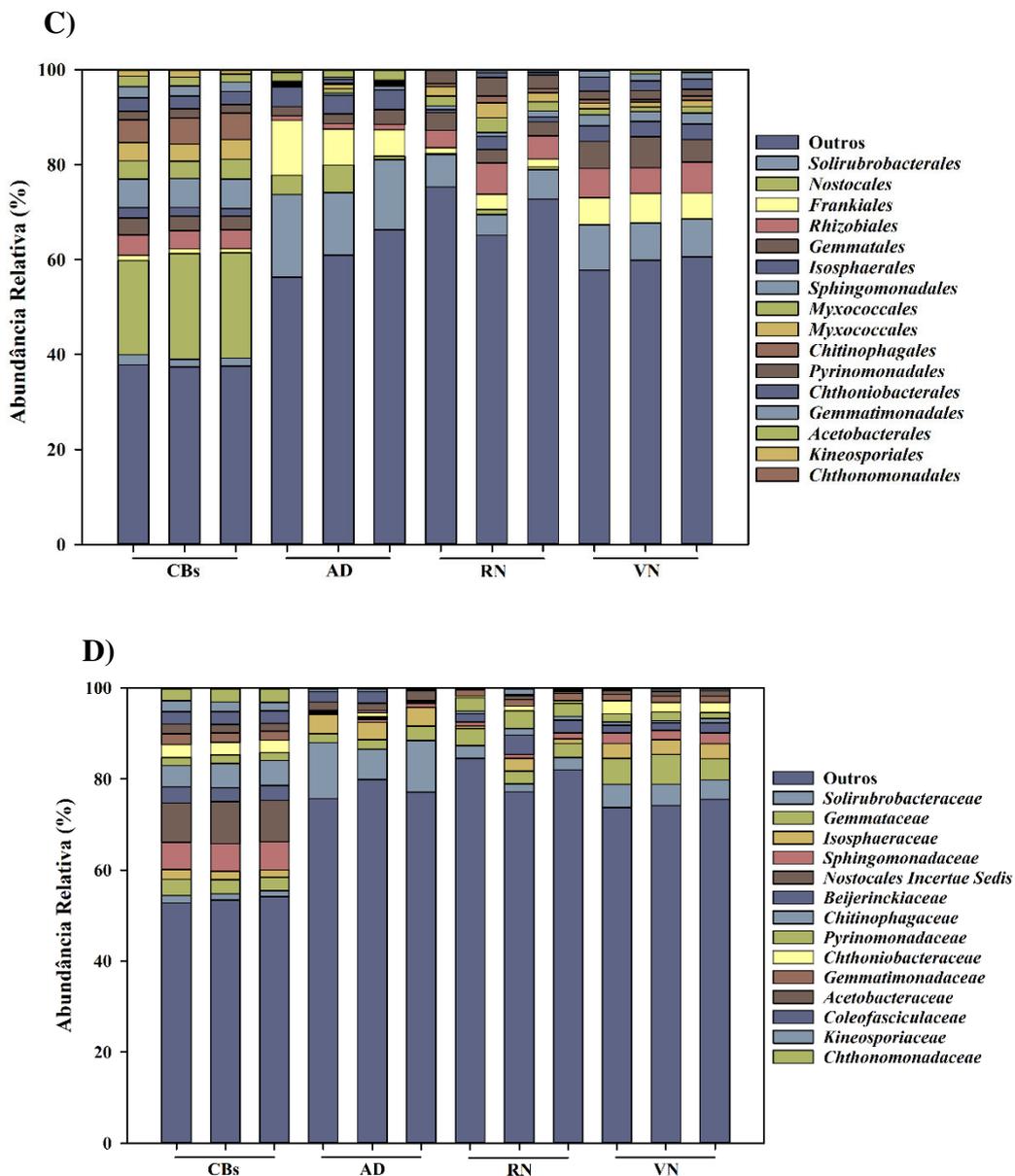
As OTUs oriundas das crostas foram atribuídas a 38 filos, 91 classes, 225 ordens, 428 famílias e 879 gêneros bacterianos. Aproximadamente 10% das sequências não foram classificadas e/ou são desconhecidas. Dentre os 38 filos bacterianos identificados, os mais abundantes foram Cyanobacteria (24%), Proteobacteria (20,34%), Planctomycetes (8,34%) e Bacteroidetes (7%). A composição bacteriana da crosta mostrou-se diferente daquela encontrada nas amostras de solo. Por exemplo, o filo Actinobacteria foi mais abundante no solo que na crosta, independente da área comparada. Além disso, houve uma menor abundância de Cyanobacteria nos diferentes tratamentos de solo (VN, RN e AD) quando comparado a CBS (Figura 3-A).

Figura 3. Abundância relativa das principais OTUs nas crostas (CBS), área de recuperação natural (RN), vegetação nativa (VN) e área degradada (AD) do Núcleo de desertificação de Irauçuba-CE: (A) Filo e (B) Classe.



Quanto às classes e as ordens dominantes nas crostas, destacaram-se as Oxyphotobacteria (Nostocales), Alphaproteobacteria (Sphingomonadales e Rhizobiales), Planctomycetacia (Gemmatales e Isosphaerales), Bacteroidia (Chitinophagales), Deltaproteobacteria (Myxococcales), além de Actinobacteria (Solirubrobacterales). (Figura 3-B e Figura 4-C).

Figura 4. Abundância relativa das principais OTUs nas crostas (CBS), área de recuperação natural (RN), vegetação nativa (VN) e área degradada (AD) do Núcleo de desertificação de Irauçuba-CE: (C) Ordem; (D) Família.



A classe Oxyphotobacteria apresentou maior abundância nas crostas (22,67%). Já a classe Alphaproteobacteria (14%), comumente encontrada nas crostas, apresentou similaridade em abundância com as amostras de vegetação nativa (13,34%). A ordem Nostocales apontou alta abundância nas crostas (21,34%). Para os três tratamentos de solo, destaca-se a classe Thermoleophilia (25,34%) e a ordem Solirubrobacterales (15%), principalmente no solos de área degradada (Figura 3-B e Figura 4-C).

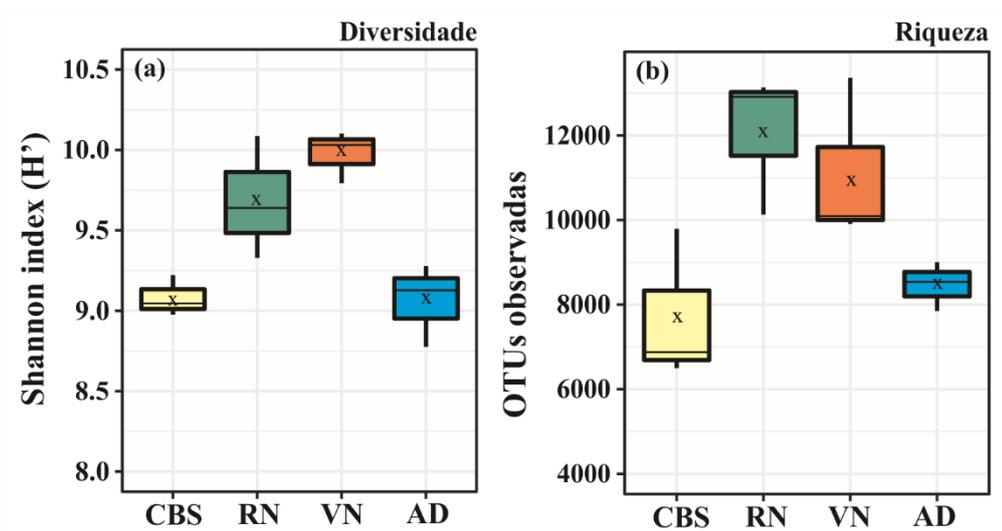
Dentre as OTUs representantes das famílias bacterianas, destaca-se Nostocales Incertae Sedis, a qual foi tida como a mais abundante na crosta à nível de família (9%). Além

disso, a família Sphingomonadaceae apresentou a segunda maior abundância relativa no tratamento de crosta. A família Solirubrobacteraceae, apresentou maior abundância relativa na área degradada (22,67%), enquanto Gemmataceae foi maior no tratamento de vegetação nativa (6%).

6.2 Padrão de diversidade alfa

As áreas de vegetação nativa e recuperação natural apresentaram os maiores índices de diversidade e riqueza de espécies. Por outro lado, as amostras de crosta e a área degradada apresentaram a menor diversidade e riqueza, não diferindo entre si (Figura 5).

Figura 5. Métricas de diversidade alfa analisadas nas crostas (CBS), área de recuperação natural (RN), vegetação nativa (VN) e área degradada (AD) do Núcleo de desertificação de Irauçuba-CE.



6.3 Padrão de diversidade beta

Um análise de Coordenadas Principais (Weighted-UniFrac) foi utilizada para visualizar a distribuição de grupos bacterianos dentro dos tratamentos estudados. Houve uma clara distinção dos grupos bacterianos presentes na crosta quando comparados com as demais áreas, ou seja, VN, RN e AD (Figura 6).

6.4 OTUs exclusivas e compartilhadas

O diagrama de Venn comparou o número de OTUs exclusivas e compartilhadas entre as amostras, contrastando as CBS com os demais tratamentos (VN, RN e AD). De forma geral, em torno de ~30% das OTUs eram compartilhadas entre áreas (solo) e as CBS. Porém, houve maior compartilhamento entre as amostras de crosta e da área degradada (38,6%) (Figura 7).

Figura 6. Análise de Coordenadas Principais (PCoA) comparando os grupos bacterianos nas crostas (CBS), área de recuperação natural (RN), vegetação nativa (VN) e área degradada (AD) do Núcleo de desertificação de Irauçuba-CE.

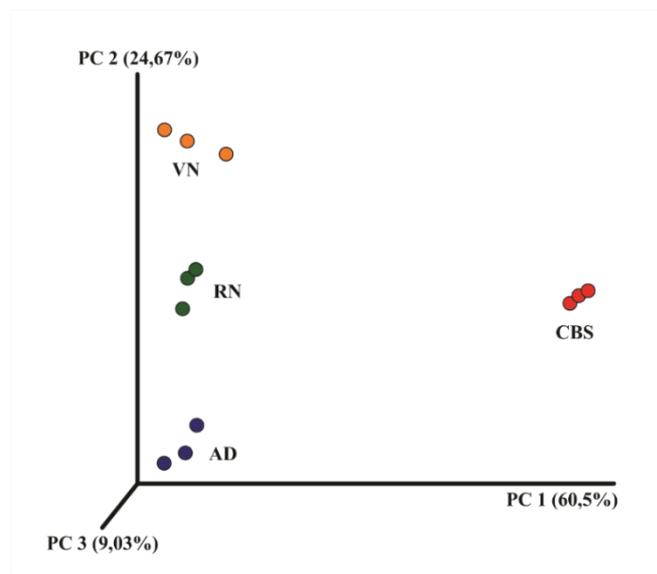
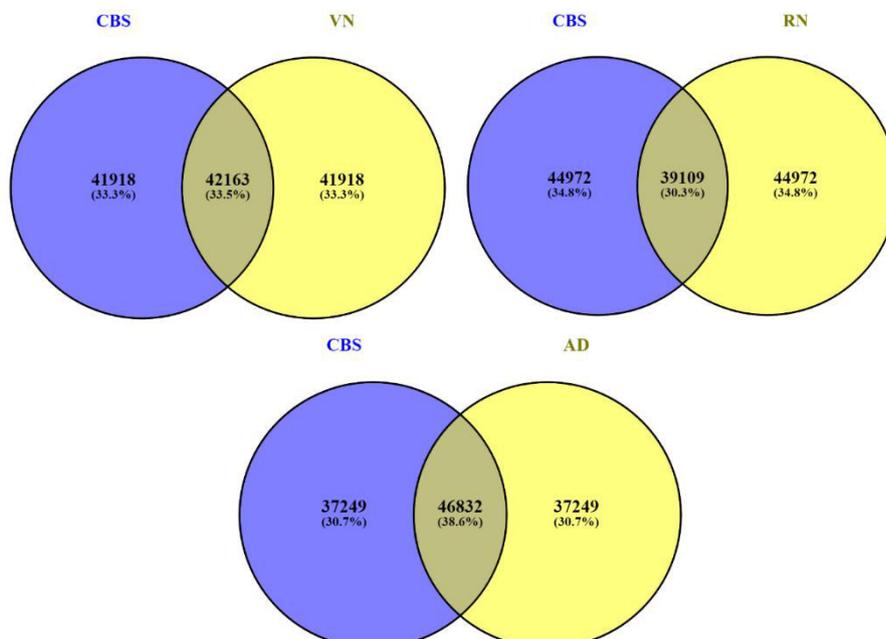


Figura 7. Diagrama de Venn, baseado no número de OTUs, comparando as amostras de crostas biológicas (CBS) com as áreas área de recuperação natural (RN), vegetação nativa (VN) e área degradada (AD) dNúcleo de desertificação de Irauçuba-CE.



7. DISCUSSÃO

A degradação do solo por processos naturais ou antrópicos é uma problemática mundial, principalmente em regiões de clima árido e semiárido. As crostas biológicas do solo desenvolvem-se, predominantemente, nesses ambientes. Formadas pela união organizada de partículas de solo e uma comunidade bacteriana ativa, as CBS prestam inúmeros serviços ecossistêmicos. Porém, a composição microbiana dessas estruturas são pouco estudadas, principalmente nas condições do semiárido brasileiro. Desta forma, buscamos entender a composição bacteriana de CBS presentes no núcleo de desertificação de Irauçuba (CE), o qual é considerado o mais afetado pelo processo de degradação no País.

Os filos bacterianos mais abundantes foram Cyanobacteria, Proteobacteria, Planctomycetes e Bacteroidetes. Outros trabalhos, em distintas localidades do mundo, encontraram resultados semelhantes, com predominância dos filos Proteobacteria, Actinobacteria, Cyanobacteria, Acidobacteria e Bacteroidetes em áreas áridas e semiáridas (LIU *et al.*, 2017; MIRALLES *et al.*, 2020). Esses filos também são comumente encontrados no solo (DELGADO-BAQUERIZO *et al.*, 2018), o que demonstra que a montagem do microbioma das crostas é dependente do equilíbrio biológico existente no solo adjacente ao seu desenvolvimento.

Em solos da Caatinga, houve a prevalência dos filos Actinobacteria e Proteobacteria, os quais estavam relacionados, principalmente, com a decomposição de compostos orgânicos para a ciclagem dos nutrientes nos solos (GOULART, 2013) e com o funcionamento dos ciclos do nitrogênio, carbono e do enxofre (KERSTERS *et al.*, 2006; COELHO-SOUZA *et al.*, 2015). As CBS demonstraram maior abundância do filo Cyanobacteria, corroborando com estudos de abundância dos organismos em CBS realizados no bioma Caatinga. A composição taxonômica encontrada na Caatinga demonstra a presença de cianobactérias homocito-filamentosas, cianobactérias heterocíticas e cianobactérias unicelulares. A relação positiva das CBS na Caatinga com a presença de cianobactérias comuns às CBS escuras, evidenciam a relevância dessas comunidades na formação de um sistema apto a abrigar organismos maiores (MACHADO DE LIMA *et al.*, 2021).

As cianobactérias formadoras de crostas prevalecem em solos áridos e, diante das condições favoráveis, formam populações semelhantes às aquelas em sistemas aquáticos (FUHRMAN, 2009). Mesmo com a alta abundância de cianobactérias nas nossas amostras e da distribuição supostamente mundial do gênero, nenhuma OTU foi atribuída ao gênero *Microcoleus*. Esse gênero é de fundamental importância nesses estudos, pois algumas espécies,

como *Microcoleus vaginatus*, geralmente são identificadas como cianobactérias primárias nas CBS, principalmente nos estágios iniciais de estudos realizados na América do Norte (GARCIA-PICHEL *et al.*, 2003).

A classe Oxyphotobacteria apresentou alta abundância nas amostras de crostas deste estudo. A classe Oxyphotobacteria é positivamente relacionada à aridez e à produtividade líquida acima do solo, o que explica sua alta abundância em pastagens secas de ambientes hiperáridos e áridos (GROTE *et al.*, 2010; WANG *et al.*, 2013). Nestes ambientes, a predominância de Oxyphotobacteria associa-se à sua capacidade de produzir pigmentos de bainha de proteção e de fixar o C e N, considerada uma importante vantagem ecológica (CANO-DÍAZ *et al.*, 2020). A dominância positiva da classe também é associada ao pH do solo, fator que molda a distribuição global da classe, tendo preferência por solos neutros a alcalinos (CANO-DÍAZ *et al.*, 2020).

A ordem Nostocales apresentou alta abundância nas crostas. Esta ordem possui organismos com capacidade de fixar o N₂ atmosférico (ROSENRETER *et al.*, 2016) e indicam estágios avançados de colonização em CBS (MAIER *et al.*, 2016). Nesse estágio de colonização, a crosta passa a ser chamada de escura e possui taxas de mineralização mais significantes, em comparação com as crostas claras (BARGER *et al.*, 2013). Além disso, a classe Alphaproteobacteria encontrada nas crostas, também possui organismos fixadores de N₂ no solo, o que propicia a melhoria da fertilidade edáfica (PISA *et al.*, 2011) e a degradação de contaminantes como os hidrocarbonetos alifáticos e aromáticos (MILITON *et al.*, 2010; AN *et al.*, 2013), relevantes para a biorremediação dos ecossistemas contaminados por poluentes.

A classe Thermoleophilia, abundante nos solos degradados, apresenta espécies que realizam uma importante função na ciclagem geoquímica (ALMEIDA *et al.*, 2013; JI *et al.*, 2017; LI *et al.*, 2018). Os membros da ordem Solirubrobacterales são identificados, principalmente, em amostras de solo. Atualmente, as espécies já identificadas desta ordem são, em maioria, mesofílicas e alguns psicrotolerantes (SUZUKI; WHITMAN, 2015).

Assim, a estrutura de comunidade bacteriana das CBS pode ser uma característica peculiar diante de solos oligotróficos áridos e semiáridos para a rápida absorção de nutrientes e resposta a eventos de molhamento infrequentes. A baixa resiliência pode explicar como diferentes cianobactérias podem colonizar e dominar os primeiros centímetros das superfícies nuas e iniciar a formação de biocrosta ou estar relacionado a estratégias adaptativas para lidar com condições extremas (RONCERO-RAMOS *et al.*, 2020).

A baixa diversidade de Shannon e riqueza de espécies encontradas nas crostas refletem o estado de degradação existente no local, o que também tem sido registrado em

algumas áreas desertificadas distribuídas por todo o globo (RONCERO-RAMOS *et al.*, 2020). Esses parâmetros podem melhorar à medida que a atividade antrópica é reduzida ou encerrada, como a adoção de práticas como a exclusão de pastejo, que pode recuperar a diversidade bacteriana do solo (PEREIRA *et al.*, 2021).

O índice de diversidade de Shannon é uma relação entre as medidas de abundância e riqueza, a diferença registrada neste estudo pode ter sido evidenciada mais pela elevada variedade de espécies do que pelo número de indivíduos. A maior abundância de cianobactérias nas crostas, em comparação com o solo, pode ter ocorrido pelo fato de que esses organismos fotossintetizantes sejam encontrados diretamente na superfície do solo, que se forma nos centímetros iniciais. Em profundidades de coleta um pouco maiores, a abundância dos organismos não é tão favorecida por condições ligadas à incidência solar em profundidade, além de fatores ligados às propriedades químicas do solo (MIRALLES *et al.*, 2020). É necessário aprofundar os estudos relacionados ao papel fisiológico das crostas na formação de um microhabitat com condições favoráveis ao desenvolvimento de organismos pioneiros que influenciem à formação de uma comunidade bacteriana mais diversa, já que o efeito das CBS nas propriedades químicas e nas comunidades bacterianas esteja sendo reduzido pelos processos de degradação do solo.

A estrutura bacteriana das CBS do bioma Caatinga diferem dos distintos tipos de tratamentos comparados (VN, RN e AD), mesmo estando dentro do mesmo território. Essas diferenças, provavelmente, foram impulsionadas pelas condições do solo local, pelo processo de sucessão das crostas, pela profundidade da amostragem e, possivelmente até mesmo pelas variáveis climáticas, como temperatura e pH do solo, que diferem das crostas. Além da própria heterogeneidade na composição taxonômica existente entre os tratamentos, houve pequenas alterações na microbiota de cada tratamento. A diversidade beta pode indicar que os processos de formação e a degradação antrópica, em alguns dos tratamentos, podem gerar perda ou substituição de espécies.

A riqueza de OTUs compartilhadas foi maior quando comparadas as amostras de CBS e a área degradada. Isto significa que a riqueza destas comunidades bacterianas apresentam semelhanças, apesar da abundância demonstrar-se distinta entre os tratamentos. Houve similaridade entre as amostras de crosta e da área degradada, esse resultado era esperado, já que as crostas foram coletadas na respectiva área. O que pode evidenciar que a quantidade de espécies compartilhadas entre as amostras, pode expandir a seleção e consequente multiplicação de estirpes nativas de cianobactérias, ampliando o material de produção,

reduzindo os impactos sobre as crostas intactas do solo e produzindo maiores fontes de inóculo para a recuperação de áreas degradadas. Porém, essas as diferenças podem ter sido provocadas por um efeito temporal, visto que as amostras de crostas e de solos foram coletados em anos diferentes, o que impossibilita uma comparação mais robusta.

Os trabalhos com crostas biológicas do solo são baseados nas investigações a respeito do seu papel ecológico na regeneração e recuperação de áreas degradadas pelas mudanças climáticas e atividades antrópicas. O principal intuito é tornar essas investigações mais consistentes, identificando quem são os organismos que compõem essas comunidades, através de estudos aprofundados nas mais diversas regiões, gerando uma rede de relações entre as condições ambientais dos diferentes territórios e as similaridades entre os organismos. Além disso, é fundamental identificar os estágios de desenvolvimento de CBS, que são um importante componente de avaliação da sua contribuição para paisagens áridas e semiáridas.

A descoberta da composição da comunidade das CBS, por análises não dependentes de cultivo é uma das principais perspectivas em relação à ecologia microbiana dessas comunidades e já vem apresentando resultados positivos no monitoramento das comunidades que podem tornar-se inóculo para a regeneração natural de solos degradados. Além disso, podem fornecer bases para uma comparação entre as comunidades originais coletadas em campo e os resultados de multiplicação em laboratório, que correspondam geneticamente às populações de campo alvo. Apesar do nível de especialização dessa técnica ser significativo, o processamento de dados é um importante aliado nessas pesquisas. Um outro campo em expansão nesse estudo, são as técnicas de sensoriamento remoto multiespectral e hiperespectral, buscando identificar e caracterizar a composição da CBS, já que a maioria dos organismos que compõem as CBS são, opticamente ativos, através da produção de pigmentos como clorofilas a e b, carotenoides e ficobilinas (WEBER *et al.*, 2008; LEHNERT *et al.*, 2018).

Uma das nossas principais perspectivas atuais é voltada à identificação de estirpes nativas produtoras e quais poderiam ser os fatores ambientais que influenciam essas estruturas bióticas e a produção quanto aos organismos capacitados. Esses dados serão capazes de aliar os conhecimentos e facilitar as pesquisas em torno da exploração do perfil funcional dessas comunidades e utilizá-los na recuperação de áreas por meio de aplicações biotecnológicas.

8. CONCLUSÃO

Nosso estudo demonstrou a composição molecular de CBS em áreas desertificadas do município de Irauçuba-CE. Houve uma abundância superior de Cyanobacteria e Proteobacteria em comparação com os demais filos identificados. As classes com maior abundância foram Oxyphotobacteria e Alphaproteobacteria, pertencentes aos filos Cyanobacteria e Proteobacteria, respectivamente. A ordem Nostocales apresentou uma abundância superior, em relação as demais. A nível de família, Nostocales Incertae Sedis apresentou a maior abundância. Nosso estudo destaca os principais organismos identificados através do sequenciamento do gene 16 rRNA, além disso, buscamos compreender as relações entre a abundância e respectivas funções ecológicas que esses organismos desempenham nas CBS.

Para os índices de riqueza e diversidade, as crostas demonstram um valor inferior aos demais tratamentos (exceto para área degradada), evidenciando a influência das condições ambientais e atividade antrópica sobre sua estabilidade. Além disso, as amostras de CBS apresentaram alto compartilhamento de OTUs com áreas degradadas da Caatinga, sugerindo a participação desses solos na formação das comunidades bacteriana associadas à CBS.

Enfatiza-se a necessidade de estudos aprofundados dessas comunidades na Caatinga, principalmente para o encontro de estirpes nativas produtoras e os fatores que influenciam a estabilização desses organismos capacitados, sendo a base para futuras investigações de sucessão ecológica, fluxos de nutrientes e dinâmicas de solo, que poderão atuar no processo de regeneração natural dessas áreas. Essas descobertas também irão auxiliar os gestores de terras que poderão utilizar as CBS como indicadores de saúde e função do ecossistema. Por último, defende-se a importância da preservação ambiental da Caatinga, que tem sofrido com o processo de desertificação, influenciado pelas atividades antrópicas e, que afetam diretamente as crostas e suas funções.

REFERÊNCIAS

- ACIÉN, F. G. *et al.* Production cost of a real microalgae production plant and strategies to reduce it. **Biotechnology Advances**, v. 30, n. 6, p. 1344–1353, 2012.
- ALMEIDA, *et al.* Quantitative proteomic analysis of ibuprofen-degrading *Patulibacter* sp. strain I11. **Biodegradation** 24, 615–630, 2013.
- Atlas das Áreas Suscetíveis à Desertificação do Brasil. **Ministerio do Meio Ambiente**, 2007. Disponível em: <http://repiica.iica.int/docs/B3826p/B3826p.pdf>. Acesso em: 25 de janeiro de 2021.
- AYUSO, *et al.* Microbial nursery production of high-quality biological soil crust biomass for restoration of degraded dryland soils. **Applied and Environmental Microbiology** 83, 2017.
- BARGER, *et al.* Denitrification from nitrogen-fixing biologically crusted soils in a cool desert environment, southeast Utah, USA. **Ecol. Process.** n. 2, 1–9, 2013.
- BARLOW, J. *et al.* Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. **Nature**, v. 535, n. 7610, p. 144–147, 29 jul. 2016.
- BELNAP, J. Comparative Structure of Physical and Biological Soil Crusts. In: **Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management**. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2001. p. 177–191.
- BELNAP, J. Recovery Rates Of cryptobiotic Crusts: inoculant use and assessment. **The Great Basin Naturalist**, v. 53, n. 1, p. 89–95, 1982.
- BELNAP, J. Surface Disturbances: Their Role in Accelerating Desertification. In: **Desertification in Developed Countries**. Dordrecht: Springer Netherlands, 1995. p. 39–57.
- BELNAP, J. *et al.* Biological Soil Crusts: Ecology and Management. Denver, Colorado: USDI-BLM US Department of the Interior, Bureau of Land Management, **National Science and Technology Center**, 2001.
- BELNAP, J. *et al.* Visually assessing the level of development and soil surface stability of cyanobacterially dominated biological soil crusts. **Journal of Arid Environments**, v. 72, n. 7, p. 1257–1264, 2008.
- BELNAP, J.; ELDRIDGE, D. Disturbance and Recovery of Biological Soil Crusts. In: **Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management**. Berlin, Heidelberg: Springer, Berlin, Heidelberg, 2001. p. 363–383.
- BELNAP, J.; GILLETTE, D. A. Disturbance of biological soil crusts: Impacts on potential wind erodibility of sandy desert soils in Southeastern Utah. **Land Degradation and Development**, v. 8, n. 4, p. 355–362, 1997.
- BELNAP, J.; WEBER, B.; BÜDEL, B. **Biological Soil Crusts as an Organizing Principle in Drylands**. In: **Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands**. Cham: Springer, Cham, 2016. p. 3–13.
- BELNAP, J.; LANGE, O. L. **Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management**. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2003. v. 150.

BOWKER, M. A. Biological Soil Crust Rehabilitation in Theory and Practice: An Underexploited Opportunity. **Restoration Ecology**, v. 15, n. 1, p. 13–23, 2007.

BOWKER, M. A. et al. Biological soil crusts (biocrusts) as a model system in community, landscape and ecosystem ecology. **Biodiversity and Conservation**, v. 23, n. 7, p. 1619–1637, 2014.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. Atlas das áreas susceptíveis à desertificação do Brasil. Organizador do texto: Marcos Oliveira Santana. Brasília, 2007. 134p.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente - Secretaria de Recursos hídricos. Avaliação das águas do Brasil. Brasília, DF, p.86, 2002.

BÜDEL, B. Biological Soil Crusts of South America. In: Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management. Berlin, Heidelberg: Springer, Berlin, Heidelberg, 2001. p. 51– 55.

BÜDEL, B. et al. Southern african biological soil crusts are ubiquitous and highly diverse in drylands, being restricted by rainfall frequency. **Microbial Ecology**, v. 57, n. 2, p. 229–247, 2009.

CANO-DÍAZ, C. *et al.* Contrasting environmental preferences of photosynthetic and non-photosynthetic soil cyanobacteria across the globe. **Global Ecology and Biogeography**, v. 29, n. 11, p. 2025–2038, 2020.

CANTÓN, Y. *et al.* Dynamics of organic carbon losses by water erosion after biocrust removal. **Journal of Hydrology and Hydromechanics**, v. 62, n. 4, p. 258–268, 2014.

CANTÓN, Y. *et al.* Water regulation in cyanobacterial biocrusts from drylands: Negative impacts of anthropogenic disturbance. **Water (Switzerland)**, v. 12, n. 3, 2020.

CASTILLO-MONROY, A. P. et al. Relationships between biological soil crusts, bacterial diversity and abundance, and ecosystem functioning: Insights from a semi-arid Mediterranean environment. **Journal of Vegetation Science**, v. 22, n. 1, p. 165–174, 2011.

CENTRO DE GESTÃO E ESTUDOS ESTRATÉGICOS (CGEE). **Desertificação, degradação da terra e secas no Brasil**. Brasília, DF, p.252, 2016

CHAMIZO S, MUGNAI G, ROSSI F, CERTINI G, DE PHILIPPIS R. Cyanobacteria inoculation improves soil stability and fertility on different textured soils: Gaining insights for applicability in soil restoration. **Front Env Sci** 6:49, 2018.

CHILTON, A. M.; NEILAN, B. A.; ELDRIDGE, D. J. Biocrust morphology is linked to marked differences in microbial community composition. **Plant and Soil**, v. 429, n. 1–2, p. 65–75, 2018.

COELHO-SOUZA, *et al.* Bacterial and archaeal communities variability associated with upwelling and anthropogenic pressures in the protection area of Arraial do Cabo (Cabo Frio Region - RJ), Rio de Janeiro. **Anais Academia Brasileira de Ciências** v. 87, n. 3, p. 1737–1750, 2015. Disponível em: https://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0001-37652015000401737. Acesso: 13 de fev. 2021.

CONSELHO NACIONAL DO MEIO AMBIENTE. Resoluções do Conama: resoluções vigentes publicadas entre julho de 1984 e novembro de 2008 – 2. ed. / **Conselho Nacional do**

- Meio Ambiente.** – Brasília: Conama, 2008. 928 p. Disponível em: <http://www.bionconsultoria.com/publicacoes/legislacao%20federal/Legislacao%20vigente%20CONAMA%20de%20jul-1984%20ate%20nov-2008.pdf>. Acesso em: 10 jan. 2021.
- COURADEAU, E. *et al.* Bacteria increase arid-land soil surface temperature through the production of sunscreens. **Nature Communications**, v. 7, p. 1–7, 2016.
- DA ROCHA, U. N. *et al.* Isolation of a significant fraction of non-phototroph diversity from a desert biological soil crust. **Frontiers in Microbiology**, v. 6, n. MAR, p. 1–14, 2015.
- DELGADO-BAQUERIZO, M. *et al.* Bacteria Found in Soil. **Science**, v. 325, n. February, p. 320–325, 2018.
- DELGADO-BAQUERIZO, M. *et al.* Microsite differentiation drives the abundance of soil ammonia oxidizing bacteria along aridity gradients. **Frontiers in Microbiology**, v. 7, n. APR, p. 1–11, 2016.
- DOJANI, S. *et al.* Rapid succession of Biological Soil Crusts after experimental disturbance in the Succulent Karoo, South Africa. **Applied Soil Ecology**, v. 48, n. 3, p. 263–269, 2011.
- DUMACK *et al.* Estimated abundance and diversity of heterotrophic protists in South African biocrusts. **South African Journal of Science**, v. Volume 112, n. Number 7/8, 2016.
- ELDRIDGE, D. J.; LEYS, J. F. Exploring some relationships between biological soil crusts, soil aggregation and wind erosion. **Journal of Arid Environments**, v. 53, n. 4, p. 457–466, 2003.
- FAIST, A. *et al.* Operational manual for biocrust restoration in Drylands. p. 37, 2020.
- FELDE, V. J. M. N. L. *et al.* Soil microstructure as an under-explored feature of biological soil crust hydrological properties: Case study from the NW Negev Desert. **Biodiversity and Conservation**, v. 23, n. 7, p. 1687–1708, 2014.
- FUNCEME. Disponível em: <http://www.funceme.br/areas/17-mapastem%3%A1ticos/542-%3ADndice-de-aridez-para-o-cear%3%A1/>. Acesso em: 19 de janeiro 2021.
- FUNCEME. Zoneamento ecológico-econômico das áreas susceptíveis à desertificação do núcleo I – Irauçuba/Centro-Norte. Fortaleza: Expressão Gráfica e Editora, 2015.
- GAMA, W. A. J. **Cianobactérias unicelulares e coloniais de ambientes de áreas da Mata Atlântica no estado de São Paulo, Brasil.** [s.l.] Secretaria de estado e meio ambiente, São Paulo, 2012.
- GARCIA-PICHEL, F. *et al.* Small-Scale Vertical Distribution of Bacterial Biomass and Diversity in Biological Soil Crusts from Arid Lands in the Colorado Plateau. **Microbial Ecology**, v. 46, n. 3, p. 312–321, 2003.
- GOULART, KARLA CRISTINA STROPA. Perfil metagenômico de solo sob cultivo de cana-de-açúcar com perspectivas na produção de bioenergia. 2013. 101 f. Tese (Doutorado em Microbiologia Agropecuária). - Campus de Jaboticabal, **Universidade Estadual Paulista, São Paulo**, 2013.

GROTE, *et al.* Carbon exchange in biological soil crust communities under differential temperatures and soil water contents: implications for global change. **Global Change Biology**, 16, 2763–2774, 2010.

HARPER, K. T.; BELNAP, J. The influence of biological soil crusts on mineral uptake by associated vascular plants. **Journal of Arid Environments**, v. 47, n. 3, p. 347–357, 2001.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA (IBGE). **Censo Brasileiro de 2010**. Rio de Janeiro: IBGE, 2010.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA (IBGE). Áreas Especiais: Cadastro de Municípios localizados na Região Semiárida do Brasil. Disponível em: <<https://ww2.ibge.gov.br/home/geociencias/geografia/semiario.shtm?c=4>>. Acesso em: 15 de fev. 2021.

Instituto de Pesquisa e Estratégia Econômica do Ceará – IPECE 2020. Índice Municipal de Alerta / Instituto de Pesquisa e Estratégia Econômica do Ceará (IPECE) / Fortaleza – Ceará: **IPECE**, 2020.

Ji, *et al.* Atmospheric trace gases support primary production in Antarctic desert surface soil. **Nature** 552, 400–403, 2017.

JORDAN, C. F. Productivity of tropical rain forest ecosystems and the implications for their use as future wood and energy sources. In: GOLLEY, F. B. (Ed.). **Ecosystems of the world**. Amsterdam: Elsevier. Amsterdam, 1983. p. 117–136.

KERSTERS, *et al.* Introduction to the Proteobacteria. The Prokaryotes. 3. ed. vol. 5. New York: **Springer**, cap. 1, p. 3-37, 2006.

KUSKE, C. R. *et al.* Response and resilience of soil biocrust bacterial communities to chronic physical disturbance in arid shrublands. **ISME Journal**, v. 6, n. 4, p. 886–897, 2012.

LAURANCE, W. F. *et al.* Ecosystem Decay of Amazonian Forest Fragments: a 22-Year Investigation. **Conservation Biology**, v. 16, n. 3, p. 605–618, 1 jun. 2002.

LEHNERT, L. W. *et al.* Estimating net photosynthesis of biological soil crusts in the atacama using hyperspectral remote sensing. **Remote Sensing**, v. 10, n. 6, p. 1–17, 2018.

LI, *et al.* The chemodiversity of paddy soil dissolved organic matter correlates with microbial community at continental scales. **Microbiome** 6:187, 2018.

LIU, Y.R., DELGADO-BAQUERIZO, M., TRIVEDI, P., HE, J.Z., WANG, J.T., SINGH, B.K. Identity of biocrust species and microbial communities drive the response of soil multifunctionality to simulated global change. **Soil Biol. Biochem.** 107, 208–217, 2017.

MACHADO DE LIMA, N. M. *et al.* Biocrust cyanobacterial composition, diversity, and environmental drivers in two contrasting climatic regions in Brazil. **Geoderma**, v. 386, n. September 2020, 2021.

MAIER, *et al.* Bacteria and non-lichenized fungi within biological soil crusts. In: WEBER, B., BÜDEL, B., BELNAP, J. (Eds.), **Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands**. Springer, Switzerland, pp. 81–100, 2016.

MAIER, S. *et al.* Photoautotrophic organisms control microbial abundance, diversity, and physiology in different types of biological soil crusts. **ISME Journal**, v. 12, n. 4, p. 1032–1046,

2018.

MALLEN-COOPER, M.; ELDRIDGE, D. J.; DELGADO-BAQUERIZO, M. Livestock grazing and aridity reduce the functional diversity of biocrusts. **Plant and Soil**, p. 1–11, 26 ago. 2017.

MARTÍNEZ-VALDERRAMA, J., GUIRADO, E. & MAESTRE, F.T. Desertifying deserts. **Nat Sustain** **3**, 572–575, 2020.

MARTORELL, C.; PETERS, E. M. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. **Biological Conservation**, v. 124, n. 2, p. 199–207, jul. 2005.

MELO FILHO, J. F.; SOUZA, A. L. V. O. O manejo e a conservação do solo no Semiárido baiano: desafios para a sustentabilidade. Salvador. **Bahia Agrícola**, v. 7, n. 3. 2006. p. 50-60.

MILITON, C.; BOUCHER, D.; VACHELARD, C.; PERCHET, G.; BARRA, V.; TROQUET, J.; PEYRETAILLADE, E.; PEYRET, P. Bacterial community changes during bioremediation of aliphatic hydrocarbon-contaminated soil. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 74, n. 3, p. 669-681, 2010.

MIRALLES, I. et al. Effect of biocrusts on bacterial community composition at different soil depths in Mediterranean semi-arid ecosystems. **Science of the Total Environment**, v. 733, p. 138613, 2020.

PELLANT, M. et al. **Interpreting indicators of rangeland health**. DENVER, CO: Department of the Interior, 2000.

PEREIRA, A. *et al.* Grazing exclusion regulates bacterial community in highly degraded semiarid soils from the Brazilian Caatinga biome Study site. n. January, p. 1–16, 2021.

PISA, et al. Diversity of 16S rRNA genes from bacteria of sugarcane rhizosphere soil. **Braz J Med Biol Res**, v. 44, n. 12, p. 1215-1221, 2011.

PARK, C. H. et al. Rapid development of cyanobacterial crust in the field for combating desertification. **PLoS ONE**, v. 12, n. 6, p. 1–20, 2017.

PÓCS, T. Cyanobacterial crust types, as strategies for survival in extreme habitats. **Acta Botanica Hungarica**, v. 51, n. 1–2, p. 147–178, 2009.

RAANAN, H. *et al.* Three-dimensional structure and cyanobacterial activity within a desert biological soil crust. **Environmental Microbiology**, v. 18, n. 2, p. 372–383, 2016.

RAJEEV, L. *et al.* Dynamic cyanobacterial response to hydration and dehydration in a desert biological soil crust. **ISME Journal**, v. 7, n. 11, p. 2178–2191, 2013.

REYLDIS, R. *et al.* Aeolian dust in Colorado Plateau soils: Nutrient inputs and recent change in source. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 98, n. 13, p. 7123–7127, 2001.

ROMÁN et al. Restoring soil functions by means of cyanobacteria inoculation: importance of soil conditions and species selection. **Land Degrad. DEV**, v. 9, n. 9, p. 3184-3193, 2018.

RONCERO-RAMOS, B. *et al.* Production of a biocrust-cyanobacteria strain (*Nostoc commune*) for large-scale restoration of dryland soils. **Journal of Applied Phycology**, v. 31,

n. 4, p. 2217–2230, 2019.

RONCERO-RAMOS, B. *et al.* Land degradation effects on composition of pioneering soil communities: An alternative successional sequence for dryland cyanobacterial biocrusts. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 146, n. April, 2020.

ROSENTRETER, *et al.* Biological Soil Crusts: an Organizing Principle in Drylands. **Springer, Switzerland**, pp. 121–139, 2016.

ROSSI *et al.* Cyanobacterial inoculation (cyanobacterisation): perspectives for the development of a standardized multifunctional technology for soil fertilization and desertification reversal. **Earth-Sci Rev** 171:28–43, 2017.

ROSSI, F.; DE PHILIPPIS, R. Role of cyanobacterial exopolysaccharides in phototrophic biofilms and in complex microbial mats. **Life**, v. 5, n. 2, p. 1218–1238, 2015.

ROSSI, F.; MUGNAI, G.; DE PHILIPPIS, R. Complex role of the polymeric matrix in biological soil crusts. **Plant and Soil**, v. 429, n. 1–2, p. 19–34, 2018.

SANTOS, F. A.; AQUINO, C. M. S. Estimativa da erodibilidade dos solos em área suscetível à desertificação, no estado do Piauí: o caso dos municípios de Castelo do Piauí e Juazeiro do Piauí. **Revista GeoPantanal**, v. 10, n. 19, p. 101–111, 2016.

SUZUKI, K; WHITMAN WB. Thermoleophilia class. nov., p 1–4. **Bergey's manual of systematics of Archaea and Bacteria**. John Wiley & Sons, Ltd., Chichester, UK, 2015.

THOMAS, A. D.; DOUGILL, A. J. Spatial and temporal distribution of cyanobacterial soil crusts in the Kalahari: Implications for soil surface properties. **Geomorphology**, v. 85, n. 1–2, p. 17–29, 2007.

ULLMANN, I.; BÜDEL, B. Ecological Determinants of Species Composition of Biological Soil Crusts on a Landscape Scale. In: **Biological soil crusts: structure, function, and management**. Berlin, Heidelberg: Springer, Berlin, Heidelberg, 2003. p. 203–213.

WANG *et al.* Feasibility of cyanobacterial inoculation for biological soil crusts formation in desert area. **Soil Biol Biochem**, 41:926–929, 2009.

WANG, *et al.* Physiological responses of soil crust-forming cyanobacteria to diurnal temperature variation. **Journal of Basic Microbiology**, 53, 72–80, 2013.

WEBER, B. *et al.* A new approach for mapping of Biological Soil Crusts in semidesert areas with hyperspectral imagery. **Remote Sensing of Environment**, v. 112, n. 5, p. 2187–2201, 2008.

WEBER, B.; BÜDEL, B.; BELNAP, J. **Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands**. Cham: Springer International Publishing, 2016. v. 226