



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

FERNANDO GOUVEIA CAVALCANTE

**INFLUÊNCIA DAS CONDIÇÕES BIÓTICAS E ABIÓTICAS LOCAIS E DA MUDANÇA
NO USO DO SOLO SOBRE A DINÂMICA POPULACIONAL DE GRUPOS
BACTERIANOS CULTIVÁVEIS E SUA RELAÇÃO COM OS CICLOS
BIOGEOQUÍMICOS**

FORTALEZA

2022

FERNANDO GOUVEIA CAVALCANTE

INFLUÊNCIA DAS CONDIÇÕES BIÓTICAS E ABIÓTICAS LOCAIS E DA MUDANÇA NO
USO DO SOLO SOBRE A DINÂMICA POPULACIONAL DE GRUPOS BACTERIANOS
CULTIVÁVEIS E SUA RELAÇÃO COM OS CICLOS BIOGEOQUÍMICOS

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como parte dos requisitos para obtenção do grau de Doutor em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais. Linha de pesquisa: Ecologia e Recursos Naturais.

Orientadora: Prof^ª. Dra. Suzana Cláudia Silveira Martins.

Co-orientadora: Prof^ª. Dra. Claudia Miranda Martins.

FORTALEZA

2022

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)

- C364i Cavalcante, Fernando Gouveia.
Influência das condições bióticas e abióticas locais e da mudança no uso do solo sobre a dinâmica populacional de grupos bacterianos cultiváveis e sua relação com os ciclos biogeoquímicos / Fernando Gouveia Cavalcante. – 2022.
194 f. : il. color.
- Tese (doutorado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2022.
Orientação: Profa. Dra. Suzana Cláudia Silveira Martins.
Coorientação: Profa. Dra. Claudia Miranda Martins.
1. pH do solo. 2. Microrganismos. 3. Ciclos biogeoquímicos. 4. Degradação do solo. 5. Microbiota do solo. I. Título.
-

CDD 577

FERNANDO GOUVEIA CAVALCANTE

INFLUÊNCIA DAS CONDIÇÕES BIÓTICAS E ABIÓTICAS LOCAIS E DA MUDANÇA NO
USO DO SOLO SOBRE A DINÂMICA POPULACIONAL DE GRUPOS BACTERIANOS
CULTIVÁVEIS E SUA RELAÇÃO COM OS CICLOS BIOGEOQUÍMICOS

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como parte dos requisitos para obtenção do grau de Doutor em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais. Linha de pesquisa: Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em: 29/09/2022.

BANCA EXAMINADORA

Prof^ª. Dra. Suzana Cláudia Silveira Martins (Orientadora)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof^ª Dra. Oscarina Viana de Sousa
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof^ª. Dra. Francisca Gleire Rodrigues de Menezes
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Dr. Wardsson Lustrino Borges
EMBRAPA Agroindústria Tropical

Prof^ª. Dra. Kelly de Araújo Rodrigues Pessoa
Instituto Federal do Ceará (IFCE)

Se eu fui capaz de chegar até aqui, foi graças à minha mãe e aos meus irmãos, que sempre me incentivaram a dedicar aos estudos e estiveram sempre ao meu lado. A vocês, minha eterna gratidão!

AGRADECIMENTOS

À Deus primeiramente e aos meus mentores espirituais que não me deixaram perder a fé nos momentos mais difíceis que passei ao longo dessa jornada.

À minha mãe por ter sido a pessoa que incentivou e apoiou os meus estudos e esteve sempre presente e disposta a ajudar em todas as circunstâncias da minha vida.

Ao meu irmão gêmeo Ticiano pelo companheirismo inabalável e por me suportar e me compreender durante esse período.

Ao meu irmão Marcelo por me proporcionar momentos de alegria e descontração com os carnavais e micaretas que ajudaram muito a suavizar a dureza dessa vida.

À minha orientadora Suzana Cláudia Martins pela tranquilidade e boa relação durante essa caminhada, pelos grandes ensinamentos, pela paciência e pelo exemplo de pessoa que é e serviu de referência para mim.

À minha coorientadora Claudia Martins, por ter sido a pessoa que me apresentou a microbiologia o qual até hoje tenho grande apreço. Você também é um grande exemplo de vida para mim.

À Dra. Juliani Barbosa que foi a primeira pessoa que conheci na vida acadêmica e até hoje temos uma grande amizade. Obrigado pela amizade, por ter ouvido minhas lamentações ao longo dessa caminhada e ser a minha melhor amiga.

Aos membros do Laboratório de Microbiologia Ambiental (LAMAB) especialmente meus colegas de pós-graduação Leonardo Bandeira, Andro Dantas, Prof^a. Karoline Ramos, Mayara Cunha e Valéria pela amizade e pelo esforço em manter a equipe sempre unida.

Aos estudantes de graduação que me ajudaram nessa jornada de forma direta e indireta.

Aos membros do Laboratório de Microbiologia Ambiental e do Pescado (LAMAP) por sempre estarem dispostos a ajudar.

À professora Francisca Soares de Araújo pelo apoio e incentivo à pesquisa.

À UFC, PPGERN e CNPq pela oportunidade de realizar esse trabalho.

À CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pela concessão da bolsa de estudos (Código de Financiamento 001).

À todos que de alguma forma ajudaram e colaboraram com esse trabalho. Muito obrigado!

Desistir... eu já pensei seriamente nisso, mas nunca me levei realmente a sério; é que tem mais chão nos meus olhos do que o cansaço nas minhas pernas, mais esperança nos meus passos, do que tristeza nos meus ombros, mais estrada no meu coração do que medo na minha cabeça. (Geraldo Eustáquio de Souza, 1989).

RESUMO

A degradação do solo é o resultado da soma de fatores geológicos, climáticos, biológicos e humanos que levam à redução do seu potencial físico, químico e biológico colocando em risco a biodiversidade e à sobrevivência da humanidade. A mudança no uso da terra é uma ameaça para a conservação ambiental, pois causa a degradação do solo afetando suas funções e serviços ecossistêmicos. A ciclagem biogeoquímica está intimamente associada aos microrganismos dos quais se destacam os grupos funcionais e as actinobactérias, porém esses são suscetíveis aos distúrbios que afetam o solo. O objetivo desse trabalho foi investigar como as condições bióticas e abióticas locais e a mudança no uso do solo afetam a dinâmica populacional de grupos funcionais bacterianos e actinobactérias em escala regional e a relação de cada grupo com os teores de carbono (C), nitrogênio (N) e fósforo (P). Esse estudo contemplou quatro localidades com características ambientais distintas: Aiuaba; Sete Cidades; Ubajara 1 e Ubajara 2. As classes de uso do solo foram estabelecidas com base no estado sucessional da vegetação nativa e atividade agrícola. Amostras de solo foram analisadas quanto aos parâmetros químicos. A quantificação dos grupos bacterianos cultiváveis foi realizada pelo método de contagem de viáveis em placa. Os dados foram submetidos à MANOVA e análise de regressão linear relacionando as abundâncias com os teores de C, N e P do solo. Análises de redundância e de componentes principais foram utilizadas para identificar quais fatores mais influenciam a dinâmica populacional bacteriana em escala local e regional respectivamente. Os resultados obtidos mostraram que na escala regional as condições locais apresentam maior efeito sobre a variância dos grupos bacterianos do que a mudança no uso do solo e o pH foi o fator com maior influência sobre as abundâncias bacterianas. Sete Cidades foi a localidade mais negativamente afetada pelos fatores estudados. Maior interação entre abundâncias microbianas com os teores de C, N e P foi observada em Ubajara 1 e Ubajara 2 que está relacionada com a maior disponibilidade de carbono orgânico nesses locais. O nitrogênio do solo foi o elemento mais relacionado com as abundâncias bacterianas. Conclui-se que a mudança no uso da terra tem maior impacto sobre a dinâmica populacional bacteriana em ambientes com maior severidade abiótica.

Palavras-chave: pH do solo; microrganismos; ciclos biogeoquímicos; degradação do solo.

ABSTRACT

Soil degradation is the result of the sum of geological, climatic, biological and human factors that lead to the reduction of its physical, chemical and biological potential, putting biodiversity and humanity at risk. Land use change is a threat to environmental conservation, as it causes soil degradation, affecting ecosystem functions and services. Biogeochemical cycling is closely associated with microorganisms, of which functional groups and actinobacteria stand out, but these are susceptible to soil disturbances. The objective of this work was to investigate how local biotic and abiotic conditions and land use change affect the population dynamics of bacterial functional groups and actinobacteria on regional scale and their relationship with carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) contents. This study included four locations with distinct environmental characteristics: Aiuaba; Sete Cidades; Ubajara 1 and Ubajara 2. Land use classes were established based on the successional status of native vegetation and agricultural activity. Soil samples were analyzed for chemical parameters and the quantification of cultivable bacterial groups was performed by the plate viable counting method. The population dynamics was represented by the abundance of each bacterial group. The data was submitted to MANOVA and linear regression analysis relating the abundances with soil C, N and P contents. Redundancy and principal component analyzes were used to identify which factors most influence bacterial population dynamics on a local and regional scale, respectively. The results showed that on a regional scale, local conditions have a greater effect on the variance of bacterial groups than land use changes, and soil pH was the main factor influencing bacterial abundances. Sete Cidades was the location most negatively affected by the studied factors. Greater interaction between microbial abundances and C, N and P contents was observed in Ubajara 1 and Ubajara 2, which is related to the greater organic carbon availability in these locations. Soil nitrogen was the element most affected by bacterial abundances. It is concluded that land use change has a greater impact on bacterial population dynamics in environments with greater abiotic severity.

Keywords: soil pH; microorganisms; biogeochemical cycles; land degradation.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL.....	11
2	CAPÍTULO 1: GRUPOS FUNCIONAIS DO SOLO: COMUNIDADES MICROBIANAS ESPECIALIZADAS NA CICLAGEM DE NUTRIENTES E SENSORES DE DISTÚRBIOS AMBIENTAIS.....	16
2.1	<i>Introdução.....</i>	17
2.2	<i>Desenvolvimento.....</i>	19
2.2.1	<i>Qualidade do solo e seus atributos.....</i>	19
2.2.2	<i>Microbiota do solo: funções e serviços ecossistêmicos.....</i>	22
2.2.3	<i>Microbiota do solo e distúrbios antropogênicos.....</i>	25
2.2.4	<i>Microbiota do solo e fatores ambientais.....</i>	27
2.2.5	<i>Grupos funcionais microbianos.....</i>	29
2.2.6	<i>Grupos funcionais relacionados ao ciclo do carbono.....</i>	31
2.2.7	<i>Grupos funcionais relacionados com o ciclo do fósforo e ferro.....</i>	36
2.2.8	<i>Grupos funcionais relacionados com o ciclo do nitrogênio.....</i>	38
2.2.9	<i>Actinobactérias.....</i>	43
2.3	<i>Considerações finais.....</i>	44
3	CAPÍTULO 2: INFLUÊNCIA DAS CONDIÇÕES BIÓTICAS E ABIÓTICAS LOCAIS E DA MUDANÇA NO USO DO SOLO SOBRE A DINÂMICA POPULACIONAL DE GRUPOS BACTERIANOS CULTIVÁVEIS E SUA RELAÇÃO COM OS CICLOS BIOGEOQUÍMICOS.....	63
3.1	<i>Introdução.....</i>	64
3.2	<i>Material e métodos.....</i>	66
3.2.1	<i>Local de estudo.....</i>	66
3.2.2	<i>Amostragem.....</i>	68
3.2.3	<i>Análises química e microbiológica do solo.....</i>	69
3.2.4	<i>Análise dos dados.....</i>	70
3.3	<i>Resultados.....</i>	71
3.3.1	<i>Dispersão multivariada dos parâmetros químicos do solo.....</i>	71
3.3.2	<i>Abundância dos grupos bacterianos entre as localidades.....</i>	72
3.3.3	<i>Relação da abundância dos grupos com os teores de C, N e P.....</i>	85

3.3.4	<i>Análise de redundância (RDA)</i>	89
3.3.5	<i>Análise de componentes principais</i>	93
3.4	Discussão	94
3.5	Conclusão	106
4	CAPÍTULO 3: RELAÇÕES ENTRE A ABUNDÂNCIA DE GRUPOS BACTERIANOS CULTIVÁVEIS E TEORES DE C, N E P EM SOLOS SOBRE DIFERENTES USOS NO CERRADO PIAUIENSE	121
4.1	Introdução	122
4.2	Material e métodos	124
4.2.1	<i>Local de estudo</i>	123
4.2.2	<i>Amostragem</i>	125
4.2.3	<i>Análises química e microbiológica do solo</i>	126
4.2.4	<i>Análise dos dados</i>	127
4.3	Resultados	128
4.3.1	<i>Área protegida e conservada</i>	129
4.3.2	<i>Área secundária</i>	131
4.3.3	<i>Área de cultivo agrícola</i>	135
4.4	Discussão	138
4.5	Conclusão	145
	REFERÊNCIAS	153
	APÊNDICE A – LISTA DAS PARCELAS AMOSTRAIS, COORDENADAS GEOGRÁFICAS, LOCAIS DE COLETA E CLASSES DE USO DO SOLO	184
	APÊNDICE B – LOCALIDADES, TIPOS DE CULTURA NAS PARCELAS AGRÍCOLAS, E BIOMA DAS MATAS NATIVAS	185
	APÊNDICE C – DESCRIÇÃO DAS CLASSES DE USO DO SOLO	186
	APÊNDICE D – TABELA COM AS MÉDIAS DAS ABUNDÂNCIAS BACTERIANAS E PARÂMETROS QUÍMICOS DO SOLO POR CLASSES DE USO ENTRE AS LOCALIDADES	187

APÊNDICE E – MATRIZ DOS COEFICIENTES ANGULARES DAS ANÁLISES DE REGRESSÃO LINEAR CONTEMPLANDO AS CLASSES DE USO DO SOLO, OS GRUPOS BACTERIANOS E AS QUATRO LOCALIDADES ESTUDADAS.....	188
ANEXO A – MAPA DE LOCALIZAÇÃO DA ESTAÇÃO ECOLÓGICA DE AIUABA E REGIÃO DE ENTORNO.....	189
ANEXO B – MAPA DO DELINEAMENTO AMOSTRAL REALIZADO NA ESTAÇÃO ECOLÓGICA DE AIUABA E ZONA DE ENTORNO.....	190
ANEXO C – MAPA DE LOCALIZAÇÃO DO PARQUE NACIONAL DE SETE CIDADES E REGIÃO DE ENTORNO.....	191
ANEXO D – MAPA DO DELINEAMENTO AMOSTRAL NO PARQUE NACIONAL DE SETE CIDADES E REGIÃO DE ENTORNO.....	192
ANEXO E – MAPA DE LOCALIZAÇÃO DO PARQUE NACIONAL DE UBAJARA E REGIÃO DE ENTORNO.....	193
ANEXO F – MAPA DO DELINEAMENTO AMOSTRAL DO PARQUE NACIONAL DE UBAJARA E ZONA DE ENTORNO.....	194

1. INTRODUÇÃO GERAL

O homem e a natureza formam um sistema em interação. Os recursos naturais, a biodiversidade e os serviços ecossistêmicos fornecidos pela natureza servem de base para o nosso sistema socioeconômico. A conversão dos ecossistemas naturais em terras agrícolas e áreas urbanas são uma ameaça para a conservação ambiental, pois causam mudanças nos ecossistemas resultando em declínios generalizados da biodiversidade e conseqüentemente reduzindo os benefícios que os humanos podem receber da natureza (CHAGNON et al., 2015; VENTER et al. 2016; CHAUDHARY; KASTNER 2016; MORAES et al. 2017).

O uso da terra e as mudanças climáticas estão entre as principais ameaças que a biodiversidade enfrenta que frequentemente resultam na degradação do solo. As áreas em que se preveem os efeitos negativos de ambas as pressões estão concentradas em regiões de pastagens tropicais e savanas (VENTER et al. 2016; NEWBOLD 2018). O uso de terras agrícolas para atender às demandas de uma crescente população e a produção de biocombustíveis são fatores mais significativos para a degradação do solo (MORAES et al. 2017; NENDEL et al., 2018; MARQUES et al. 2019).

O Brasil é um país com elevada extensão territorial e que abriga uma ampla diversidade biológica tornando-se uma prioridade de conservação. Apresenta grandes áreas de vegetação remanescente em uma variedade de ecossistemas que inclui florestas tropicais, florestas decíduas, pântanos, savanas e pastagens (SOARES-FILHO et al. 2014). As florestas tropicais estão sobre grave ameaça de desmatamento para agricultura e a pressão da atividade humana sobre esses ecossistemas naturais tem-se mostrado acentuada (VENTER et al. 2016).

Grande parte da biodiversidade dentro dos ecossistemas terrestres encontra-se no solo e está associada aos microrganismos, que são importantes para a ciclagem de nutrientes (WAGG et al., 2014; BREVIK et al., 2011; BENDER et al., 2016). As comunidades microbianas são o grupo de organismos mais diversificado e dominante do solo. Dessa forma, compreender sua estrutura, diversidade e padrão de resposta aos distúrbios, são fundamentais para proteger e gerenciar o funcionamento do solo e dos ecossistemas (SINGH et al., 2014).

Os microrganismos são regulados pelas propriedades do solo e pela comunidade vegetal. Variações na estrutura da microbiota podem ser explicada por fatores abióticos como clima, pH e propriedades físicas e químicas do solo e por fatores bióticos, como a composição

florística (FIERER et al., 2012; VRIES et al., 2012; CARVALHAIS et al., 2013; LANGE et al., 2014).

Os microrganismos do solo respondem a variações ambientais que potencialmente alteram a estrutura populacional dessas comunidades comprometendo suas funções (KRAUSE et al., 2014). Devido a sua elevada diversidade, esses microrganismos são classificados de formas variadas que contemplam características taxonômicas, metabólicas e ecológicas (TORSVIK; OVREAS, 2002).

Os grupos funcionais são guildas microbianas classificadas com base na sua função ecológica da ciclagem biogeoquímica (ZAK et al. 1994; MARINARI et al. 2013; ESCALAS et al. 2019). Nesse contexto, estudar esses grupos é uma forma de avaliar a funcionalidade do solo principalmente com relação à ciclagem de nutrientes. Vários estudos mostram que esses grupos são vulneráveis a distúrbios antropogênicos e ambientais que alteram a sua dinâmica populacional no solo podendo potencialmente comprometer suas funções (SILVA et al., 2020; DIMOVA et al., 2020; GUOYONG et al., 2020; ZHENG et al., 2021; YAN et al., 2022).

As actinobactérias são um filo de bactérias dominantes no solo conhecidas pela sua diversidade metabólica e pela capacidade de produção de enzimas hidrolíticas extracelulares, atuando ativamente nos processos de decomposição e mineralização da matéria orgânica do solo (LACOMBE-HARVEY et al., 2018; HUI et al., 2021).

A conversão de terra pode ter um impacto particular nas propriedades do solo que depende de fatores como: a forma com o qual a floresta foi devastada; a duração e intensidade das práticas agropastoris subsequentes e as condições abióticas locais. Esses fatores influenciam a intensidade da erosão do solo, absorção de nutrientes, degradação física e biológica dos solos (RAMESH et al., 2019; LUETZENBURG et al., 2020).

Nesse sentido, estudar o impacto das mudanças no uso da terra sobre a dinâmica populacional dos grupos microbianos em condições bióticas e abióticas distintas pode fornecer informações sobre qual configuração pode ser mais vulnerável a essas mudanças permitindo a elaboração de estratégias de manejo que possam prevenir ou reverter a degradação do solo. Isso é ainda mais importante quando se trata de ambientes semiáridos que são naturalmente desfavoráveis a produção agrícola resultando em maior grau de degradação dos mesmos (AYANGBENRO; BABALOLA, 2021).

Essa tese foi elaborada com o objetivo de investigar as seguintes lacunas científicas: como a mudança no uso do solo e a variação local das condições bióticas e abióticas influenciam a dinâmica populacional de grupos funcionais bacterianos e actinobactérias? Qual fator exerce maior efeito considerando a escala regional? Como a combinação desses fatores pode afetar a relação dos grupos bacterianos com os ciclos biogeoquímicos?

A partir disso têm-se as seguintes hipóteses: (1) a maior severidade abiótica local intensifica os efeitos da mudança no uso do solo provocando maior impacto sobre a dinâmica populacional dos grupos bacterianos (2) as condições bióticas e abióticas locais tem maior efeito sobre a dinâmica populacional, uma vez que os impactos da mudança no uso do solo variam em função das condições locais (3) maior severidade abiótica e intensidade de uso resultam em menor abundância dos grupos bacterianos (4) menor abundância dos grupos bacterianos compromete a sua participação nos ciclos biogeoquímicos.

O objetivo desse trabalho foi investigar como a mudança no uso do solo e a variação local das condições bióticas e abióticas influenciam a abundância de bactérias celulolíticas, amilolíticas, diazotróficas de vida livre, solubilizadoras de fosfato e actinobactérias, determinar qual fator exerce maior efeito na escala regional, como a combinação desses fatores pode influenciar a relação das abundâncias microbianas com os teores de carbono, nitrogênio e fósforo do solo, determinar qual grupo bacteriano é mais afetado e qual tem maior potencial em contribuir com a biogeoquímica.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AYANGBENRO, A. S.; BABALOLA, O. O. Reclamation of arid and semi-arid soils: The role of plant growth-promoting archaea and bacteria. *Current Plant Biology*, v. 25, p. 100173, 2021.

BENDER, S. F., WAGG, C., VAN DER HEIJDEN, M. G. An underground revolution: biodiversity and soil ecological engineering for agricultural sustainability. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 31, n. 6, p. 440-452, 2016.

BREVIK, E. C. et al. The interdisciplinary nature of SOIL. **Soil**, v. 1, n. 1, p. 117, 2011.

CARVALHAIS, L. C. et al. Linking plant nutritional status to plant-microbe interactions. **PLoS one**, v. 8, n. 7, e68555, 2013.

CHAGNON, M. et al. Risks of large-scale use of systemic insecticides to ecosystem functioning and services. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 22, n. 1, p. 119-134, 2015.

CHAUDHARY, A.; KASTNER, T. Land use biodiversity impacts embodied in international food trade. **Global Environmental Change**, v. 38, p. 195-204, 2016.

DIMOVA, M. I.; YAMBORKO, N. A.; IUTYNSKA, G. O. Hexachlorobenzene effect on microbiocenoses of different soil types. **Mikrobiolohichniy Zhurnal**, v. 82, n. 4, p. 13-22, 2020.

ESCALAS, A. et al. Microbial functional diversity: From concepts to applications. **Ecology and Evolution**, v. 9, n. 20, p. 12000-12016, 2019.

FIERER, N. et al. Cross-biome metagenomic analyses of soil microbial communities and their functional attributes. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 109, n. 52, p. 21390-21395, 2012.

GUOYONG, Y. A. N. et al. Long-time precipitation reduction and nitrogen deposition increase alter soil nitrogen dynamic by influencing soil bacterial communities and functional groups. **Pedosphere**, v. 30, n. 3, p. 363-377, 2020.

HUI, M. L. Y. et al. The extremophilic actinobacteria: From microbes to medicine. **Antibiotics**, v. 10, n. 6, e682, 2021.

KRAUSE, S. et al. Trait-based approaches for understanding microbial biodiversity and ecosystem functioning. **Frontiers in Microbiology**, v. 5, 2014.

LACOMBE-HARVEY, M.; BRZEZINSKI, R. BEAULIEU, C. Chitinolytic functions in actinobacteria: ecology, enzymes, and evolution. **Applied Microbiology and Biotechnology**, v. 102, n. 17, p. 7219-7230, 2018.

LANGE, M. et al. Biotic and abiotic properties mediating plant diversity effects on soil microbial communities in an experimental grassland. **PloSone**, v. 9, n. 5, e96182, 2014.

LUETZENBURG, G. et al. Climate and land use change effects on soil erosion in two small agricultural catchment systems Fugnitz–Austria, Can Revull–Spain. **Science of the Total Environment**, v. 704, p. 135389, 2020.

MARINARI, S. et al. Soil development and microbial functional diversity: proposal for a methodological approach. **Geoderma**, v. 192, p. 437-445, 2013.

MARQUES, A., et al. Increasing impacts of land use on biodiversity and carbon sequestration driven by population and economic growth. **Nature Ecology & Evolution**, v. 3, n. 4, p. 628-637, 2019.

MORAES, M. C. P.; MELLO, K.; TOPPA, R. H. Protected areas and agricultural expansion: Biodiversity conservation versus economic growth in the Southeast of Brazil. **Journal of Environmental Management**, v. 188, p. 73-84, 2017.

NENDEL, C.; HU, Y.; LAKES, T. Land-use change and land degradation on the Mongolian Plateau from 1975 to 2015—A case study from Xilingol, China. **Land Degradation & Development**, v. 29, n. 6, p. 1595-1606, 2018.

NEWBOLD, T. Future effects of climate and land-use change on terrestrial vertebrate community diversity under different scenarios. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 285, n. 1881, p. 20180792, 2018.

RAMESH, T. et al. Soil organic carbon dynamics: Impact of land use changes and management practices: A review. **Advances in Agronomy**, v. 156, p. 1-107, 2019.

SILVA, J. M. et al. Microbiological Attributes of a Cohesive Yellow Latosol Under Different Land Use Systems. **Journal of Agricultural Studies**, v. 8, n. 4, p. 696-711, 2020.

SINGH, B. K. et al. Loss of microbial diversity in soils is coincident with reductions in some specialized functions. **Environmental Microbiology**, v. 16, p. 2408–2420, 2014.

SOARES-FILHO, B. et al. Cracking Brazil's forest code. **Science**, v. 344, n. 6182, p. 363-364, 2014.

TORSVIK, V., ØVREÅS, L. Microbial diversity and function in soil: from genes to ecosystems. **Current Opinion in Microbiology**, v. 5, n. 3, p. 240-245, 2002.

VENTER, O. et al. Sixteen years of change in the global terrestrial human footprint and implications for biodiversity conservation. **Nature Communications**, v. 7, n. 1, p. 1-11, 2016.

VRIES, F. T. et al. Abiotic drivers and plant traits explain landscape-scale patterns in soil microbial communities. **Ecology letters**, v. 15, n. 11, p. 1230-1239, 2012.

WAGG, C. et al. Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 111, n. 14, p. 5266-5270, 2014.

YAN, J. et al. Land use indirectly affects the cycling of multiple nutrients by altering the diazotrophic community in black soil. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, v. 102, n. 9, p. 3788-3795, 2022.

ZAK, J. C., WILLIG, M. R., MOORHEAD, D. L., WILDMAN, H. G. Functional diversity of microbial communities: a quantitative approach. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 26, n. 9, p. 1101-1108, 1994.

ZHENG, H. et al. Network analysis and subsequent culturing reveal keystone taxa involved in microbial litter decomposition dynamics. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 157, p. 108230, 2021.

2. CAPÍTULO 1: GRUPOS FUNCIONAIS DO SOLO: COMUNIDADES MICROBIANAS ESPECIALIZADAS NA CICLAGEM DE NUTRIENTES E SENSORES DE DISTÚRBIOS AMBIENTAIS.

RESUMO

O solo é um recurso não renovável que sustenta a vida na Terra, sendo responsável pela produção global de alimentos e fornecendo serviços ecossistêmicos, como produção de biomassa, descontaminação e ciclagem biogeoquímica. As práticas de manejo insustentáveis e as mudanças climáticas globais ameaçam esse recurso natural causando sua degradação. As comunidades microbianas do solo são grupos de organismos diversificados e dominantes que desempenham papéis fundamentais nas funções ecossistêmicas, incluindo a decomposição da matéria orgânica, ciclagem de nutrientes, modificação das propriedades físicas e químicas do solo e a supressão de pragas e doenças desempenhando um papel primordial na qualidade do solo. Nesse ambiente, os organismos devem se adaptar a uma série complexa de condições bióticas e abióticas, as quais podem afetar a composição das comunidades e tais alterações refletem na funcionalidade do solo. Os grupos funcionais microbianos são comunidades diretamente relacionadas com os ciclos biogeoquímicos estando envolvidos com os processos de decomposição e mineralização da matéria orgânica. Esses grupos são suscetíveis aos distúrbios antropogênicos como a mudança no uso da terra e por fatores abióticos do solo e o estudo da dinâmica funcional dessas comunidades microbianas representa uma fonte de respostas sobre as alterações na funcionalidade do solo. Vários trabalhos têm utilizado abordagens distintas para investigar como esses grupos podem responder as perturbações e vão desde as técnicas tradicionais de cultivo *in vitro*, até as técnicas mais modernas como a análise metagenômica, metaproteômica e metabolômica. O objetivo desse trabalho foi revisar quais os principais grupos funcionais presentes no solo, como os distúrbios bióticos e abióticos podem afetar essas comunidades e seu potencial como bioindicadores de qualidade do solo. A utilização desses grupos como sensores do estresse do solo e práticas de manejo, possibilita a gestão e o monitoramento de áreas de proteção, ou de uso antrópico e potencialmente podem prevenir a degradação do mesmo.

Palavras-chave: Ecologia; Uso da terra; Enzimas do solo; Bactérias; Mudanças climáticas.

2.1 *Introdução*

A diversidade biológica é a base para a manutenção dos ecossistemas e as atividades antropogênicas constituem uma ameaça, pois atuam reduzindo a diversidade desses ecossistemas (POWERS; JETS, 2019). Uma ampla gama de distúrbios antropogênicos nos ambientes naturais é reconhecida, podendo citar a atividade agrícola, extração de madeira, urbanização, consumo de recursos naturais, que combinados com uma demanda crescente pela população humana, estão continuamente colocando em risco a biodiversidade em escala global (MATUOKA et al., 2020).

As atividades humanas resultaram em mudanças climáticas que estão impactando a maior parte da vida na Terra levando a uma redução rápida e significativa da biodiversidade e seus efeitos sobre o bem-estar humano e os serviços ecossistêmicos estão cada vez mais sendo reconhecidos. Entretanto, a capacidade de prever mudanças na biodiversidade ainda permanece limitada principalmente para a microbiota do solo (CAVICCHIOLI et al., 2019).

Parte representativa da biodiversidade dentro dos ecossistemas terrestres encontra-se no solo, e os impactos sobre a diversidade e composição dos organismos no desempenho dos ecossistemas ainda é pouco compreendida, pois as políticas relacionadas à conservação da natureza praticamente ignoram os seres invisíveis que habitam o solo (GUERRA et al., 2021).

A transformação das paisagens naturais, a degradação florestal e o aumento das terras agrícolas devido às atividades humanas, também chamado de mudanças no uso da terra, são considerados entre os distúrbios ecológicos mais influentes que afetam o solo, os ecossistemas e a sustentabilidade ambiental (TIWARI et al. 2019).

A degradação da terra não é apenas um dos distúrbios ambientais mais graves do mundo, mas também um dos principais problemas sociais e econômicos, pois representa uma séria ameaça à segurança alimentar e energética bem como ao desenvolvimento do sistema socioeconômico sustentável (XIE et al., 2020).

A biodiversidade global tem apresentado um declínio nas últimas décadas, mesmo em países desenvolvidos onde existem acordos para financiamento de conservação do meio ambiente, e isso se deve, em parte, às mudanças de uso da terra (BARBIER et al., 2018). Em países mais pobres, a degradação ambiental tem sido ainda mais severa sendo urgente a adoção de medidas mitigatórias (BARBIER; HOCHARD, 2018).

O inventário e o monitoramento dos distúrbios bióticos e abióticos sobre os ecossistemas são cruciais para avaliar a extensão do problema, identificar padrões e formular

estratégias de manejo da terra que promovam a sustentabilidade. Desse modo, vários descritores de qualidade do solo têm sido desenvolvidos e envolvem parâmetros físicos, químicos e biológicos como indicadores de qualidade (CHANDEL et al., 2018; CORWIN, 2020).

A fertilidade do solo é um indicador efetivo da sua qualidade e reflete mudanças nas propriedades que são inerentes do mesmo ou antropogênicas. A qualidade do solo pode ser estimada e quantificada através da avaliação de parâmetros físicos, bioquímicos ou microbianos (NAIR; NGOUAIJO, 2012; MUÑOZ-ROJAS et al., 2016).

De acordo com Berkelmann et al. (2020), os microrganismos do solo são muito afetados pelas atividades humanas em todo o mundo, especialmente pela conversão das florestas em terras de cultivo agrícola, onde apresentam maior suscetibilidade às perturbações do habitat.

A qualidade do solo está diretamente relacionada à diversidade microbiana, pois suas capacidades metabólicas estão associadas à importantes funções do solo, como a ciclagem de nutrientes promovendo a multifuncionalidade nos ecossistemas terrestres (DELGADO-BAQUERIZO et al., 2016).

Tais indicadores têm sido amplamente utilizados para discernir mudanças na qualidade do solo e fazer comparações entre diferentes tipos de solo e sistemas de gerenciamento (MUÑOZ-ROJAS et al., 2016). Devido à alta sensibilidade às mudanças ambientais e à estreita correlação com as funções do solo e do ecossistema, as propriedades microbianas são consideradas como indicadores-chave da sua qualidade (LIANG et al. 2014).

A diversidade microbiana descreve a complexidade das comunidades em diferentes níveis de organização biológica abrangendo a variabilidade desde populações (espécies), entre táxons filogeneticamente relacionados (assembleias), grupos funcionais (guildas), utilizando o número (riqueza) e abundância (frequência) e composição dos táxons como principais descritores (TORSVIK; OVREAS, 2002).

Os grupos funcionais microbianos incluem microrganismos especializados na ciclagem biogeoquímica. O estudo desses grupos pode fornecer informações importantes sobre a funcionalidade do solo uma vez que estão envolvidos nos processos de decomposição e mineralização da matéria orgânica do solo (MARINARI et al., 2013).

Diante do exposto, o objetivo desse trabalho foi revisar quais os principais grupos funcionais presentes no solo, como os distúrbios bióticos e abióticos podem afetar essas comunidades e seu potencial como bioindicador de qualidade do solo.

2.2. Desenvolvimento

2.2.1 Qualidade do solo e seus atributos

Desde o início da década de 1990, o conceito de qualidade do solo tem recebido muita atenção e grandes esforços foram feitos para elaborar uma definição mais precisa, transformando esse conceito antes vago, em algo tangível. Embora tenha havido um reconhecimento da necessidade de analisar e monitorar a natureza do solo para obter medidas de sua qualidade, as abordagens utilizadas não chegaram a um consenso e padronização (ARMENISE et al., 2013).

A necessidade de estabelecer um conceito para a qualidade do solo surgiu devido ao reconhecimento das várias funções que os solos desempenham nos ecossistemas. Assim, a qualidade do solo é considerada um indicador chave da sustentabilidade do ecossistema (VAN LEEUWEN et al., 2019).

Juntamente com o ar e a água, o solo constitui um dos três componentes da qualidade ambiental. A água e o ar são componentes de uso direto do homem e por isso, o conceito de qualidade de ambos já é bem definido e geralmente considera o seu grau de poluição. Por outro lado, devido à variedade de funções, outros fatores também são considerados para o solo e o conceito de qualidade torna-se muito mais amplo (BUNNEMAN et al., 2018).

Isso se deve à multifuncionalidade do solo que desempenha funções tais como: suporte físico às plantas, fornecimento de recursos como água, nutrientes e oxigênio; servir de habitat para a ampla variedade de organismos; regulação dos ciclos biogeoquímicos; detoxificação ambiental; dentre outras (MAIKHURI; RAO, 2012; DROBNIK et al., 2018).

De acordo com Nortcliff (2002), duas questões são essenciais para entender o conceito de qualidade do solo: “para o quê o solo tem qualidade” e “qual é a escala espacial que pode abranger”. Assim, o conceito de qualidade é relativo a uma função ou uso específico do solo.

O conceito proposto por Doran e Parkin, (1994) define qualidade do solo como “a capacidade de um solo funcionar, dentro dos limites do uso da terra e do ecossistema, para sustentar a produtividade biológica, manter a qualidade ambiental e promover a saúde de plantas, animais e humanos”. Esse conceito ainda é bastante utilizado, pois considera as funções e usos do solo, embora não contemple a escala espacial, conforme abordado por Nortcliff, (2002).

Sims et al. (1997) também abordam a multifuncionalidade dos solos ao definir sua qualidade como “a capacidade do solo de promover o crescimento das plantas, proteger as bacias hidrográficas regulando a infiltração e repartição da precipitação e prevenir a poluição da água e do ar por tamponar poluentes potenciais, como produtos químicos agrícolas, resíduos orgânicos e produtos químicos industriais”. Nessa definição, os efeitos nocivos da atividade humana já são considerados e explicitados.

Para Karlen et al. (2003), uma determinada função do solo é alcançada através de vários processos e um determinado processo pode contribuir para várias funções. Desse modo, a avaliação geral sobre a qualidade de um solo depende do objetivo da avaliação e da ponderação dos diferentes processos e funções do solo em condições específicas.

A multifuncionalidade do solo é difícil de avaliar diretamente e, portanto, é frequentemente inferida a partir de propriedades mensuráveis que podem cobrir uma ampla gama de características físicas, químicas e biológicas (CARTER et al., 1997). Dada à natureza complexa do solo e o número excepcionalmente elevado de propriedades que podem ser determinadas, é importante selecionar as mais adequadas que possam ser usadas como indicadores da qualidade do solo (DORAN; PARKINS 1997).

Os atributos físicos do solo incluem textura, densidade, porosidade, resistência, estabilidade dos agregados e grau de compactação. Os químicos abrangem o pH, salinidade, matéria orgânica, capacidade de troca de cátions, teores de macro e micronutrientes, concentrações de elementos tóxicos e poder tampão. Entretanto, esses dois tipos de atributos, geralmente demoram a responder as mudanças induzidas no solo (NORTCLIFF et al., 2002).

Por outro lado, os atributos biológicos são muito mais dinâmicos e sensíveis a mudanças nas condições do solo, em escalas espaciais e temporais muito curtas, e estão relacionados com a microbiota e com a meso e macrofauna (MUÑOZ-ROJAS, 2018).

Uma série de parâmetros microbiológicos tem potencial para uso como indicadores de diagnóstico da qualidade do solo e incluem os métodos com microrganismos cultiváveis, respiração basal, biomassa microbiana, enzimas e os métodos moleculares que incluem as análises genômica, proteômica e metabolômica (MUÑOZ-ROJAS et al., 2018).

Os métodos tradicionais, que utilizam os microrganismos cultiváveis, historicamente têm sido utilizados para estudar a ecologia microbiana e são considerados muito limitados sendo gradativamente substituídos por métodos mais sensíveis principalmente pelos moleculares

(TORSVIK; OVREAS, 2002). Entretanto, um estudo recente mostrou que os métodos que utilizam microrganismos cultiváveis ainda podem estimar uma elevada proporção de bactérias considerando os seis principais tipos de ecossistemas incluindo o solo (MARTINY, 2019)

As tecnologias moleculares oferecem a vantagem de revelar a maior parte da diversidade que habita o solo, também chamada de black-box, o que permitiu a classificação de um número de espécies novas de microrganismos nunca visto antes, bem como suas funções. Entretanto os custos para utilização dos mesmos são elevados, pois além dos insumos utilizados, também necessitam de mão-de-obra qualificada na análise dos dados através das ferramentas de bioinformática (NANNIPIERI et al., 2019).

Quanto maior o número de indicadores de qualidade do solo, maior a complexidade das relações entre indicadores e opções de manejo da terra, bem como os custos das medições que se tornam facilmente proibitivos, principalmente se forem considerados parâmetros biológicos do solo (BUNNEMAN et al., 2018).

De acordo com Maikhuri e Rao, (2012), vários fatores são importantes para avaliar a relevância de um indicador de qualidade do solo e dentre eles estão: a sensibilidade a variações no uso do solo; alta correlação com as funções do solo; capacidade de revelar processos ecossistêmicos; ser útil e de fácil compreensão pelo os gestores da terra, servindo de referência na tomada de decisão; ser barato e fácil de medir.

Devido ao elevado número de variáveis relacionadas à qualidade do solo, também é proposta a padronização dos métodos de avaliação utilizando índices de qualidade conforme alguns estudos (ARMENISE et al., 2013; DROBNIK et al., 2018; NABIOLLAHI et al., 2018). Referidos autores afirmam que a avaliação da qualidade do solo por meio de índices tem sido adotada com sucesso em diferentes escalas espaciais e que este tipo de abordagem pode ser útil para apoiar a política de proteção do solo.

Vale salientar que fatores abióticos como o material parental, clima, topografia e hidrologia podem influenciar os valores das propriedades do solo a tal ponto que é impossível estabelecer padrões universais uma vez que esses fatores são considerados extrínsecos ao solo (BUNNEMAN et al., 2018).

2.2.2 Microbiota do solo: funções e serviços ecossistêmicos.

O papel dos organismos do solo no funcionamento do ecossistema é de importância fundamental para a ciclagem de nutrientes e de carbono na natureza. Embora a fauna do solo tenha mostrado influência nos ecossistemas do solo para regular muitos processos, os passos mais importantes nos principais ciclos elementares são, em última instância, conduzidos por microrganismos (BENDER et al., 2016).

A funcionalidade do solo é comumente definida como a capacidade de um solo específico para fornecer funções-chave em ecossistemas terrestres, como produtividade biológica, ciclagem de nutrientes ou estabilidade física e suporte para crescimento de plantas (MUÑOZ-ROJAS et al., 2016).

A biodiversidade foi reconhecida como o principal fator que afeta o funcionamento do ecossistema. Estudos realizados por Maron et al. (2018) vincularam as alterações na biodiversidade ao funcionamento do solo, mostrando que a estabilidade funcional é dependente da diversidade microbiana. A maior diversidade microbiana aumenta a resistência e a resiliência dos processos microbianos e conseqüentemente das funções do solo (YANG et al., 2018).

A diversidade de espécies é o principal descritor da estrutura, do funcionamento e da dinâmica das comunidades ecológicas (HAEGEMAN et al., 2013; SINGH et al., 2014; POWELL et al., 2015). A estrutura da comunidade microbiana é amplamente definida como informação sobre diversidade e abundância de táxons dentro da comunidade (GRAHAM et al., 2016).

Os microrganismos do solo atuam como filtros ou válvulas que regulam o ciclo dos nutrientes do solo. Desse modo, mudanças na diversidade microbiana ou na estrutura da comunidade podem ter impactos profundos nos processos ecossistêmicos e na capacidade dos microrganismos para manter a fertilidade do solo (ZHOU et al., 2020; QIAN et al., 2018).

O significado da perda de biodiversidade é confrontado pelo conceito de redundância funcional. Uma vez que diferentes espécies podem ter a mesma função nos ecossistemas, a redundância funcional prevê que a perda de espécies não altera necessariamente o funcionamento do ecossistema devido à sua substituição por outras espécies para manutenção de processos (LOUCA et al., 2018).

As interações tróficas também são fatores que regulam a estruturação das comunidades microbianas do solo. Desse modo os níveis tróficos das comunidades devem ser

considerados ao investigar o efeito das comunidades microbianas nos processos do ecossistema (LUCAS et al., 2020).

Os microrganismos produzem diferentes conjuntos de enzimas para degradar os substratos presentes no solo desempenhando um papel fundamental na decomposição da matéria orgânica. Assim, realizam processos específicos durante a mineralização da matéria orgânica. Desse modo, para manter o ciclo de elementos sustentável são necessárias diferentes espécies microbianas (XIAO et al., 2018).

A composição da microbiota pode ter significância funcional nos processos ecossistêmicos, uma vez que, a biomassa microbiana é crítica na regulação dos processos como a ciclagem de nutrientes e a decomposição da matéria orgânica. Desse modo, há muito interesse em entender os fatores que regulam seu tamanho, atividade e estrutura (SALEEM et al., 2019; LLADÓ et al., 2018).

A diversidade microbiana no solo excede a dos organismos eucarióticos. Estima-se que 1 cm³ de solo contenha de 0,4 a 2 bilhões de procariotos, dezenas de milhares de táxons e até 200 metros de hifas fúngicas (LOCEY; LENNON, 2016). Essa diversidade taxonômica se reflete na diversidade funcional que abrange uma série aparentemente ilimitada de fisiologias e estratégias (FIERER et al., 2012).

As primeiras investigações de como a comunidade microbiana governa o funcionamento dos processos do solo e do ecossistema foram iniciadas por Winogradsky (1893). Entretanto, o foco não é apenas identificar organismos com capacidade para desempenhar uma função, mas como essas funções influenciam os processos ecossistêmicos (SCHIMMEL; SCHAEFFER, 2012).

As comunidades microbianas desempenham papéis fundamentais na manutenção de várias funções simultaneamente (multifuncionalidade) incluindo ciclagem de nutrientes, produção primária, decomposição da serapilheira e regulação climática (DELGADO-BAQUERIZO et al. 2016). Experimentos realizados por Bender et al. (2016), em condições controladas, sugerem que a maior diversidade de organismos do solo promove a sua multifuncionalidade.

Mudanças na composição da comunidade microbiana são frequentemente ligadas a alterações nas taxas de processos do ecossistema, mas as taxas de processo do ecossistema são,

provavelmente, mais afetadas pelos traços funcionais da comunidade do que pela riqueza de espécies (PAULA et al., 2014).

As comunidades microbianas heterotróficas que habitam o solo mediam os principais processos que controlam o carbono do ecossistema e o ciclo de nitrogênio e elas potencialmente representam uma ligação mecanicista entre a diversidade vegetal e as funções ecossistêmicas (GUO et al., 2018).

Os solos fornecem e regulam um grande número de serviços ecossistêmicos e desempenham um papel importante na sustentação da humanidade. Os benefícios que recebemos dos solos estão diretos ou indiretamente ligados a pureza do ar e da água e à produção de alimentos, entre outros, e são fundamentais para a mitigação das mudanças climáticas (BREVIK et al., 2018; PEREIRA et al., 2018).

A biota solo é responsável por serviços ecossistêmicos essenciais aos seres vivos e ao meio ambiente, como o suporte da produção primária através da matéria orgânica e do ciclo dos nutrientes, controle climático por intermédio da regulação dos fluxos C e N, controle de pragas e doenças para humanos, animais e plantas e descontaminação do meio ambiente (TAMBURINI et al., 2020).

O conceito de serviços ecossistêmicos é amplamente utilizado na tomada de decisões no contexto da valorização dos potenciais de serviço, benefícios e valores de uso que os ecossistemas proporcionam aos seres vivos e à biosfera (CHAGNON et al. 2015).

A biodiversidade pode ser o mecanismo por trás do desempenho de um ecossistema, em particular nas comunidades associadas à rizosfera das plantas. Associar a distribuição da diversidade microbiana com funcionamento dos ecossistemas é essencial para entender as respostas do ecossistema às mudanças (DUBEY et al., 2019).

Devido à dependência da estrutura e atividade da comunidade biológica sobre a estabilidade das propriedades abióticas e bióticas do solo, qualquer alteração nessas condições pode ocasionar uma mudança na biodiversidade. Mudanças climáticas, mudança de uso da terra, poluição, espécies invasoras e qualquer fator que contribua para a degradação do solo pode impactar a biodiversidade (BREVIK et al., 2011).

2.2.3 Microbiota do solo e distúrbios antropogênicos.

A exploração humana dos recursos naturais, que começou há milhares de anos, permitiu que a agricultura se expandisse, juntamente com população humana, levando a degradação e esgotamento dos solos (CARMO; DOMINGOS, 2021).

De acordo com Pravalie, (2021) atualmente existem 17 vias de degradação do solo que estão ocorrendo em várias escalas espaciais em todo o planeta e inclui a perda da biodiversidade. Referido autor também destaca as cinco vias mais relevante para a degradação e cita a aridez, erosão da terra pela água, salinização, perda de carbono orgânico do solo e degradação da vegetação, todas como consequência da atividade humana.

Com o advento da Revolução Verde, a produtividade agrícola foi intensificada com aumento da fertilização e aplicação de pesticidas, irrigação, regimes de manejo de solo e culturas, bem como conversões massivas de terras. No entanto, a crescente intensificação da agricultura levou à degradação dos ecossistemas em larga escala e à perda de produtividade tornando-se insustentável (KOPITTKÉ et al., 2019; BATÁRY et al., 2020).

As implicações ambientais negativas da intensificação agrícola incluem a degradação do solo, aumento das emissões de gases de efeito estufa, acumulação de pesticidas, menor disponibilidade e qualidade da água, o que a torna uma das maiores ameaças à biodiversidade global (HARTMANN et al., 2014; ELAHI et al., 2019).

A deposição de nitrogênio atmosférico, principalmente a partir de combustíveis fósseis e aplicações de fertilizantes, aumentou desde a Revolução Industrial e deverá aumentar continuamente no futuro. Esse enriquecimento global de N alterou profundamente os ciclos biogeoquímicos nos ecossistemas aquáticos e terrestres (ACKERMAN et al., 2019).

Em vários ecossistemas terrestres, o enriquecimento de N reduz a biomassa microbiana e respiração do solo. Segundo Zhang et al. (2018), tais impactos negativos foram mais pronunciados à medida que se aumentou a quantidade de N e sua duração. Desse modo, as respostas diferenciais das plantas e dos microrganismos do solo ao N aumentam a possibilidade de que as ligações entre esses dois grupos possam ser enfraquecidas sob altas entradas de N antropogênicas.

A adição de concentrações crescentes de N em solos ácidos de floresta (pH = 4,5) resultou na redução da abundância de táxons oligotróficos e aumentou a comunidade bacteriana

de copiotróficos. Desse modo a adição de N atuou como forte preditor das comunidades microbianas do solo (NIE et al., 2018).

As atividades humanas resultaram em aumentos na disponibilidade de nutrientes em ecossistemas terrestres em todo o mundo. Embora as respostas da comunidade de plantas a nutrientes elevados tenham sido bem estudadas, as respostas da comunidade microbiana do solo permanecem pouco compreendidas, apesar de sua importância crítica para o funcionamento do ecossistema (MATUOKA et al., 2020).

Muitos solos também sofreram um considerável enriquecimento com fosfato (P) nas últimas décadas, embora no Brasil isso não seja comum. Grande parte disso tem sido associada ao fertilizante mineral, bem como com o aumento da aplicação de estrume e lodo. Esta aplicação excessiva de P também tem sido associada à poluição e à eutrofização das águas doces (WEIHRAUCH; WEBER, 2020).

As mudanças no uso da terra influenciam a estrutura e função da comunidade microbiana e, conseqüentemente, as taxas de ciclagem de nutrientes. Nesse sentido, mudanças na sucessão das comunidades microbianas são cada vez mais utilizadas como um indicador da recuperação do ecossistema após distúrbios antropogênicos (FICHTNER et al., 2014).

A proliferação e a urbanização da população humana levaram a um avanço extensivo nos processos antropogênicos. Devido a estes processos contínuos e incessantes, a liberação de metais pesados resultou em contaminação substancial dos solos. Metais acumulados em solos acima dos níveis críticos afetam a comunidade microbiana, suas atividades, diversidade e fertilidade do solo, perturbando assim o bom funcionamento do ecossistema (CHU, 2018).

A alteração ou perturbação no ecossistema por poluentes adicionados leva a mudanças substanciais nas atividades funcionais dos microrganismos do solo. Entre os poluentes, quantidades enormes de metais pesados tóxicos, como o cromo, o cádmio, o cobre, o zinco, o mercúrio e o chumbo contaminam os solos através das atividades antropogênicas. Os metais que excedem o limiar afetam a atividade enzimática microbiana e a fertilidade do solo (HEMMAT-JOU et al., 2018; APONTE et al., 2020).

De acordo com Quadros et al. (2016) os solos de florestas preservadas geralmente têm comunidades microbianas estáveis, que levaram milhões de anos para se formarem e a mudança no uso desse solo (agricultura, mineração) mudam o equilíbrio do ecossistema forçando

os microrganismos a se adaptarem ao novo habitat mantendo ainda alguns processos ecológicos básicos no ambiente perturbado.

O escasso conteúdo de nutrientes e matéria orgânica, como consequência das condições climáticas secas em ecossistemas semiáridos, torna esses solos particularmente problemáticos para o desenvolvimento microbiano. Por esta razão, o impacto da contaminação do solo pode causar danos severos nesses ambientes (BASTIDA et al., 2016).

2.2.4 Microbiota do solo e fatores ambientais.

O aquecimento global acelera a decomposição da matéria orgânica do solo e a mineralização de nutrientes e, assim, aumenta-se a produção de biomassa das plantas. Isso destaca o fato de que o funcionamento do ecossistema não pode ser entendido sem o conhecimento dos processos que estão ocorrendo tanto abaixo, quanto acima da superfície do solo e sua interdependência (HUTCHINS et al., 2019).

Os organismos desenvolvem estratégias ecológicas para maximizar suas chances de sobrevivência sob um determinado conjunto de condições bióticas e abióticas (MACARTHUR; WILSON 1967; GRIME, 1977). As estratégias ecológicas foram identificadas há muito tempo em culturas bacterianas (WINOGRADSKY, 1924), mas recentemente foram aplicadas em diversas comunidades microbianas para revelar como as condições de um local influenciam as propriedades ecológicas de muitos táxons em um ambiente de campo.

Os microrganismos do solo são sensíveis aos distúrbios ambientais e tais alterações têm consequências sobre diversidade e funções microbianas. A abundância, a composição da comunidade e a sua atividade são diretamente afetadas pelos fatores abióticos do solo, como a disponibilidade de água e nutrientes, tipo de solo, textura e pH (HEROLD et al., 2014; ZHAO et al., 2016; WU et al., 2018).

No solo, os organismos devem se adaptar a uma série complexa de substratos, condições físicas e químicas, nas quais podem afetar a composição das comunidades (WANG et al., 2020). De acordo com Erlandson et al. (2018), os microrganismos respondem a variáveis ambientais específicas e até mesmo, níveis variáveis (gradientes) desses parâmetros podem selecionar organismos específicos.

Os fatores que controlam a composição da microbiota do solo são muito debatidos. Foi sugerido por Zhalnina et al. (2015) que, embora a variação da escala local nas comunidades

microbianas do solo possa ser explicada principalmente pela composição florística e pontos de substrato, em escalas regionais e continentais, fatores adicionais, como clima, topografia, pH do solo, disponibilidade de recursos e salinidade tornam-se mais importantes.

As mudanças nos tipos e quantidades de carbono orgânico adicionado ao solo podem ter influências consideráveis nas comunidades microbianas e, dependendo dos gradientes estudados, outros fatores como pH e disponibilidade de nutrientes também mostram influência na estrutura microbiana (ZHANG et al., 2020).

Para Krause et al. (2014), as comunidades microbianas são indicadores biológicos chave de como distúrbios naturais, incluindo mudanças climáticas, afetarão o funcionamento do ecossistema.

As regiões áridas e semiáridas são relacionadas com baixa disponibilidade de água e recursos, sendo esses parâmetros, os mais limitantes da atividade biológica no ecossistema (GORLACH-LIRA; COUTINHO, 2007). As bactérias embutidas em nichos de baixa atividade da água devem gastar mais energia para acumular água causando um estado de hidrobiose, ou seja, atividade hídrica reduzida (MOHAMMADIPANAH; WINK, 2016).

Os padrões alterados de precipitação resultantes das mudanças climáticas terão consequências particularmente significativas nos ecossistemas com limitação de água (áridos e semiáridos) afetando as comunidades acima e abaixo do solo e as interações entre elas, com impactos potenciais no funcionamento do ecossistema especialmente para o ciclo do carbono (NIJS et al., 2019; CANARINI et al., 2021).

A atividade enzimática microbiana do solo é um bioindicador de distúrbios naturais que apresenta resposta rápida às mudanças. Essas respostas estão relacionadas com variações no metabolismo microbiano, que é afetado pela disponibilidade de recursos como C, N e P (ZHAO et al., 2018).

Efeitos da composição da vegetação sobre os microrganismos do solo foram evidenciado em mata de Cerrado preservada revelando mudança na estrutura das comunidades ao longo do gradiente de vegetação (ARAÚJO et al., 2017). De maneira similar, estudo conduzido por Castro et al. (2016) avaliou a influência do gradiente de Cerrado sobre a estrutura da comunidade microbiana considerando as estações seca e chuvosa. Referidos autores concluíram que as mudanças na estrutura da comunidade microbiana eram influenciadas principalmente pelas alterações sazonais.

A disponibilidade de recursos para a microbiota do solo é limitada por compostos orgânicos em folhas mortas e raízes que podem ser usadas para gerar energia celular. Como as espécies de plantas diferem em sua composição bioquímica, as mudanças na diversidade das plantas podem alterar a produção dos compostos orgânicos em seus detritos, e desse modo, limita e controla a composição e a função dos microrganismos heterotróficos (CANALS et al., 2019).

Em ambientes montanhosos, mudanças climáticas alteram a composição da vegetação, bem como a quantidade e qualidade da serapilheira, o que, por sua vez, afetam a composição e o funcionamento da comunidade microbiana. Tang et al. (2020a), mostraram que em um gradiente de elevação, a altitude é o principal fator de controle da estrutura da comunidade e o pH do solo apresenta impacto direto sobre a diversidade, bem como elevada correlação com grupos funcionais relacionados com a ciclagem de C e N.

Os gradientes de altitude revelam o efeito de alta rotatividade da vegetação, condições locais do solo e regimes climáticos sobre padronização espacial de comunidades microbianas, pois são mais sensíveis do que as plantas e animais aos impactos da mudança ambiental em função da altitude. Estudo realizado por Yang e colaboradores (2021) mostrou que os padrões de precipitação e temperatura foram os principais influenciadores de diversidade em gradientes de elevação.

A distribuição da vegetação é, em parte, um produto da variação topográfica dentro do ambiente montanhoso, sendo a elevação, o aspecto e a inclinação, as três principais variáveis topográficas que determinam padrões de vegetação e distribuição, combinadas com outras influências do uso da terra e do histórico de perturbações. Assim, é possível que um efeito de elevação na comunidade bacteriana do solo seja também devido ao efeito da vegetação embora estudos mostrem que as comunidades distintas em gradiente de elevação sobre o mesmo tipo de vegetação (CUI et al., 2019; DI MUSCIANO et al., 2022).

2.2.5 Grupos funcionais microbianos

No passado, grupos funcionais de microrganismos receberam designações muito amplas sendo classificados quanto ao seu principal meio de obter carbono e energia, incluindo os fototróficos, quimiotróficos, autótrofos, heterótrofos ou litotróficos. O uso de tais categorias é limitado em informações, pois em muitas situações existe sobreposição de nichos (KENNEDY;

SMITH 1996). Torsvik e Ovreas (2002) classificam os grupos funcionais também como guildas microbianas.

O conceito mais atual de grupos funcionais classifica os grupos de microrganismos que estejam diretamente envolvidos na ciclagem de nutrientes. A utilização do termo grupo funcional está relacionada com o contexto dos ciclos biogeoquímicos ou processos do solo como decomposição e mineralização. As principais abordagens relacionadas aos grupos funcionais são a composição, diversidade e abundância funcional (ZHANG et al. 2012; MARINARI et al. 2013; ESCALAS et al., 2019).

O modelo conceitual de diversidade proposto por Zak et al. (1994), sugere que a diversidade total microbiana está relacionada à diversidade genética, taxonômica e funcional. A diversidade funcional resulta da variabilidade genética dentro de um táxon, efeitos ambientais na expressão gênica e interações ecológicas entre os táxons. Referidos autores apontam que a diversidade funcional, e não a taxonômica, pode fornecer uma percepção maior dos papéis microbianos nos ecossistemas.

A diversidade funcional microbiana é definida, operacionalmente, como os números, tipos, atividades e taxas nas quais um conjunto de substratos é utilizado pela comunidade bacteriana. Também pode ser descrito através da composição de comunidades microbianas necessárias para realizar e manter processos ecossistêmicos no solo, como decomposição e mineralização (MARINARI et al., 2013; ESCALAS et al., 2019).

De acordo com Kandeler et al. (1996), a diversidade funcional está relacionada com a atividade enzimática da comunidade microbiana do solo e conseqüentemente com a capacidade desses microrganismos em desempenhar funções relacionadas com a ciclagem de C, N e P.

As investigações ecológicas estão usando cada vez mais a diversidade funcional para entender diferentes padrões, ocorrência de espécies, suas habilidades competitivas e a influência das comunidades biológicas no funcionamento do ecossistema (ESCALAS et al., 2019).

A ideia de diversidade funcional surgiu em campos distintos ao longo dos anos e foi concebida como uma classificação alternativa para medir a importância ecológica das espécies em uma comunidade, bem como uma maneira de entender como a biodiversidade afeta as funções específicas do ecossistema (LAURETO et al., 2015).

Estudos têm utilizado diferentes abordagens para avaliar a ecologia microbiana funcional do solo que incluem a atividade metabólica (ZAK et al., 1994; SOFO; RICCIUTI, 2019; GE et al., 2018), abundância de grupos específicos (PATRA et al., 2005; GOMES et al., 2006; ZHANG et al., 2012; CARTWRIGHT et al., 2016; GOROVTSOV et al., 2019; ALARCÓN et al., 2019; AVELLANEDA-TORRES et al., 2020), análise genômica (OSZUST; FRAC, 2021; FADIJI et al., 2021), metaproteômica (MARON et al. 2007; ABIRAAMI et al., 2020; JOUFFRET et al., 2021) e microcosmos (SANTINONI et al., 2019).

Em particular, vários grupos funcionais microbianos, além das plantas, são responsáveis pela ciclagem de nutrientes no solo (PATRA et al. 2005). A diversidade funcional das comunidades microbianas representa a soma dos processos ecológicos realizados pelos organismos de uma comunidade e resulta da diversidade dessa comunidade, dos efeitos ambientais na expressão gênica e interações ecológicas entre os táxons (ZAK et al. 1994; CHODAK et al. 2015).

Declínios na diversidade microbiana do solo não resultam consistentemente em reduções nas funções da comunidade microbiana e o grau da redundância funcional em um solo é proporcional a complexidade da função. Toda a microbiota do solo tem a capacidade metabólica para funções básicas como a ciclagem biogeoquímica, mas apenas alguns poucos participam de funções raras como a mineralização de poluentes orgânicos recalcitrantes (YU; WHALEN, 2020).

2.2.6 Grupos funcionais relacionados com o ciclo do carbono.

A matéria orgânica do solo refere-se a todas as substâncias orgânicas que contêm carbono no solo, variando de serrapilheira relativamente não decomposta e restos microbianos a produtos de degradação e síntese altamente polimerizados e estáveis (KOEGL-KNABNER; RUMPEL, 2018).

Bactérias e fungos são responsáveis por 90-95% do metabolismo heterotrófico total na maioria dos solos incluindo florestas tropicais, que são naturalmente limitados em nutrientes (NOTTINGHAM et al., 2018). No entanto, existem diferenças claras entre os grupos de microrganismos quanto ao uso de diferentes substratos de carbono (C) e o metabolismo e dominância desses grupos são regulados por fatores internos do solo (KOECHLI et al., 2019).

As enzimas extracelulares são responsáveis pela degradação de grandes compostos poliméricos e, portanto, controlam muitas vias metabólicas nos solos. Também desempenham um papel essencial na catalisação das reações para a decomposição de matéria orgânica e ciclagem de nutrientes nos ecossistemas e sua secreção é afetada por fatores ambientais como disponibilidade de água e temperatura (GOMES et al., 2020).

A celulose é a biomassa mais abundante da Terra sendo o principal componente da biomassa vegetal representando 50% do seu peso seco e aproximadamente 50% do peso seco de fontes secundárias, tais como resíduos agrícolas. Celulose e hemiceluloses representam os principais tipos de compostos de carbono complexos que entram no ambiente do solo e sua degradação representa um passo fundamental no ciclo do carbono terrestre (LÓPEZ-MONDÉJAR et al. 2016; THAPA et al., 2020).

Os compostos de carbono comuns nas folhas de plantas em decomposição são polímeros de carboidratos tais como celulosas, hemicelulosas e lignina. A celulose constitui forma significativa para a massa da serapilheira e fornece uma fonte de carbono para a comunidade microbiana do solo (HE et al., 2019).

Os microrganismos celulolíticos obtêm C e energia de tecidos mortos de resíduos vegetais e estão intimamente envolvidos na degradação da celulose via enzimas extracelulares. Como a celulose das paredes celulares das plantas é a fonte mais abundante de carbono na terra, sua hidrólise pela ação desses microrganismos é um passo fundamental no ciclo biogeoquímico global do carbono (GREGORUTTI; CAVIGLIA, 2019).

As enzimas celulolíticas são sintetizadas por vários microrganismos. Os fungos e as bactérias são os principais agentes naturais da degradação da celulose. A população utilizadora de celulose inclui bactérias mesofílicas aeróbicas e anaeróbicas, fungos filamentosos, bactérias termófilas e alcalifílicas, actinobactérias e certos protozoários (RAM et al., 2014; THAPA et al., 2020).

A degradação do polímero vegetal é uma função microbiana chave que canaliza a serapilheira em biomassa microbiana, onde pode ser mineralizada para CO₂ ou estabilizada como carbono do solo. Os microrganismos degradadores de celulose produzem a enzima celulase que catalisa o primeiro passo da hidrólise de celulose e liberam oligossacarídeos acessíveis para muitos outros microrganismos (BERLEMONT et al., 2014).

A degradação da celulose e as taxas de decomposição da serapilheira são sensíveis a fatores abióticos, pois os microrganismos que degradam a celulose são controlados pela disponibilidade de água e nutrientes sendo as taxas de decomposição e a biomassa bacteriana significativamente menores durante a estação seca (YU et al., 2019).

As bactérias celulolíticas também se mostram suscetíveis a distúrbios antropogênicos conforme relatado por Dobrzynski e colaboradores (2021) em que esse grupo funcional apresenta variação na sua composição e abundância em solos sobre diferentes manejos de culturas e fertilizantes. Fatores ambientais como o padrão de precipitação também foram relatados como influenciadores da dinâmica populacional dos grupos funcionais no solo (GUOYONG et al., 2020).

A busca por microrganismos de ambientes naturais, como os celulolíticos, para fins biotecnológicos já é bastante difundida no meio científico. Entretanto, devido ao papel importante na ciclagem de nutriente do solo, esse grupo funcional tem mostrado potencial para ser utilizado como promotor de crescimento vegetal na reabilitação de florestas (TANG et al., 2020b).

O amido é um hidrato de carbono complexo composto por dois constituintes: amilose e amilopectina cujos teores variam em função da fonte produtora de amido. A amilase é uma enzima que hidrolisa as moléculas de amido em polímeros que são constituídos de unidades de glicose, sendo as bactérias, fungos e leveduras os principais produtores. As bactérias produtoras de amilases são amplamente presentes no solo (NIMISHA et al., 2019; SILABAN et al., 2020).

Devido à disponibilidade de substratos, tais como amido e glicogênio como fontes importantes de energia, muitos microrganismos, plantas e animais evoluíram para produzir uma variedade de enzimas amilolíticas que podem hidrolisar tais fontes de carbono (MORADI et al., 2014).

As enzimas amilolíticas foram classificadas nas famílias de enzimas que quebram o amido e polissacarídeos relacionados por hidrólise de suas ligações alfa-glicosídicas. As enzimas amilolíticas mais importantes incluem alfa-amilase, beta-amilase e glucoamilase (MARTIN et al., 2019).

As xilanas são heteropolímeros que consistem principalmente em xilose e arabinose e representam a maior parte da hemicelulose das paredes celulares das plantas. Na natureza, a degradação da xilana é efetuada por microrganismos xilanolíticos, incluindo bactérias, leveduras

e fungos que estão diretamente relacionados com a ciclagem do carbono. A quebra completa desse substrato ramificado requer a ação de várias enzimas (ABDEL-SATER; EL-SAID, 2001).

Vários microrganismos do solo são produtores das enzimas relacionadas com a quebra da xilana e inclui fungos, bactérias e archaea (OYEDEJI et al., 2018; VERMA et al., 2019; RODRIGUES et al., 2020). Além da ciclagem de nutrientes no solo esse grupo de microrganismos também tem sido estudado quanto ao seu potencial para uso na compostagem (WANG; LIANG, 2021; MENSRAWY et al., 2022).

A lignina é um composto orgânico aromático encontrado na parede celular das plantas. No solo, a lignina pode ser de origem vegetal ou antropogênica, através de resíduos da indústria de processamento de alimentos. Representa aproximadamente 20% da entrada de serapilheira no solo e é a fonte mais abundante de carbono no solo depois da celulose. A degradação da lignina pelos microrganismos no solo representa um papel importante na ciclagem de carbono (DATTA et al., 2017).

Compostos lignolíticos são altamente recalcitrantes no solo que evoluem sob a influência de diversas variáveis e processos como a sua degradação ou mineralização, bem como a sua incorporação na forma estável de matéria orgânica (THEVENOT et al., 2010). A etapa inicial da quebra da lignina é a despolimerização que é mediada por microrganismos lignolíticos que liberam de enzimas hidrolíticas extracelulares (RESHMY et al., 2022).

Bactérias ligninolíticas de solos de florestas apresentaram maior atividade despolimerização da lignina (delignificação) quando comparada com os fungos do solo. Essa atividade parece ser mais predominante em bactérias Gram-negativas (WILHELM et al., 2019). Alterações na dinâmica desse grupo no solo podem comprometer sua função biogeoquímica no solo (ARGIROFF et al., 2019).

O estudo das bactérias ligninolíticas e suas enzimas hidrolíticas resultaram em várias aplicações biotecnológicas que incluem a degradação de corantes da indústria têxtil (THIRUPPATHI et al., 2021), biodegradação de plásticos (KAVITHA; BHUVANESWARI, 2021) e produção de biocombustíveis (ZHANG et al., 2019).

Pectinases são enzimas envolvidas na degradação da parede celular de plantas e são comumente produzidas por bactérias e fungos que vivem na rizosfera ou associados às plantas ou por bactérias intestinais que encontram material vegetal no trato digestivo de seus hospedeiros. Algumas bactérias simbióticas utilizam a pectinase para iniciar a colonização da raiz no processo

de simbiose. Essas enzimas também são essenciais para degradar a pectina de plantas que os microrganismos utilizam como fonte de carbono (HUGOUIEUX-COTTE-PATTAT et al., 2014).

Os microrganismos pectinolíticos apresentam uma função ecossistêmica no solo que é a degradação de restos vegetais. Suas enzimas apresentam a capacidade de hidrolisar polissacarídeos participando da decomposição dos resíduos orgânicos. Porém, muitos patógenos de plantas são conhecidos por apresentarem atividade pectinolítica (KAMAU et al., 2019). A atividade enzimática dos pectinolíticos é bastante estudada, principalmente para utilização das suas enzimas na degradação de fibras em indústria têxtil e de processamento de frutos (TUMANE et al., 2018; CHENG et al., 2021).

A maioria dos lipídios nos solos são produtos de plantas e animais parcialmente decompostos e não decompostos. A composição química dos lipídios do solo é complexa, como resultado da natureza dos vários compostos adicionados ao solo a partir de serapilheira, animais, insetos e microrganismos. A quantidade de lipídios em qualquer solo representa o resultado líquido de todos os processos, como a adição de resíduos vegetais e a síntese e degradação microbiana (DINEL et al., 2017).

Os microrganismos lipolíticos representam uma rota para a decomposição dos ácidos graxos no solo através da atividade de suas enzimas extracelulares. Vários estudos relatam a presença desses microrganismos no solo, principalmente bactérias, com atividade lipolítica (JARAMILO et al., 2017; SUMARSIH et al., 2020; ROMEU et al., 2021).

Além de contribuir para decomposição e mineralização de compostos orgânicos no solo, os microrganismos lipolíticos também têm sido estudados como bioindicadores de qualidade do solo (JONIEC, 2019) e também por apresentar potencial para bioremediação de solos contaminados por resíduos de hidrocarbonetos (SAHU et al., 2019).

A quitina, um polímero β -(1,4) da N-acetilglucosamina, é um biopolímero muito abundante na natureza. Como um componente principal dos exoesqueletos de invertebrados e paredes celulares de fungos, a quitina é bastante difundida no solo. Devido a ser uma fonte de nitrogênio e carbono, a biodegradação da quitina no solo contribui significativamente para a ciclagem de nutrientes em ecossistemas terrestres (NAIAK et al., 2020).

As bactérias do solo sintetizam uma variedade e quantidade de enzimas hidrolíticas, e a quitinase é uma delas é fornecendo C e N na forma elementar como precursores ou fontes de

nutrientes. Devido essa função, os quitinolíticos passaram a ser mais investigados para aplicações na agricultura (HUI et al., 2020; SHAHRAJABIAN et al., 2021). Os microrganismos quitinolíticos também apresentam a função de inibir patógenos do solo como alguns fungos e nematoides (DAULAGALA, 2021; MALIK et al., 2022).

2.2.7 Grupos funcionais relacionados com os ciclos do fósforo e ferro.

O fósforo (P) é essencial para o crescimento e produtividade das plantas. Ele desempenha um papel importante nos vegetais em muitas atividades fisiológicas, como a divisão celular, a fotossíntese, o desenvolvimento do sistema radicular e a utilização de carboidratos (SHARMA et al., 2017; LAMBERS, 2022).

Normalmente, é o segundo elemento que limita o crescimento das plantas precedido pelo nitrogênio, mas, dependendo de alguns fatores ambientais e biológicos, pode ser o principal nutriente limitante do crescimento vegetal. Embora alguns solos possam ter altos níveis de P total, eles ainda podem ser deficientes em P devido aos baixos níveis de fosfato solúvel disponíveis para as plantas (PENN; CAMBERATO, 2019).

O ciclo do fósforo na biosfera pode ser descrito como aberto ou sedimentar, porque não há intercâmbio com a atmosfera, e os microrganismos desempenham um papel central no ciclo natural do fósforo (HOU et al., 2018).

Geralmente, uma quantidade considerável de fósforo ocorre no solo variando de 0,1 a 3,0 g kg⁻¹, seja em formas minerais, como apatita, hidroxiapatita e oxiapatita, ou formas orgânicas, tais como fosfato de inositol, monômeros de fósforo, fosfodiésteres e fosfotriésteres. No entanto, a concentração de formas solúveis de P no solo geralmente é de aproximadamente 0,01 g. kg⁻¹ ou menos (LEMANOWICS, 2018).

A planta pode absorver o fosfato apenas em forma solúvel e a transformação de fosfato insolúvel na forma solúvel é realizada por vários microrganismos presentes no solo que podem dissolver os fosfatos inorgânicos insolúveis e torná-los disponíveis para as plantas (SHARMA et al., 2017).

As bactérias são importantes para o fechamento de ciclos de nutrientes e geoquímicos, envolvendo carbono, nitrogênio, enxofre e fósforo. Em solos agrícolas, além do tratamento químico, são adicionados bioinoculantes com microrganismos para melhorar a disponibilidade de fósforo no solo (SENGUPTA et al., 2020).

Entre a diversidade de microrganismos do solo, os fungos micorrízicos arbusculares e as bactérias solubilizadoras de fosfato são dois grupos funcionais benéficos fundamentais que estão diretamente envolvidos no ciclo de P no solo e subsequente aquisição pela planta (ETESAMI; JEONG, 2021).

Representando uma parcela da população bacteriana cultivável e amplamente distribuída no solo, as bactérias solubilizadoras de P podem aumentar o fósforo disponível no solo através da liberação de ácidos orgânicos e fosfatases, que aumentam a mineralização de fontes de fósforo orgânicas e inorgânicas. A atividade de solubilização do fósforo é determinada pela capacidade do microrganismo em liberar metabólitos tais como ácidos orgânicos, os quais através dos seus grupos hidroxil e carboxil, quelam o cátion ligado ao fosfato, este sendo convertido em formas solúveis (RAWAT et al., 2020).

Existem populações de bactérias solubilizadoras de fosfato (BSF) no solo e na rizosfera da planta. Essas bactérias são onipresentes com variação nas formas e na população em diferentes solos. A população de BSF depende das diferentes propriedades do solo (propriedades físicas e químicas, matéria orgânica e conteúdo de fósforo) e atividades culturais. As maiores populações de BSF são encontradas em solos com menor quantidade de P (PASTORE et al., 2020).

Esses microrganismos são afetados por diversos fatores antropogênicos principalmente aqueles relacionados à atividade agrícola. Bolo e colaboradores (2021) relataram que as práticas agrícolas como a adição de fertilizantes químicos e mecanização afetam a diversidade das bactérias solubilizadoras de fosfato. Por outro lado, Wiyono et al., (2020), relatam que a adoção do controle biológico de pragas aumentou a atividade dessas bactérias.

Entre os microelementos imperativos no ambiente do solo, o ferro é geralmente abundante para todas as formas de vida. Apesar de sua abundância, a disponibilidade é limitada devido à baixa solubilidade do Fe^{3+} que é a forma dominante no solo. Algumas bactérias têm a capacidade de produzir um composto quelante de ferro de baixo peso molecular, chamado sideróforo principalmente em condições restritas de ferro. Uma grande variação é vista na estrutura dos sideróforos produzidos pelos microrganismos (SAH; SINGH, 2015).

No solo, diferentes tipos de sideróforos, como hidroximato, catecolatos, carboxilato, são produzidos por um grupo de bactérias classificadas como produtoras de sideróforos. O sideróforo tem a função de quelar a forma insolúvel do ferro pelo mecanismo de mineralização e

sequestro e disponibilizá-lo à planta para seu crescimento e desenvolvimento tendo grande aplicação na agricultura como aumento da fertilidade do solo e biocontrole de patógenos fúngicos (PAHARI et al., 2018; WANG et al., 2021a).

Além da sua função na solubilização do ferro as bactérias produtoras de sideróforos também são usadas para reduzir o nível de contaminação por metais no ambiente e reduzir o estresse abiótico em plantas. A importância das funções realizadas por esse grupo de bactérias suscitou a investigação do potencial desses microrganismos como bioinoculantes (FERREIRA et al., 2019).

Estudos recentes mostram que os sideróforos são muito mais do que apenas transportadores de ferro apresentando funções ecológicas importantes sendo possíveis mediadores de interações entre membros de conjuntos microbianos e os seus hospedeiros eucarióticos (KRAMER et al., 2020).

2.2.8 Grupos funcionais relacionados com o ciclo do nitrogênio.

As bactérias responsáveis pela fixação do nitrogênio são chamadas de diazotróficas, elas codificam a nitrogenase, um complexo enzimático que catalisa a conversão do gás N₂ em amônia. O complexo da nitrogenase é altamente conservado nos microrganismos diazotróficos de vida livre e simbióticos (SUN et al., 2021).

O processo da fixação biológica do nitrogênio (FBN) funciona para aliviar a limitação de N em ecossistemas naturais. Assim, os organismos que fixam nitrogênio em comunidades naturais são descritos como espécies chave (BELLENGER et al., 2020).

Existem vários motivos que justificam a ampla atenção da comunidade científica no ciclo do nitrogênio (N), pois é um dos poucos nutrientes nos ecossistemas terrestres que podem limitar o crescimento de plantas e das comunidades microbianas em ecossistemas com alta disponibilidade de carbono. Por isso, as plantas e os microrganismos de vida livre frequentemente competem pelo N disponível e a rizosfera é um dos principais reguladores do ciclo do N (HENNERON et al., 2020).

Em 1957, Parker concluiu que os microrganismos de vida livre que fixam nitrogênio podem contribuir de forma importante para a disponibilidade de nitrogênio dos solos. A fixação de biológica de N reflete a atividade de uma lista filogeneticamente diversificada de bactérias.

No passado, a maioria das avaliações de FBN terrestre consideravam simbioses com rizóbios, com actinobactérias, cianobactérias e bactérias heterotróficas. Atualmente é reconhecido um conjunto maior de microrganismos capazes de realizar a FBN, incluindo Archaeae, bem como muitas outras bactérias anteriormente não descobertas (SOUMARE et al., 2020).

A fixação de nitrogênio é o processo, que, como componente do ciclo de nitrogênio biogeoquímico, conduz a conversão de N_2 atmosférico em íons de amônio. A principal fonte de N para a biosfera é a fixação biológica realizada por microrganismos. Eles fornecem cerca de 60% da contribuição anual total e nenhum organismo eucariótico é conhecido por ter essa capacidade. As formas mais comumente fixadas de nitrogênio são a amônia (NH_3) e o nitrato (NO_3^-) (IMRAN et al., 2021).

A enzima primária que catalisa a redução de N_2 para amônia biodisponível é a nitrogenase dependente de molibdênio (Mo), embora outras formas de nitrogenase relacionadas filogenicamente, diferirem na composição do metal do seu sítio ativo (BELLENGER et al., 2020).

A fixação de N_2 está associada a uma diversidade de microrganismos que exibem uma variedade de fisiologias que compreendem de aeróbios obrigatórios a anaeróbios estritos. Dentro do grupo das Archaea, a nitrogenase tem uma distribuição estreita e é restrita aos metanogênicos e inclui os gêneros *Methanococcales*, *Methanobacteriales*, *Methanomicrobiales*, e *Methanosarcinales* (KOIRALA; BROZEL, 2021).

Dois parâmetros importantes podem afetar as comunidades diazotróficas são a temperatura e a umidade do solo em diferentes estações do ano. A estrutura da comunidade e a diversidade desses microrganismos também estão correlacionadas com o pH do solo. (SUN et al., 2021).

Fatores antropogênicos como o tipo de cultivo e uso do solo afetaram diretamente a diversidade dos fixadores de N, embora as propriedades do solo e fatores climáticos também influenciem a comunidade diazotrófica (HAN et al., 2019; WANG et al., 2021b).

A dinâmica de N do solo também é realizada por processos de amonificação, nitrificação e desnitrificação e esses são controlados principalmente por grupos funcionais especializados de microrganismos chamados de amonificadores, nitrificadores e desnitrificadores, respectivamente (ZHANG et al., 2016).

Os amonificadores geram NH_4^+ a partir de monômeros orgânicos de N e os nitrificadores oxidam $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ em $\text{NO}_2^-/\text{NO}_3^-$ que são as principais formas de N no solo disponíveis para as plantas. Desse modo, mudanças na abundância e diversidade desses grupos ocasionam alterações nas taxas de transformação do N no solo. (ISOBE et al., 2020).

A desnitrificação, a redução anaeróbica de nitrato, nitrito e óxido nítrico em óxido nitroso ou gás nitrogênio, é o principal mecanismo biológico pelo qual o nitrogênio fixado retorna à atmosfera. Esta é uma via respiratória alternativa usada na ausência de oxigênio por microrganismos diversificados, sendo a maioria bactérias, capazes de funções de importância ecossistêmica e dessa forma, os desnitrificadores podem servir como um bom modelo para investigar o valor da biodiversidade microbiana no funcionamento do ecossistema (KUYPERS et al., 2018; QING et al., 2021).

Na Tabela 1 estão compiladas as funções dos principais grupos funcionais abordados nessa revisão, bem como a sua suscetibilidade aos diversos distúrbios que afetam o solo.

Tabela 1: Funções desempenhadas pelos principais grupos funcionais microbianos do solo.

Grupo Funcional	Descrição / Função	Suscetibilidade a distúrbios
Celulolíticos	Utilizam a celulose como fonte de energia. Produzem as celulases, uma classe de enzimas hidrolíticas extracelulares. Podem ser fungos e bactérias. Decomposição de restos orgânicos de plantas e mineralização da matéria orgânica do solo. Relacionadas com o ciclo do carbono (RAM et al., 2014).	Atividade e abundância são afetadas pelo manejo, uso do solo e características edáficas (SILVA et al., 2020; RAMAKRISHNAN et al., 2021; DOBRZYNSKI et al., 2021) e padrão de precipitação (GUOYONG et al., 2020).
Diazotróficos de vida livre	Bactérias que fixam o nitrogênio atmosférico no solo utilizando a enzima nitrogenase. Presente somente em procariotos. Fixação Biológica de Nitrogênio. Relacionadas com o ciclo do nitrogênio (KOIRALA; BROZEL, 2021).	Mudanças no uso do solo afetam a estrutura das comunidades (WANG et al., 2021b; YAN et al., 2022).
Ligninolíticos	Utilizam a lignina como fonte de energia. Produzem as ligninases (classe de enzimas hidrolíticas extracelulares). Podem ser fungos e bactérias. Decomposição de parede celular de plantas e mineralização da	Composição e atividade da comunidade, bem como a abundância de enzimas lignolíticas são significativamente maiores em solo de floresta em

	matéria orgânica do solo. Relacionadas com o ciclo do carbono (DATTA et al., 2017).	comparação com pastagem e áreas de cultivo agrícola (NACKE et al., 2014; ZHENG et al., 2021).
Solubilizadores de fosfato inorgânico	Microrganismos com metabolismo variado. Processo não enzimático. A solubilização ocorre através da produção de ácidos orgânicos. Podem ser fungos e bactérias. Tem a função de promover o crescimento vegetal através da bio-disponibilização do fósforo do solo. Relacionadas com o ciclo do fósforo (ETESAMI; JEONG, 2021.)	Abundância e potencial para solubilização são significativamente maiores em florestas não perturbadas quando comparados com solos de atividade agrícola (PAUL et al., 2018; KAUR; KAUR, 2020).
Pectinolíticos	Utilizam a pectina como fonte de energia. Produzem enzimas que hidrolisam polissacarídeos como as pectinases e pectato-liases. Podem ser fungos e bactérias. Decomposição de parede celular de plantas e mineralização da matéria orgânica do solo. Relacionadas com o ciclo do carbono. Alguns são patógenos de plantas (MCFEETERS et al., 2001).	Fatores abióticos como pH e temperatura inibiram “in vitro” o crescimento de cepas de bactérias pectinolíticas isoladas de solo de floresta (SHRESTA et al., 2021).
Amilolíticos	Utilizam o amido como fonte de energia. Produzem enzimas que hidrolisam polissacarídeos como as amilases. Podem ser fungos e bactérias. Decomposição de restos vegetais e mineralização da matéria orgânica do solo. Relacionadas com o ciclo do carbono (NIMISHA et al., 2019).	O tipo de solo afeta a abundância de bactérias amilolíticas bem como a sua suscetibilidade a herbicidas (DIMOVA et al., 2020). A poluição de solos por antibióticos reduz sua abundância e atividade (AKIMENKO, 2021).
Quitinolíticos	Utilizam a quitina como fonte de energia. Produzem enzimas que hidrolisam o biopolímero β -(1,4) da N-acetilglucosamina. Mais comum em bactérias. Decomposição de restos de insetos e parede celular de fungos, mineralização da matéria orgânica do solo. Relacionadas com o ciclo do carbono e do nitrogênio. São supressoras de fungos e nematoides (HUI et al., 2020).	Estudo com monocultivo e cultivo misto revelou que a maior diversidade vegetal resultou em maior abundância de bactérias quitinolíticas, bem como o potencial para controle de fungos (JIA et al., 2020). Maior atividade quitinolítica foi observada em bactérias isoladas de solo de floresta quando comparada com solos agrícolas (FLORES-

		NÚÑEZ et al., 2018).
Lipolíticos	Utilizam os ácidos graxos como fonte de energia. Produzem enzimas que hidrolisam lipídios como as lipolíticas (lipases). Podem ser fungos e bactérias. Decomposição de resíduos de plantas, insetos e animais, mineralização da matéria orgânica do solo. Relacionadas com o ciclo do carbono (JONIEC, 2019).	Abundância bacteriana aumentada em solo contaminado com hidrocarbonetos em comparação com o controle (GUERRERO-CHAVEZ et al., 2020). A atividade de bactérias lipolíticas foi reduzida em solos contaminados por resíduos industriais (IBE et al., 2014).
Xilanolíticos	Utilizam a xilana e hemiceluloses como fontes de energia. Produzem enzimas que hidrolisam polissacarídeos como as xilanases. Podem ser fungos e bactérias. Decomposição de parede celular de plantas e mineralização da matéria orgânica do solo. Relacionadas com o ciclo do carbono (ABDEL-SATER; EL-SAID, 2001).	A abundância de microrganismos xilanolíticos é afetada por fatores do solo como pH e metais pesados (NAIR et al., 2016). Em região semiárida, o solo não perturbado teve menor proporção de xilanolíticos quando comparado ao solo perturbado (FARREL et al., 2020).
Amonificadores	Utilizam matéria orgânica nitrogenada (proteínas e aminoácidos) e liberam o excesso de N na forma de amônia e amônio. Podem ser procariotos e eucariotos. Decomposição de resíduos vegetais, animais e insetos. Mineralização da matéria orgânica do solo. Relacionados principalmente com o ciclo do nitrogênio (ZHANG et al., 2016).	Atividade e abundância foram afetadas pelo manejo, uso do solo e características edáficas. (GREGORUTTI; CAVIGLIA, 2019; SILVA et al., 2020; DIMOVA et al., 2020). Poluição de solo por antibióticos reduziu a abundância desse grupo (AKIMENKO, 2021).
Nitrificadores	São autotróficos quimiossintéticos que oxidam a amônia e amônio para reduzir o CO ₂ . São altamente especializados. Somente bactérias. Transformação das formas inorgânicas de nitrogênio do solo (ZHANG et al., 2016).	Sua atividade é reduzida em solos contaminados por resíduos industriais (IBE et al., 2014). Diversidade e composição afetados por diferentes usos do solo (CARNEY et al., 2004).
Produtores de sideróforos.	Produzem compostos quelantes de ferro de baixo peso molecular. Geralmente produzido por bactérias. Promoção do crescimento vegetal pela	O uso do solo e a qualidade da matéria orgânica influenciam a composição da comunidade de

<p>disponibilização de ferro em solos deficientes nesse microelemento, supressão de patógenos, redução de estresse abiótico e remoção de compostos tóxicos (SAH; SINGH, 2015).</p>	<p>produtores de sideróforos (DIGNAM et al., 2018). A intensificação do uso do solo afeta a diversidade desse grupo de microrganismos (SHEN et al., 2008).</p>
--	--

Fonte: Elaborada pelo autor.

2.2.9 *Actinobactérias*

Embora não pertençam a uma guilda microbiana ou grupo funcional as actinobactérias são um filo de bactérias muito abundantes no solo que foram incluídos nessa revisão devido as suas características ecológicas como a capacidade de degradar compostos orgânicos no solo sendo bastante influentes nos processos de decomposição (HUI et al., 2021).

As actinobactérias são um grupo distinto de bactérias amplamente distribuídas na natureza. Foi dada especial atenção a este grupo bacteriano em aplicações biotecnológicas, que são um resultado natural de sua diversidade metabólica. As actinobactérias são autóctones e muitas vezes estão entre a população dominante de seus ecossistemas (VAN BERGEIJK et al., 2020).

Na natureza, as actinobactérias desempenham um papel importante na ciclagem de compostos orgânicos e tem sido associadas à produção de matéria orgânica do solo, incluindo a produção dos pigmentos escuros chamados de melanóides, relacionados ao ácido húmico do solo (BAO et al., 2021).

Essas bactérias são ubíquas e abundantes na biosfera e desempenham papéis críticos na ecologia do solo através da fixação de nitrogênio, solubilização de fósforo, mobilização de outros nutrientes e degradação de polímeros recalcitrantes como lignocelulose e quitina (STEVENSON; HALLSWORTH, 2014).

As actinobactérias representam uma das maiores unidades taxonômicas no domínio das bactérias e a taxonomia desses microrganismos evoluiu significativamente ao longo do tempo com a acumulação de conhecimento. Com base na filogenia refinada das sequências do gene 16S rRNA, foi possível classificar os membros desse filo em 425 gêneros, seis classes, 46 ordens e 79 famílias. (SALAM et al., 2020).

As actinobactérias são responsáveis pelo odor agradável de terra molhada e são reconhecidas como degradadores de materiais tóxicos e são utilizados na biorremediação (LACOMBE-HARVEY et al., 2018).

Elas são significativamente bem adaptadas à sobrevivência em ambientes hostis, alguns desses microrganismos são capazes de crescer a temperaturas elevadas ($> 50^{\circ}\text{C}$) e são essenciais para o processo de compostagem. O crescimento micelial filamentososo, a capacidade de formar esporos e a capacidade de produzir metabólitos secundários representam traços adequados para a sobrevivência das actinobactérias em condições de estresse, como solos contaminados por metais pesados, para os quais essas bactérias também desenvolveram vários mecanismos de resistência (QIN et al., 2019; ARAUJO et al., 2020).

São bactérias Gram positivas, principalmente aeróbias e formadoras de esporos, com alto teor de G + C em seu DNA. Elas compartilham algumas características morfológicas com fungos mostrando crescimento filamentososo, produzindo micélio aéreo ou de substrato (BARKA et al., 2016).

Esses microrganismos são encontrados tanto em habitats terrestres como aquáticos, incluindo manguezais e sedimentos marinhos. Pertencem a grupos mesófilos e termófilos, que ampliam sua gama de habitats utilizados. As actinobactérias são conhecidas por produzir uma ampla gama de compostos bioativos, incluindo várias enzimas com múltiplas aplicações biotecnológicas (TISCHLER et al., 2019).

Apesar da sua pronunciada capacidade de tolerar estresse, esse grupo de microrganismos também são suscetíveis aos distúrbios que ocorrem no solo. Araújo et al. (2020) e Wiryawan et al. (2022) relatam que esse grupo de microrganismos são regulados por fatores físico-químicos do solo e clima, bem como tiveram sua diversidade reduzida em áreas de uso agrícola. Dados da literatura mostram que a abundância dessas bactérias foi reduzida em solo sobre atividade de mineração quando comparado com solo de floresta (AUSTRIA et al., 2021).

2.3 Considerações finais

Os grupos funcionais microbianos são comunidades especializadas do solo, assim classificadas, por estarem diretamente ligadas com os ciclos biogeoquímicos, participando dos processos de decomposição e mineralização dos resíduos do solo. Esses grupos são suscetíveis aos diversos distúrbios que afetam o solo, assim como as demais comunidades do solo, e o seu estudo permite prever como as perturbações podem afetar a funcionalidade do solo.

As diversas abordagens permitem utilizá-los como bioindicadores da qualidade do solo em uma gama de possibilidades que vão desde as técnicas mais tradicionais de cultivo *in vitro* bem como as técnicas moleculares mais modernas.

A utilização desses grupos microbianos como sensores do estresse do solo e práticas de manejo, possibilita a gestão e o monitoramento de áreas de proteção, ou de uso antrópico e potencialmente podem prevenir a degradação do solo, que é uma necessidade particularmente urgente em virtude das atividades humanas.

AGRADECIMENTOS

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

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABDEL-SATER, M. A.; EL-SAID, A. H. M. Xylan-decomposing fungi and xylanolytic activity in agricultural and industrial wastes. **International Biodeterioration & Biodegradation**, v. 47, n. 1, p. 15-21, 2001.
- ABIRAAMI, T. V.; SINGH, S.; NAIN, L. Soil metaproteomics as a tool for monitoring functional microbial communities: promises and challenges. **Reviews in Environmental Science and Bio/Technology**, v. 19, n. 1, p. 73-102, 2020.
- ACKERMAN, D.; MILLET, D. B.; CHEN, X. Global estimates of inorganic nitrogen deposition across four decades. **Global Biogeochemical Cycles**, v. 33, n. 1, p. 100-107, 2019.
- AKIMENKO, Y. Influence of Pollution by Antibiotics on Biological Properties of Soils (Through the Example of Ordinary Chernozem). **Water, Air, & Soil Pollution**, v. 232, n. 6, p. 1-14, 2021.
- ALARCÓN, A. et al. Impact of crude oil on functional groups of culturable bacteria and colonization of symbiotic microorganisms in the *Clitoria-Brachiaria* rhizosphere grown in mesocosms. **Acta Biológica Colombiana**, v. 24, n. 2, p. 343-353, 2019.
- APONTE, H. et al. Meta-analysis of heavy metal effects on soil enzyme activities. **Science of the Total Environment**, v. 737, e139744, 2020.
- ARAUJO, A. S. F. et al. Distinct bacterial communities across a gradient of vegetation from a preserved Brazilian Cerrado. **Antonie van Leeuwenhoek**, v. 110, n. 4, p. 457-469, 2017.

- ARAUJO, R. et al. Biogeography and emerging significance of Actinobacteria in Australia and Northern Antarctica soils. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 146, e107805, 2020.
- ARGIROFF, W. A. et al. Anthropogenic N deposition alters soil organic matter biochemistry and microbial communities on decaying fine roots. **Global Change Biology**, v. 25, n. 12, p. 4369-4382, 2019.
- ARMENISE, E. et al. Developing a soil quality index to compare soil fitness for agricultural use under different managements in the Mediterranean environment. **Soil and Tillage Research**, v. 130, p. 91-98, 2013.
- AUSTRIA, E. S.; SOTO, J. E. A.; LUDOVICE, L. Changes in the abundance of Actinobacteria and Proteobacteria in soils impacted by mining activities. **Science & Engineering**, v. 14, n. 2, p. 242, 2021.
- AVELLANEDA-TORRES, L. M. et al. Potato cultivation and livestock effects on microorganism functional groups in soils from the neotropical high Andean Páramo. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 44, 2020.
- BAO, Y. et al. Important ecophysiological roles of non-dominant Actinobacteria in plant residue decomposition, especially in less fertile soils. **Microbiome**, v. 9, n. 1, p. 1-17, 2021.
- BARBIER, E. B.; BURGESS, J. C.; DEAN, T. J. How to pay for saving biodiversity. **Science**, v. 360, n. 6388, p. 486-488, 2018.
- BARBIER, E. B.; HOCHARD, J. P. Land degradation and poverty. **Nature Sustainability**, v. 1, n. 11, p. 623-631, 2018.
- BARKA, E. A. et al. Taxonomy, physiology, and natural products of Actinobacteria. **Microbiology and Molecular Biology Reviews**, v. 80, n. 1, p. 1-43, 2016.
- BASTIDA, F. et al. The ecological and physiological responses of the microbial community from a semiarid soil to hydrocarbon contamination and its bioremediation using compost amendment. **Journal of Proteomics**, v. 135, p. 162-169, 2016.
- BATÁRY, P. et al. *Biologia Futura*: landscape perspectives on farmland biodiversity conservation. **Biologia Futura**, v. 71, n. 1, p. 9-18, 2020.
- BELLENGER, J. P. et al. Biological nitrogen fixation by alternative nitrogenases in terrestrial ecosystems: a review. **Biogeochemistry**, v. 149, n. 1, p. 53-73, 2020.
- BENDER, S. F., WAGG, C., VAN DER HEIJDEN, M. G. An underground revolution: biodiversity and soil ecological engineering for agricultural sustainability. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 31, n. 6, p. 440-452, 2016.
- BERKELMANN, D. et al. Unravelling the effects of tropical land use conversion on the soil microbiome. **Environmental Microbiome**, v. 15, n. 1, p. 1-18, 2020.

- BERLEMONT, R. et al. Cellulolytic potential under environmental changes in microbial communities from grassland litter. **Frontiers in Microbiology**, v. 5, n. 639, 2014.
- BOLO, P. et al. Application of residue, inorganic fertilizer and lime affect phosphorus solubilizing microorganisms and microbial biomass under different tillage and cropping systems in a Ferralsol. **Geoderma**, v. 390, p. 114962, 2021.
- BREVIK, E. C. et al. Soil ecosystem services and human health. *Current Opinion in Environmental Science & Health*, v. 5, p. 87-92, 2018.
- BREVIK, E. C. et al. The interdisciplinary nature of SOIL. **Soil**, v. 1, n. 1, p. 117, 2011.
- BÜNEMANN, E. K. et al. Soil quality—A critical review. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 120, p. 105-125, 2018.
- CANALS, R. M. et al. Soil bacterial functional diversity mirrors the loss of plant diversity by the expansion of a native tall-grass in high mountain grasslands. **Plant and Soil**, v. 445, n. 1, p. 243-257, 2019.
- CANARINI, A. et al. Ecological memory of recurrent drought modifies soil processes via changes in soil microbial community. **Nature Communications**, v. 12, n. 1, p. 1-14, 2021.
- CARMO, M.; DOMINGOS, T. Agricultural expansion, soil degradation, and fertilization in Portugal, 1873–1960: From history to soil and back again. **Social Science History**, v. 45, n. 4, p. 705-732, 2021.
- CARNEY, K. M.; MATSON, P. A.; BOHANNAN, B. J. M. Diversity and composition of tropical soil nitrifiers across a plant diversity gradient and among land-use types. **Ecology Letters**, v. 7, n. 8, p. 684-694, 2004.
- CARTER, M. R. et al. Concepts of soil quality and their significance. **Developments in Soil Science**, v. 25, p. 1-19, 1997.
- CARTWRIGHT, J., DZANTOR, E. K., MOMEN, B. Soil microbial community profiles and functional diversity in limestone cedar glades. **Catena**, v. 147, p. 216-224, 2016.
- CASTRO, A. P et al. Microbial diversity in Cerrado biome (Neotropical Savanna) soils. **PLoS one**, v. 11, n. 2, e0148785, 2016.
- CAVICCHIOLI, R. et al. Scientists' warning to humanity: microorganisms and climate change. **Nature Reviews Microbiology**, v. 17, n. 9, p. 569-586, 2019.
- CHAGNON, M. et al. Risks of large-scale use of systemic insecticides to ecosystem functioning and services. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 22, n. 1, p. 119-134, 2015.

CHANDEL, S.; HADDA, M. S.; MAHAL, A. K. Soil quality assessment through minimum data set under different land uses of submontane Punjab. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, v. 49, n. 6, p. 658-674, 2018.

CHENG, L. et al. Screening and identification of pectinolytic bacteria for ramie degumming. **Textile Research Journal**, v. 91, n. 9-10, p. 1056-1064, 2021.

CHODAK, M. et al. Functional diversity of soil microbial communities under Scots pine, Norway spruce, silver birch and mixed boreal forests. **Pedobiologia**, v. 58, n. 2-3, p. 81-88, 2015.

CHU, D. Effects of heavy metals on soil microbial community. Em: **IOP Conference Series: Earth and environmental science**. IOP Publishing, p. 012009, 2018.

CORWIN, D. L. Climate change impacts on soil salinity in agricultural areas. **European Journal of Soil Science**, v. 72, n. 2, p. 842-862, 2021.

CUI, Y. et al. Diversity patterns of the rhizosphere and bulk soil microbial communities along an altitudinal gradient in an alpine ecosystem of the eastern Tibetan Plateau. **Geoderma**, v. 338, p. 118-127, 2019.

DATTA, R. et al. Enzymatic degradation of lignin in soil: a review. **Sustainability**, v. 9, n. 7, e1163, 2017.

DAULAGALA, P. W. H. K. P. Chitinolytic endophytic bacteria as biocontrol agents for phytopathogenic fungi and nematode pests: a review. **Asian Journal of Research in Botany**, v. 5, p. 14-24, 2021.

DELGADO-BAQUERIZO, M. et al. Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. **Nature Communications**, v. 7, 10541, 2016.

DI MUSCIANO, M. et al. Elevational patterns of plant dispersal ability in southern Europe. **Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology**, p. 1-9, 2022.

DIGNAM, B. E. et al. Effect of land use and soil organic matter quality on the structure and function of microbial communities in pastoral soils: implications for disease suppression. **PLoS One**, v. 13, n. 5, e0196581, 2018.

DIMOVA, M. I.; YAMBORKO, N. A.; IUTYNSKA, G. O. Hexachlorobenzene effect on microbiocenoses of different soil types. **Mikrobiolohichniy Zhurnal**, v. 82, n. 4, p. 13-22, 2020.

DINEL, H.; SCHNITZER, M.; MEHUYS, G. R. Soil lipids: origin, nature, content, decomposition, and effect on soil physical properties. **Soil Biochemistry**, p. 397-430, 2017.

DOBZYŃSKI, J. et al. The reaction of cellulolytic and potentially cellulolytic spore-forming bacteria to various types of crop management and farmyard manure fertilization in bulk soil. **Agronomy**, v. 11, n. 4, p. 772, 2021.

- DORAN, J. W.; PARKIN, T. B. Defining and assessing soil quality. Em: **Defining soil quality for a sustainable environment**, Ed. J. W. Doran, D. C. Coleman, D. F. Bezdicek e B. A. Stewart, Special Publication Number 35, p. 1-21, 1994.
- DORAN, J. W.; PARKIN, T. B. Quantitative indicators of soil quality: a minimum data set. **Methods for Assessing Soil Quality**, v. 49, p. 25-37, 1997.
- DROBNIK, T. et al. Soil quality indicators—From soil functions to ecosystem services. **Ecological Indicators**, v. 94, p. 151-169, 2018.
- DUBEY, A. et al. Soil microbiome: a key player for conservation of soil health under changing climate. **Biodiversity and Conservation**, v. 28, n. 8, p. 2405-2429, 2019.
- ELAHI, E. et al. Agricultural intensification and damages to human health in relation to agrochemicals: Application of artificial intelligence. **Land Use Policy**, v. 83, p. 461-474, 2019.
- ERLANDSON, S. et al. Soil abiotic variables are more important than Salicaceae phylogeny or habitat specialization in determining soil microbial community structure. **Molecular Ecology**, v. 27, n. 8, p. 2007-2024, 2018.
- ESCALAS, A. et al. Microbial functional diversity: From concepts to applications. **Ecology and Evolution**, v. 9, n. 20, p. 12000-12016, 2019.
- ETESAMI, H.; JEONG, B. R. Contribution of arbuscular mycorrhizal fungi, phosphate-solubilizing bacteria, and silicon to P uptake by plant: a review. **Frontiers in Plant Science**, v. 12, p. 1355, 2021.
- FADIJI, A. E.; AYANGBENRO, A. S.; BABALOLA, O. O. Shotgun metagenomics reveals the functional diversity of root-associated endophytic microbiomes in maize plant. **Current Plant Biology**, v. 25, p. 100195, 2021.
- FARRELL, H. L. et al. Disturbance is more important than seeding or grazing in determining soil microbial communities in a semiarid grassland. **Restoration Ecology**, v. 28, p. 335-343, 2020.
- FERREIRA, M. J.; SILVA, H.; CUNHA, A. Siderophore-producing rhizobacteria as a promising tool for empowering plants to cope with iron limitation in saline soils: a review. **Pedosphere**, v. 29, n. 4, p. 409-420, 2019.
- FICHTNER, A. et al. Effects of anthropogenic disturbances on soil microbial communities in oak forests persist for more than 100 years. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 70, p. 79-87, 2014.
- FIERER, N. et al. Cross-biome metagenomic analyses of soil microbial communities and their functional attributes. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 109, n. 52, p. 21390-21395, 2012.

FLORES-NÚÑEZ, V. M. et al. Comparison of plant growth-promoting rhizobacteria in a pine forest soil and an agricultural soil. **Soil Research**, v. 56, n. 4, p. 346-355, 2018.

GE, Z. et al. Analysis on metabolic functions of stored rice microbial communities by BIOLOG ECO microplates. **Frontiers in microbiology**, v. 9, e1375, 2018.

GOMEZ, E. J.; DELGADO, J. A.; GONZALEZ, J. M. Environmental factors affect the response of microbial extracellular enzyme activity in soils when determined as a function of water availability and temperature. **Ecology and Evolution**, v. 10, n. 18, p. 10105-10115, 2020.

GOMEZ, E., FERRERAS, L., TORESANI, S. Soil bacterial functional diversity as influenced by organic amendment application. **Bioresource Technology**, v. 97, n.13, p. 1484-1489, 2006.

GORLACH-LIRA, K.; COUTINHO, H. D. M. Population dynamics and extracellular enzymes activity of mesophilic and thermophilic bacteria isolated from semi-arid soil of northeastern Brazil. **Brazilian Journal of Microbiology**, v. 38, p. 135-141, 2007.

GOROVTSOV, A. et al. Ecological evaluation of polymetallic soil quality: the applicability of culture-dependent methods of bacterial communities studying. **Journal of Soils and Sediments**, v. 19, n. 8, p. 3127-3138, 2019.

GRAHAM, E. B. et al. Microbes as engines of ecosystem function: when does community structure enhance predictions of ecosystem processes?. **Frontiers in microbiology**, v. 7, 2016.

GREGORUTTI, V. C.; CAVIGLIA, O. P. Impact of crop aerial and root biomass inputs on soil nitrifiers and cellulolytic microorganisms. **Soil and Tillage Research**, v. 191, p. 85-97, 2019.

GRIME, J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **The American Naturalist**, v. 111, n. 982, p. 1169-1194, 1977.

GUERRA, C. A. et al. Tracking, targeting, and conserving soil biodiversity. **Science**, v. 371, n. 6526, p. 239-241, 2021.

GUERRERO-CHAVEZ, A. C. et al. Diesel impacts on functional bacterial groups and collembolans during phytoremediation in a mesocosm system. **Water, Air, & Soil Pollution**, v. 231, n. 10, p. 1-15, 2020.

GUO, Y. et al. Natural revegetation of a semiarid habitat alters taxonomic and functional diversity of soil microbial communities. **Science of the Total Environment**, v. 635, p. 598-606, 2018.

GUOYONG, Y. A. N. et al. Long-time precipitation reduction and nitrogen deposition increase alter soil nitrogen dynamic by influencing soil bacterial communities and functional groups. **Pedosphere**, v. 30, n. 3, p. 363-377, 2020.

- HAEGEMAN, B. et al. Robust estimation of microbial diversity in theory and in practice. **The ISME Journal**, v. 7, n. 6, p. 1092-1101, 2013.
- HAN, L. L. et al. Multiple factors drive the abundance and diversity of the diazotrophic community in typical farmland soils of China. **FEMS Microbiology Ecology**, 95(8), f113, 2019.
- HARTMANN, M. et al. Resistance and resilience of the forest soil microbiome to logging-associated compaction. **The ISME Journal**, v. 8, n. 1, p. 226-244, 2014.
- HE, W. et al. Effects of predominant tree species mixing on lignin and cellulose degradation during leaf litter decomposition in the Three Gorges Reservoir, China. **Forests**, v. 10, n. 4, p. 360, 2019.
- HEMMAT-JOU, M. H. et al. Analysis of microbial communities in heavy metals-contaminated soils using the metagenomic approach. **Ecotoxicology**, v. 27, n. 9, p. 1281-1291, 2018.
- HENNERON, L. et al. Rhizosphere control of soil nitrogen cycling: a key component of plant economic strategies. **New Phytologist**, v. 228, n. 4, p. 1269-1282, 2020.
- HEROLD, N. et al. Soil property and management effects on grassland microbial communities across a latitudinal gradient in Germany. **Applied soil ecology**, v. 73, p. 41-50, 2014.
- HOU, E. et al. Effects of climate on soil phosphorus cycle and availability in natural terrestrial ecosystems. **Global Change Biology**, v. 24, n. 8, p. 3344-3356, 2018.
- HUGOUVIEUX-COTTE-PATTAT, N.; CONDEMINE, G.; SHEVCHIK, V. E. Bacterial pectate lyases, structural and functional diversity. **Environmental Microbiology Reports**, v. 6, n. 5, p. 427-440, 2014.
- HUI, C. et al. Chitin degradation and the temporary response of bacterial chitinolytic communities to chitin amendment in soil under different fertilization regimes. **Science of the Total Environment**, v. 705, e136003, 2020.
- HUI, M. L. Y. et al. The extremophilic actinobacteria: From microbes to medicine. **Antibiotics**, v. 10, n. 6, e682, 2021.
- HUTCHINS, D. A. et al. Climate change microbiology—problems and perspectives. **Nature Reviews Microbiology**, v. 17, n. 6, p. 391-396, 2019.
- IBE, I. J. et al. Effects of cassava mill effluent on some groups of soil bacteria and soil enzymes. **International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences**, v. 3, n. 10, p. 284-289, 2014.
- IMRAN, A. et al. Diazotrophs for lowering nitrogen pollution crises: looking deep into the roots. **Frontiers in Microbiology**, v. 12, e637815, 2021.

ISOBE, K. et al. Consequences of microbial diversity in forest nitrogen cycling: diverse ammonifiers and specialized ammonia oxidizers. **The ISME Journal**, v. 14, n. 1, p. 12-25, 2020.

JARAMILLO, P. A. P. et al. Isolation of lipolytic bacteria from Colombian Andean soils: A target for bioprospecting. **Journal of Microbiology, Biotechnology and Food Sciences**, v. 2021, p. 1250-1256, 2017.

JIA, P. et al. Plant diversity enhances the reclamation of degraded lands by stimulating plant–soil feedbacks. **Journal of Applied Ecology**, v. 57, n. 7, p. 1258-1270, 2020.

JONIEC, J. Indicators of microbial activity in the assessment of soil condition subjected to several years of reclamation. **Ecological Indicators**, v. 98, p. 686-693, 2019.

JOUFFRET, V. et al. Increasing the power of interpretation for soil metaproteomics data. **Microbiome**, v. 9, n. 1, p. 1-15, 2021.

KAMAU, J. W. et al. Occurrence of pectinolytic bacteria causing blackleg and soft rot of potato in Kenya. **Journal of Plant Pathology**, v. 101, n. 3, p. 689-694, 2019.

KANDELER, F., KAMPICHLER, C., HORAK, O. Influence of heavy metals on the functional diversity of soil microbial communities. **Biology and Fertility of Soils**, v. 23, n. 3, p. 299-306, 1996.

KARLEN, D. L.; DITZLER, C. A.; ANDREWS, S. S. Soil quality: why and how? **Geoderma**, v. 114, n. 3-4, p. 145-156, 2003.

KAUR, R.; KAUR, S. Variation in the phosphate solubilizing bacteria from virgin and the agricultural soils of Punjab. **Current Microbiology**, v. 77, n. 9, p. 2118-2127, 2020.

KAVITHA, R.; BHUVANESWARI, V. Assessment of polyethylene degradation by biosurfactant producing ligninolytic bacterium. **Biodegradation**, v. 32, n. 5, p. 531-549, 2021.

KENNEDY, A. C., SMITH, K. L. Soil microbial diversity and the sustainability of agricultural soils. **Plant and Soil**, v. 170, n. 1, p. 75-86, 1996.

KOECHLI, C. et al. Assessing fungal contributions to cellulose degradation in soil by using high-throughput stable isotope probing. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 130, p. 150-158, 2019.

KOEGEL-KNABNER, I.; RUMPEL, C. Advances in molecular approaches for understanding soil organic matter composition, origin, and turnover: a historical overview. **Advances in Agronomy**, v. 149, p. 1-48, 2018.

KOIRALA, A.; BRÖZEL, V. S. Phylogeny of Nitrogenase Structural and Assembly Components Reveals New Insights into the Origin and Distribution of Nitrogen Fixation across Bacteria and Archaea. **Microorganisms**, v. 9, n. 8, p. 1662, 2021.

KOPITTKE, P. M. et al. Soil and the intensification of agriculture for global food security. **Environment International**, v. 132, e105078, 2019.

KRAMER, J.; ÖZKAYA, Ö.; KÜMMERLI, R. Bacterial siderophores in community and host interactions. **Nature Reviews Microbiology**, v. 18, n. 3, p. 152-163, 2020.

KRAUSE, S. et al. Trait-based approaches for understanding microbial biodiversity and ecosystem functioning. **Frontiers in Microbiology**, v. 5, 2014.

KUYPERS, M. M.; MARCHANT, H. K.; KARTAL, B. The microbial nitrogen-cycling network. **Nature Reviews Microbiology**, v. 16, n. 5, p. 263-276, 2018.

LACOMBE-HARVEY, M.; BRZEZINSKI, R. BEAULIEU, C. Chitinolytic functions in actinobacteria: ecology, enzymes, and evolution. **Applied Microbiology and Biotechnology**, v. 102, n. 17, p. 7219-7230, 2018.

LAMBERS, H. Phosphorus acquisition and utilization in plants. **Annual Review of Plant Biology**, v. 73, p. 11-126, 2022.

LAURETO, L. M. O., CIANCIARUSO, M. V., SAMIA, D. S. M. Functional diversity: an overview of its history and applicability. **Natureza & Conservação**, v. 13, n. 2, p. 112-116, 2015.

LEMANOWICZ, J. Dynamics of phosphorus content and the activity of phosphatase in forest soil in the sustained nitrogen compounds emissions zone. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 25, n. 33, p. 33773-33782, 2018.

LIANG, S., GROSSMAN, J., SHI, W. Soil microbial responses to winter legume cover crop management during organic transition. **European Journal of Soil Biology**, v. 65, p. 15-22, 2014.

LLADÓ, S.; LÓPEZ-MONDÉJAR, R.; BALDRIAN, P. Drivers of microbial community structure in forest soils. **Applied Microbiology and Biotechnology**, v. 102, n. 10, p. 4331-4338, 2018.

LOCEY, K. J.; LENNON, J. T. Scaling laws predict global microbial diversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 113, n. 21, p. 5970-5975, 2016.

LÓPEZ-MONDÉJAR, R. et al. Cellulose and hemicellulose decomposition by forest soil bacteria proceeds by the action of structurally variable enzymatic systems. **Scientific Reports**, v. 6, 25279, 2016.

LOUCA, S. et al. Function and functional redundancy in microbial systems. **Nature Ecology & Evolution**, v. 2, n. 6, p. 936-943, 2018.

LUCAS, J. M.; MCBRIDE, S. G.; STRICKLAND, M. S. Trophic level mediates soil microbial community composition and function. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 143, p. 107756, 2020.

MACARTHUR, R. H., WILSON, E. O. **The theory of island biogeography**. Princeton, NJ, 1967.

MAIKHURI, R. K.; RAO, K. S. Soil quality and soil health: A review. **International Journal of Ecology and Environmental Sciences**, v. 38, n. 1, p. 19-37, 2012.

MALIK, M. S. et al. Biological control of fungal pathogens of tomato (*Lycopersicon esculentum*) by chitinolytic bacterial strains. **Journal of Basic Microbiology**, v. 62, n. 1, p. 48-62, 2022.

MARINARI, S. et al. Soil development and microbial functional diversity: proposal for a methodological approach. **Geoderma**, v. 192, p. 437-445, 2013.

MARON, P. A. et al. High microbial diversity promotes soil ecosystem functioning. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 84, n. 9, e02738-17, 2018.

MARON, P. A. et al. Metaproteomics: a new approach for studying functional microbial ecology. **Microbial Ecology**, v. 53, n. 3, p. 486-493, 2007.

MARTIN, M. F.; OKPO, E. A.; ANDY, I. E. Microbial amylases: A review. **World News of Natural Sciences**, v. 22, 2019.

MARTINY, A. C. High proportions of bacteria are culturable across major biomes. **The ISME Journal**, v. 13, n. 8, p. 2125-2128, 2019.

MATUOKA, M. A. et al. Effects of anthropogenic disturbances on bird functional diversity: A global meta-analysis. **Ecological Indicators**, v. 116, e106471, 2020.

MCFEETERS, R. F.; HANKIN, L.; LACY, G. H. Pectinolytic and pectolytic microorganisms. Em: **Compendium of methods for the microbiological examination of foods**. 4th ed. Washington, DC: American Public Health Association, p. 195-199, 2001.

MENSHAWY, M. N. et al. Isolation and molecular identification of cellulose/hemicellulose degrading bacteria from agricultural compost and determination of their hydrolytic potential. **South African Journal of Botany**, v. 149, p. 617-621, 2022.

MOHAMMADIPANAH, F., WINK, J. Actinobacteria from arid and desert habitats: diversity and biological activity. **Frontiers in microbiology**, v. 6, 1541, 2016.

MORADI, M. et al. Screening and isolation of powerful amylolytic bacterial strains. **International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences**, v. 3, n. 2, p. 758-768, 2014.

MUÑOZ-ROJAS, M. et al. Soil quality indicators to assess functionality of restored soils in degraded semiarid ecosystems. **Restoration Ecology**, v. 24, n. S2, 2016.

MUÑOZ-ROJAS, M. Soil quality indicators: critical tools in ecosystem restoration. **Current Opinion in Environmental Science & Health**, v. 5, p. 47-52, 2018.

- NABIOLLAHI, K. et al. Assessing the effects of slope gradient and land use change on soil quality degradation through digital mapping of soil quality indices and soil loss rate. **Geoderma**, v. 318, p. 16-28, 2018.
- NACKE, H. et al. Land use type significantly affects microbial gene transcription in soil. **Microbial Ecology**, v. 67, n. 4, p. 919-930, 2014.
- NAIR, A. et al. Effect of soil quality on xylanase activity of xylanolytic bacteria. **International Journal of Environmental Sciences**, v. 5, n. 4, p. 203-210, 2016.
- NAIR, A., NGOUAJIO, M. Soil microbial biomass, functional microbial diversity, and nematode community structure as affected by cover crops and compost in an organic vegetable production system. **Applied Soil Ecology**, v. 58, p. 45-55, 2012.
- NANNIPIERI, P. et al. Recommendations for soil microbiome analyses. **Biology and Fertility of Soils**, v. 55, n. 8, p. 765-766, 2019.
- NAYAK, S. K. et al. Chitinase producing soil bacteria: prospects and applications. Em: **Frontiers in soil and Environmental Microbiology**. CRC Press, p. 289-298, 2020.
- NIE, Y. et al. Ammonium nitrogen content is a dominant predictor of bacterial community composition in an acidic forest soil with exogenous nitrogen enrichment. **Science of the Total Environment**, v. 624, p. 407-415, 2018.
- NIJS, E. A. et al. Soil microbial moisture dependences and responses to drying–rewetting: the legacy of 18 years drought. **Global Change Biology**, v. 25, n. 3, p. 1005-1015, 2019.
- NIMISHA, P.; MOKSHA, S.; GANGWANE, A. K. Amylase activity of starch degrading bacteria isolated from soil. **International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences**, v. 8, n. 4, 2019.
- NORTCLIFF, S. Standardization of soil quality attributes. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 88, n. 2, p. 161-168, 2002.
- NOTTINGHAM, A. T. et al. Nutrient limitations to bacterial and fungal growth during cellulose decomposition in tropical forest soils. **Biology and Fertility of Soils**, v. 54, n. 2, p. 219-228, 2018.
- OSZUST, K.; FRĄC, M. First report on the microbial communities of the wild and planted raspberry rhizosphere—A statement on the taxa, processes and a new indicator of functional diversity. **Ecological Indicators**, v. 121, p. 107117, 2021.
- OYEDEJI, O. et al. Isolation and screening of xylanolytic fungi from soil of botanical garden: xylanase production from *Aspergillus flavus* and *Trichoderma viride*. **Journal of Microbiological Research**, v. 8, n. 1, p. 9-18, 2018.

- PAHARI, A. et al. Bacterial siderophore as a plant growth promoter. Em: **Microbial biotechnology** Springer, Singapore, p. 163-180, 2018.
- PARKER, C. A. Non-symbiotic nitrogen-fixing bacteria in soil. **Journal of Soil Science**, v. 8, p. 48–59, 1957.
- PASTORE, G.; KERNCHEN, S.; SPOHN, M. Microbial solubilization of silicon and phosphorus from bedrock in relation to abundance of phosphorus-solubilizing bacteria in temperate forest soils. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 151, p. 108050, 2020.
- PATRA, A. K. et al. Effects of grazing on microbial functional groups involved in soil N dynamics. **Ecological Monographs**, v. 75, n. 1, p. 65-80, 2005.
- PAUL, R. et al. Phosphorus dynamics and solubilizing microorganisms in acid soils under different land uses of Lesser Himalayas of India. **Agroforestry Systems**, v. 92, n. 2, p. 449-461, 2018.
- PAULA, F. S. et al. Land use change alters functional gene diversity, composition and abundance in Amazon forest soil microbial communities. **Molecular Ecology**, v. 23, p. 2988–2999, 2014.
- PENN, C. J.; CAMBERATO, J. J. A critical review on soil chemical processes that control how soil pH affects phosphorus availability to plants. **Agriculture**, v. 9, n. 6, p. 120, 2019.
- PEREIRA, P. et al. Soil ecosystem services, sustainability, valuation and management. **Current Opinion in Environmental Science & Health**, v. 5, p. 7-13, 2018.
- POWELL, J. R., WELSH, A., HALLIN, S. Microbial functional diversity enhances predictive models linking environmental parameters to ecosystem properties. **Ecology**, v. 96, n. 7, p. 1985-1993, 2015.
- POWERS, R. P.; JETZ, W. Global habitat loss and extinction risk of terrestrial vertebrates under future land-use-change scenarios. **Nature Climate Change**, v. 9, n. 4, p. 323-329, 2019.
- PRĂVĂLIE, R. Exploring the multiple land degradation pathways across the planet. **Earth-Science Reviews**, v. 220, p. 103689, 2021.
- QIAN, H. et al. Effects of soil residual plastic film on soil microbial community structure and fertility. **Water, Air, & Soil Pollution**, v. 229, n. 8, p. 1-11, 2018.
- QIN, S. et al. Actinobacteria in special and extreme habitats: diversity, function roles and environmental adaptations. **Frontiers in Microbiology**, v. 10, p. 944, 2019.
- QING, W. A. N. G et al. Research progress on the effect of soil fumigation on soil nitrogen cycles and functional microorganisms. **Chinese Journal of Pesticide Science**, v. 23, n. 6, p. 1063-1072, 2021.

QUADROS, P. D. et al. Coal mining practices reduce the microbial biomass, richness and diversity of soil. **Applied Soil Ecology**, v. 98, p. 195-203, 2016.

RAM, L., KAUR, K., SHARMA, S. Screening isolation and characterization of cellulase producing microorganisms from soil. **International Journal of Pharmaceutical Science Invention**, v. 3, n. 3, p. 12-18, 2014.

RAMAKRISHNAN, S. et al. Silvopastoral system for resilience of key soil health indicators in semi-arid environment. **Archives of Agronomy and Soil Science**, v. 67, n. 13, p. 1834-1847, 2021.

RAWAT, P. et al. Phosphate-solubilizing microorganisms: mechanism and their role in phosphate solubilization and uptake. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, v. 21, n. 1, p. 49-68, 2021.

RESHMY, R. et al. Microbial valorization of lignin: Prospects and challenges. **Bioresource Technology**, v. 344, e126240, 2022.

RODRIGUES, G. R. et al. Unraveling the xylanolytic potential of *Acidobacteria* bacterium AB60 from Cerrado soils. **FEMS Microbiology Letters**, v. 367, n. 18, 2020.

ROMEU, E. et al. Atividade lipolítica in vitro de actinobactérias em gradiente de pH, salinidade e temperatura. **Enciclopédia Biosfera**, v. 18, n. 38, p. 114-126, 2021.

SAH, S.; SINGH, R. Siderophore: Structural and functional characterization—A comprehensive review. **Agriculture (Pol'nohospodárstvo)**, v. 61, n. 3, p. 97-114, 2015.

SAHU, A. K. et al. Isolation and characterization of lipolytic bacteria from oil contaminated soil from petrol bunk at southeast Bangalore. **Asian Journal of Pharmaceutical Research and Development**, v. 7, n. 2, p. 30-34, 2019.

SALAM, N. et al. Update on the classification of higher ranks in the phylum Actinobacteria. **International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology**, v. 70, n. 2, p. 1331-1355, 2020.

SALEEM, M.; HU, J.; JOUSSET, A. More than the sum of its parts: microbiome biodiversity as a driver of plant growth and soil health. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 50, p. 145-168, 2019.

SANTI, C., BOGUSZ, D., FRANCHE, C. Biological nitrogen fixation in non-legume plants. **Annals of botany**, v. 111, n. 5, p. 743-767, 2013.

SANTINONI, I. et al. Effect of transgenic soybean on functional groups of microorganisms in the rhizosphere in soil microcosm. **Agronomy Science and Biotechnology**, v. 5, n. 1, p.11-11, 2019.

SCHIMEL, J. P., SCHAEFFER, S. M. Microbial control over carbon cycling in soil. **Frontiers in Microbiology**. v. 3, n. 348, 2012.

- SENGUPTA, A. et al. Efficacies of freshly isolated phosphate solubilising bacteria (PSB) on growth promotion in groundnut (*Arachis hypogaea* L.) upon commonly used PSB biofertilizers in eastern India. **Legume Research-An International Journal**, v. 43, n. 5, p. 658-664, 2020.
- SHAHRAJABIAN, M. H. et al. Sustainable agriculture systems in vegetable production using chitin and chitosan as plant biostimulants. **Biomolecules**, v. 11, n. 6, p. 819, 2021.
- SHARMA, S., KUMAR, V., TRIPATHI, R. B. Isolation of phosphate solubilizing microorganism (PSMs) from soil. **Journal of microbiology and Biotechnology Research**, v. 1, n. 2, p. 90-95, 2017.
- SHEN, W. et al. Land use intensification affects soil microbial populations, functional diversity and related suppressiveness of cucumber *Fusarium* wilt in China's Yangtze River Delta. **Plant and Soil**, v. 306, n. 1, p. 117-127, 2008.
- SHRESTHA, S. et al. Screening and Molecular Identification of Novel Pectinolytic Bacteria from Forest Soil. **Fermentation**, v. 7, n. 40, 2021.
- SILABAN, S.; MARIKA, D. B.; SIMORANGKIR, M. Isolation and characterization of amylase-producing amylolytic bacteria from rice soil samples. Em: **Journal of Physics: Conference Series**. IOP Publishing, p. 012006, 2020.
- SILVA, J. M. et al. Microbiological Attributes of a Cohesive Yellow Latosol Under Different Land Use Systems. **Journal of Agricultural Studies**, v. 8, n. 4, p. 696-711, 2020.
- SIMS, J. T.; CUNNINGHAM, S. D.; SUMNER, M. E. Assessing soil quality for environmental purposes: roles and challenges for soil scientists. **Journal of Environmental Quality**, v. 26, n. 1, p. 20-25, 1997.
- SINGH, B. K. et al. Loss of microbial diversity in soils is coincident with reductions in some specialized functions. **Environmental Microbiology**, v. 16, p. 2408–2420, 2014.
- SOFO, A.; RICCIUTI, P. A standardized method for estimating the functional diversity of soil bacterial community by Biolog® EcoPlates™ assay—The case study of a sustainable olive orchard. **Applied Sciences**, v. 9, n. 19, p. 4035, 2019.
- SOUMARE, A. et al. Exploiting biological nitrogen fixation: a route towards a sustainable agriculture. **Plants**, v. 9, n. 8, p. 1011, 2020.
- STEVENSON, A., HALLSWORTH, J. E. Water and temperature relations of soil Actinobacteria. **Environmental microbiology reports**, v. 6, n. 6, p. 744-755, 2014.
- SUMARSIH, S. et al. Characterization and Lipase Production of *Micrococcus* sp. L69 Isolated from Palm Oil-contaminated Soil. **Asian Journal of Water, Environment and Pollution**, v. 17, n. 3, p. 77-80, 2020.

SUN, W.; SHAHRAJABIAN, M. H.; CHENG, Q. Nitrogen fixation and diazotrophs—a review. **Romanian Biotechnology Letters**, v. 26, n. 4, p. 2834-2845, 2021.

TAMBURINI, G. et al. Agricultural diversification promotes multiple ecosystem services without compromising yield. **Science advances**, v. 6, n. 45, e1715, 2020.

TANG, A. et al. Potential PGPR properties of cellulolytic, nitrogen-fixing, phosphate-solubilizing bacteria in rehabilitated tropical forest soil. **Microorganisms**, v. 8, n. 3, p. 442, 2020b.

TANG, M. et al. Elevational is the main factor controlling the soil microbial community structure in alpine tundra of the Changbai Mountain. **Scientific Reports**, v. 10, n. 1, p. 1-15, 2020a.

THAPA, S. et al. Microbial cellulolytic enzymes: diversity and biotechnology with reference to lignocellulosic biomass degradation. **Reviews in Environmental Science and Bio/Technology**, v. 19, n. 3, p. 621-648, 2020.

THEVENOT, M.; DIGNAC, M.; RUMPEL, C. Fate of lignins in soils: a review. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 42, n. 8, p. 1200-1211, 2010.

THIRUPPATHI, K. et al. Evaluation of textile dye degrading potential of ligninolytic bacterial consortia. **Environmental Challenges**, v. 4, e100078, 2021.

TISCHLER, D.; VAN BERKEL, W. J. H.; FRAAIJE, M. W. Actinobacteria, a source of biocatalytic tools. **Frontiers in Microbiology**, v. 10, p. 800, 2019.

TIWARI, S. et al. Land use change: A key ecological disturbance declines soil microbial biomass in dry tropical uplands. **Journal of Environmental Management**, v. 242, p. 1-10, 2019.

TORSVIK, V., ØVREÅS, L. Microbial diversity and function in soil: from genes to ecosystems. **Current Opinion in Microbiology**, v. 5, n. 3, p. 240-245, 2002.

TUMANE, P. M. et al. Production of pectinase enzyme by pectinolytic bacteria isolated from fruit waste dumping soil samples. **International Journal of Research and Analytical Reviews**, v. 5, n. 3, p. 826-835, 2018.

VAN BERGEIJK, D. A. et al. Ecology and genomics of Actinobacteria: new concepts for natural product discovery. **Nature Reviews Microbiology**, v. 18, n. 10, p. 546-558, 2020.

VAN LEEUWEN, J. P. et al. Modeling of soil functions for assessing soil quality: Soil biodiversity and habitat provisioning. **Frontiers in Environmental Science**, v. 7, p. 113, 2019.

VERMA, D.; KUMAR, R.; SATYANARAYANA, T. Diversity in xylan-degrading prokaryotes and xylanolytic enzymes and their bioprospects. Em: **Microbial diversity in ecosystem sustainability and biotechnological applications**. Springer, Singapore, p. 325-373, 2019.

- WANG, C. et al. Land-use change has a greater effect on soil diazotrophic community structure than the plant rhizosphere in acidic ferralsols in southern China. **Plant and Soil**, v. 462, n. 1, p. 445-458, 2021b.
- WANG, H. et al. Pathogen biocontrol using plant growth-promoting bacteria (PGPR): Role of bacterial diversity. **Microorganisms**, v. 9, n. 9, p. 1988, 2021a.
- WANG, W.; LIANG, C. Enhancing the compost maturation of swine manure and rice straw by applying bioaugmentation. **Scientific Reports**, v. 11, n. 1, p. 1-11, 2021.
- WANG, Y. et al. The diversity of microbial community and function varied in response to different agricultural residues composting. **Science of the Total Environment**, v. 715, e136983, 2020.
- WEIHRAUCH, C.; WEBER, C. J. Phosphorus enrichment in floodplain subsoils as a potential source of freshwater eutrophication. **Science of the Total Environment**, v. 747, p. 141213, 2020.
- WILHELM, R. C. et al. Bacterial contributions to delignification and lignocellulose degradation in forest soils with metagenomic and quantitative stable isotope probing. **The ISME Journal**, v. 13, n. 2, p. 413-429, 2019.
- WINOGRADSKY, S. Sur la microflora autochtone de la terre arable. **Comptes rendus hebdomadaires des seances de l'Academie des Sciences (Paris) D**, v. 178, p. 1236-1239, 1924.
- WINOGRADSKY, S. "Sur l'assimilation de l'azote gazeux de l'atmosphere par les microbes." **Comptes Rendus de Seances de l'Academie Sciences**. v. 116, n. 24, p. 1385-1388, 1893.
- WIRYAWAN, A. et al. Changes in Essential Soil Nutrients and Soil Disturbance Directly Affected Soil Microbial Community Structure: A Metagenomic Approach. **Journal of Ecological Engineering**, v. 23, n. 7, p. 238-245, 2022.
- WIYONO, S. et al. Abundance of soil microbes, endophytic fungi and blast disease of paddy rice with three pest management practices. **Biodiversitas**, v. 21, n. 9, p. 4234-4239, 2020.
- WU, Z. et al. Environmental factors shaping the diversity of bacterial communities that promote rice production. **BMC Microbiology**, v. 18, n. 1, p. 1-11, 2018.
- XIAO, D. et al. Soil organic carbon mineralization with fresh organic substrate and inorganic carbon additions in a red soil is controlled by fungal diversity along a pH gradient. **Geoderma**, v. 321, p. 79-89, 2018.
- XIE, H. et al. A bibliometric analysis on land degradation: Current status, development, and future directions. **Land**, v. 9, n. 1, p. 28, 2020.

YAN, J. et al. Land use indirectly affects the cycling of multiple nutrients by altering the diazotrophic community in black soil. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, v. 102, n. 9, p. 3788-3795, 2022.

YANG, G. et al. How soil biota drive ecosystem stability. **Trends in Plant Science**, v. 23, n. 12, p. 1057-1067, 2018.

YANG, X. et al. Temperature and precipitation drive elevational patterns of microbial beta diversity in alpine grasslands. **Microbial Ecology**, p. 1-13, 2021.

YU, J. I. A.; WHALEN, J. K. A new perspective on functional redundancy and phylogenetic niche conservatism in soil microbial communities. **Pedosphere**, v. 30, n. 1, p. 18-24, 2020.

YU, S. et al. Changes in seasonal precipitation distribution but not annual amount affect litter decomposition in a secondary tropical forest. **Ecology and Evolution**, v. 9, n. 19, p. 11344-11352, 2019.

ZAK, J. C. et al. Functional diversity of microbial communities: a quantitative approach. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 26, n. 9, p. 1101-1108, 1994.

ZHALNINA, K. et al. Soil pH determines microbial diversity and composition in the park grass experiment. **Microbial Ecology**, v. 69, n. 2, p. 395-406, 2015.

ZHANG, K. et al. A sustainable approach for efficient conversion of lignin into biodiesel accompanied by biological pretreatment of corn straw. **Energy Conversion and Management**, v. 199, p. 111928, 2019.

ZHANG, K. et al. Interactive effects of soil pH and substrate quality on microbial utilization. **European Journal of Soil Biology**, v. 96, p. 103151, 2020.

ZHANG, T.; CHEN, H. Y. H.; RUAN, H. Global negative effects of nitrogen deposition on soil microbes. **The ISME Journal**, v. 12, n. 7, p. 1817-1825, 2018.

ZHANG, X. et al. Effects of raised-bed planting for enhanced summer maize yield on rhizosphere soil microbial functional groups and enzyme activity in Henan Province, China. **Field Crops Research**, v. 130, p. 28-37, 2012.

ZHANG, Z. et al. Do warming-induced changes in quantity and stoichiometry of root exudation promote soil N transformations via stimulation of soil nitrifiers, denitrifiers and ammonifiers? **European Journal of Soil Biology**, v. 74, p. 60-68, 2016.

ZHAO, C. et al. Soil microbial community composition and respiration along an experimental precipitation gradient in a semiarid steppe. **Scientific Reports**, v. 6, p. 24317, 2016.

ZHAO, F. Z. et al. Changes of soil microbial and enzyme activities are linked to soil C, N and P stoichiometry in afforested ecosystems. **Forest Ecology and Management**, v. 427, p. 289-295, 2018.

ZHENG, H. et al. Network analysis and subsequent culturing reveal keystone taxa involved in microbial litter decomposition dynamics. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 157, p. 108230, 2021.

ZHOU, Z.; WANG, C.; LUO, Y. Meta-analysis of the impacts of global change factors on soil microbial diversity and functionality. **Nature Communications**, v. 11, n. 1, p. 1-10, 2020.

3. CAPÍTULO 2: INFLUÊNCIA DAS CONDIÇÕES BIÓTICAS E ABIÓTICAS LOCAIS E DA MUDANÇA NO USO DO SOLO SOBRE A DINÂMICA POPULACIONAL DE GRUPOS BACTERIANOS CULTIVÁVEIS E SUA RELAÇÃO COM OS CICLOS BIOGEOQUÍMICOS.

RESUMO

As comunidades microbianas desempenham um papel fundamental nas funções dos ecossistemas, incluindo a ciclagem biogeoquímica. Os grupos funcionais microbianos e actinobactérias estão envolvidos nos processos de decomposição e mineralização dos resíduos do solo. A mudança no uso da terra impacta negativamente esses grupos, entretanto é pouco compreendido como as condições ambientais locais podem influenciar os impactos causados por essas mudanças. Dessa forma o objetivo desse trabalho foi investigar como as condições locais influenciam a dinâmica populacional de grupos bacterianos cultiváveis ao longo de classes de uso do solo e como as abundâncias microbianas estão relacionadas com a biogeoquímica nesses cenários. O estudo foi realizado em Aiuaba, Sete Cidades, Ubajara 1 e Ubajara 2 contemplando diferentes condições bióticas e abióticas. As classes de uso do solo foram estabelecidas de acordo com o estágio de regeneração da mata nativa e atividade agrícola. Foram determinadas as abundâncias dos grupos bacterianos, índices de equabilidade e análises químicas a partir das amostras de solo. Os dados foram submetidos à MANOVA, análise de regressão linear, análise de redundância e componentes principais. Os resultados mostram que as maiores abundâncias foram encontradas em Ubajara 1 e Aiuaba e as menores em Ubajara 2 e Sete Cidades. As condições locais apresentaram maior efeito sobre a variância dos grupos bacterianos do que a mudança no uso do solo. O pH do solo foi o fator local com maior influência sobre as abundâncias bacterianas. Os índices de equabilidade não apresentaram relação com as características ambientais locais não sendo capazes de serem relacionados com a qualidade do solo. Maior relação das abundâncias microbianas com os teores de C, N e P ocorreu em Ubajara 1 e Ubajara 2 que está relacionada com a maior disponibilidade de carbono orgânico nesses locais. De forma geral, as abundâncias bacterianas apresentaram maior interação com o nitrogênio do solo. Devido a maior severidade abiótica Sete Cidades foi a localidade que foi mais afetada pela combinação dos fatores locais e uso do solo.

Palavras-chave: Fertilidade; Escala regional; pH do solo; Comunidades microbianas.

3.1 Introdução

O Brasil é um país com elevada extensão territorial e que abriga uma ampla diversidade biológica tornando-se uma prioridade de conservação. Apresenta grandes áreas de vegetação remanescente que cobre cerca de 60% do país em uma variedade de ecossistemas que inclui florestas tropicais, pântanos, savanas e pastagens (SOARES-FILHO et al. 2014).

A conversão de ecossistemas naturais em terras agrícolas e áreas urbanas são uma ameaça para a conservação da biodiversidade, pois causam grandes mudanças nesses ecossistemas. O uso de terras agrícolas para atender às demandas de uma população crescente é considerado um fator significativo para a perda de biodiversidade devido à degradação do solo (CHAUDHARY; KASTNER 2016; MORAES et al. 2017; RODRÍGUEZ-ECHEVERRY et al. 2018).

As florestas tropicais estão sobre grave ameaça de desmatamento para agricultura e a pressão da atividade humana sobre esses ecossistemas naturais tem-se mostrado cada vez mais acentuada (VENTER et al. 2016). Os solos dessas florestas fornecem serviços ecossistêmicos essenciais que foram moldados por interações solo-vegetação em longo prazo e os efeitos da mudança no uso do solo impactam profundamente suas propriedades e funções (VELDKAMP et al., 2020).

O solo é constituído por comunidades de organismos vivos interagindo uns com os outros e com o ambiente. Determinar os efeitos de vários componentes desse ecossistema, incluindo fatores bióticos e abióticos, é relevante para entender como os impactos antropogênicos e ambientais afetam o seu funcionamento. No entanto, a compreensão detalhada de um ecossistema é muito difícil devido a potencial complexidade das múltiplas interações ecológicas que geralmente são multifatoriais (SANTOYO et al., 2017).

As conversões de terra provocam mudanças nas propriedades do solo afetando as comunidades microbianas, que desempenham papéis vitais na ciclagem de nutrientes e no funcionamento do ecossistema (GUO et al., 2016; ZHANG et al., 2016). Entretanto, a severidade abiótica é considerada o fator mais determinante dessas comunidades (BARTO et al., 2010).

A conversão de terra pode ter um impacto particular nas propriedades do solo que depende de fatores como as condições abióticas locais e a duração e intensidade das práticas agropastoris (RAMESH et al., 2019; LUETZENBURG et al., 2020).

Vários fatores abióticos são conhecidos por modelar as comunidades microbianas do solo podendo-se citar o pH (ZHOU et al., 2017), carbono orgânico (YOU et al., 2014), teores de cálcio e potássio (STOMEIO et al., 2012), tipo de solo (BERG; SMALLA, 2009), umidade (BUTENSCHOEN et al., 2011), condutividade elétrica (KIM et al., 2016), precipitação (WANG et al., 2022) e temperatura (JANSSON; HOFMOCKEL, 2020) além de fatores geográficos como a altitude (XU et al., 2015).

De acordo com Sun et al., (2020), as propriedades do solo são mais influentes do que as variáveis climáticas na composição e estruturação das comunidades microbianas. Por outro lado, a estrutura das comunidades microbianas parece ser mais influenciada pelos fatores climáticos como a precipitação (WANG et al., 2018^a).

A composição da vegetação, que é um componente biótico, também apresenta um papel importante na estruturação da microbiota do solo, especialmente na região da rizosfera, (SOLEIMANI et al., 2019). Conforme relatado por Singh et al. (2009), a estrutura da comunidade microbiana no ambiente natural é influenciada por interações entre fatores bióticos e abióticos.

Os impactos da mudança no uso da terra podem trazer consequências para os ciclos biogeoquímicos, pois não somente afeta a comunidade edáfica como também o estoque de carbono no solo (LIU et al., 2020). Os grupos funcionais bacterianos são comunidades do solo intimamente relacionadas com a ciclagem biogeoquímica e sua abundância e diversidade podem fornecer informações importantes sobre o funcionamento do ecossistema (MOSCATELLI et al., 2018; DROST et al., 2020).

A mudança no uso do solo afeta a abundância dos grupos funcionais (NACKE et al., 2014; PAUL et al., 2018; WANG et al., 2021) bem como os fatores abióticos como o pH (SHRESTA et al., 2021), tipo de solo (DIMOVA et al., 2020) e clima (GUOYONG et al., 2020). Devido a sua função no solo bem como a suscetibilidade aos distúrbios ambientais esses grupos são considerados bioindicadores de qualidade do solo (WÉSSSEN; HALLIN, 2011; EZEOKOLI et al., 2020).

Nesse sentido, estudar a dinâmica populacional dos grupos bacterianos em diferentes categorias de uso do solo e condições ambientais locais, pode proporcionar um melhor entendimento de como a combinação desses fatores pode afetar a abundância dessas comunidades em escala regional, permitindo identificar os fatores mais importantes e prever qual configuração pode tornar o ecossistema mais vulnerável à degradação. Isso se torna mais

pertinente para florestas tropicais de ambientes semiáridos, pois apresentam maior severidade abiótica (FLORES et al., 2020).

Diante do exposto surgem as seguintes perguntas científicas: como a mudança no uso do solo e a variação local das condições bióticas e abióticas influenciam a dinâmica populacional de grupos funcionais bacterianos e actinobactérias? Qual fator exerce maior influência considerando a escala regional? Como a combinação desses fatores pode afetar a relação dos grupos bacterianos com os ciclos biogeoquímicos?

A partir disso têm-se as seguintes hipóteses: (1) maior severidade abiótica local intensifica os efeitos da mudança no uso do solo provocando maior impacto sobre a dinâmica populacional dos grupos bacterianos (2) as condições abióticas locais tem maior efeito sobre a dinâmica populacional, uma vez que os impactos da mudança no uso do solo variam em função das condições locais (3) maior severidade abiótica e intensidade de uso resultam em menor abundância microbiana (4) menor abundância bacteriana reduz a sua relação com os ciclos biogeoquímicos.

O objetivo desse trabalho foi investigar como a mudança no uso do solo e a variação local das condições bióticas e abióticas influenciam a abundância de bactérias celulolíticas, amilolíticas, diazotróficas de vida livre, solubilizadoras de fosfato e actinobactérias, determinar qual fator exerce maior efeito na escala regional, como a combinação desses fatores pode influenciar a relação das abundâncias microbianas com os teores de carbono, nitrogênio e fósforo do solo, determinar qual grupo bacteriano é mais afetado e qual tem maior potencial em contribuir com a biogeoquímica.

3.2 Material e métodos

3.2.1 Local de estudo

O estudo foi desenvolvido na Estação Ecológica de Auiaba (ESECA), Parque Nacional de Sete Cidades (PNSC), Parque Nacional de Ubajara (PNU) e suas respectivas regiões de entorno. Os mapas das respectivas localidades encontram-se nos Anexos A, C e E.

A ESECA é uma Unidade de Conservação (UC) localizada no município de Auiaba no estado do Ceará. Nessa UC registram-se três tipos principais de vegetação: caatinga, mata seca e carrasco. Essa heterogeneidade é atribuída à fisiografia da área, os diferentes tipos de solo, variações no relevo e proximidade com outras tipologias florestais. O clima da região é definido

pela classificação de Köppen como BShw', ou seja, semiárido com curta estação chuvosa e concentração das chuvas nos meses de março e abril (COSTA, 2007).

Os dados da estação pluviométrica da ESECA mostram que os totais anuais de precipitação ficam entre 590 e 684 milímetros. A temperatura apresenta valores médios entre 25,3 e 25,9 °C, sendo dezembro o mês mais quente e junho o mês mais frio. O índice efetivo de umidade varia entre 61,5% e 51,9% (LEMOS; MEGURO, 2015).

As principais classes de solo encontradas na ESECA são: Luvisolos Crômicos Órticos; Latossolos Vermelho-Amarelos Alumínicos; Argissolos Vermelho-Amarelo Eutrófico; e a classe dos Neossolos Litólicos Eutróficos (ÁVILA; MEDEIROS, 2014).

O Parque Nacional de Sete Cidades fica localizado no nordeste do estado do Piauí, nos municípios de Piri-piri, Piracuruca e Brasileira. A região apresenta totais de precipitação média anual de 1.258 mm e temperatura média anual de 24,8°C (MENDES; SANTOS, 2019).

A vegetação local é formada por um mosaico complexo de tipos estruturais dominados por formações de savana que geralmente estão associadas à Neossolos Quartzarênicos, Neossolos Litólitos, Plintossolos Pétricos e Planossolos sendo caracterizados como ácidos e pobres em nutrientes, com elevados teores de Al e Fe e fortemente influenciados pelo regime hídrico (COUTINHO, 1978; JACOMINE et al., 1986; HUNKE et al., 2014; MANTOVANI et al. 2017; MENDES; SANTOS, 2019).

Os solos dessa região constituem substrato para o desenvolvimento de vegetação do tipo floresta tropical periodicamente inundada, floresta tropical semidecídua, floresta aberta perenifólia, cerrado aberto perenifólio, cerrado xeromórfico e campo graminóide (MENDES; SANTOS, 2019).

O Parque Nacional de Ubajara é uma área federal protegida, caracterizada como uma Unidade de Conservação de Proteção Integral. Essa UC compreende uma área de aproximadamente 6288 ha na serra da Ibiapaba, no estado do Ceará, abrangendo os municípios de Ubajara, Tianguá e Frecheirinha (ICMBio, 2019; PINHEIRO et al., 2020).

O parque está inserido no domínio climático semiárido brasileiro, com altitudes que variam de 400 a 1100 m acima do nível do mar. Nas áreas abaixo de 500 m, a precipitação média anual é de 943 mm e a temperatura média anual é de 28,2° C, enquanto nas áreas acima de 800 m, o clima é do tipo Tropical Quente Sub-úmido, com precipitação média anual de 1.483 mm e temperatura média de 24° a 26°C (IPECE, 2017; FLORES et al., 2017; ICMBio, 2019).

Quanto à cobertura vegetal, a região de maior altitude, abrange uma faixa de Floresta Estacional Sempre-Verde, denominada de mata úmida serrana. Na encosta, predomina a Floresta Estacional Decídua, denominada, popularmente, de mata seca (SILVEIRA et al., 2020). Os solos da região de maior altitude são classificados como Latossolos Vermelho-Amarelo e estão associadas à mata úmida. Os solos da encosta são classificados como Argissolos Vermelho-Amarelo e Neossolos litólicos e estão associados à caatinga e carrasco (SANTOS; NASCIMENTO, 2019).

Como o município de Ubajara compreende clima, vegetação e altitude distintos, para esse estudo ele foi dividido em Ubajara 1 para a região de encosta (abaixo de 500 m) e Ubajara 2 para a região acima de 800 metros de altitude.

3.2.2 Amostragem

As parcelas foram previamente demarcadas e mapeadas por meio de imagens de satélite de alta resolução espacial (Rapid Eye), disponíveis no site do Catálogo Geo do Ministério do Meio Ambiente (MMA 2018). A delimitação das classes de uso do solo foi realizada por meio do programa ArcMap 10 e foram classificadas como protegida, conservada, secundária e agrícola. No Apêndice A estão apresentadas as informações sobre as parcelas amostrais e a classificação de uso do solo.

Foram realizadas quatro transeções, partindo de dentro da Unidade de Conservação (UC) em direção à área externa (1 km da borda da UC) e distância mínima de 3 km entre as transeções. Cada transecto compreende as quatro classes de uso do solo e inclui área protegida (PA), dentro da Unidade de Conservação, utilizada como controle, e duas áreas externas contíguas (paisagens) rotuladas como L1 e L2, nas quais fragmentos de vegetação (conservada, secundária e agrícola) foram selecionados pelo método de amostragem aleatória estratificada. No total, foram coletadas 98 amostras de solo sendo 28 amostras de Aiuaba, 28 de Sete Cidades e 42 de Ubajara. A amostragem foi realizada nos períodos de 20/04/2018 a 01/05/2018, 15/05/2018 a 01/06/2018 e 01/07/2018 a 17/07/2018 em Aiuaba, Sete Cidades e Ubajara respectivamente. O solo foi coletado em uma profundidade de 10 cm.

As características das classes de uso do solo estão apresentadas no Apêndice C. As informações sobre os tipos de cultivo agrícola bem como o bioma das matas nativas em cada

localidade estão descritas no Apêndice B. Os mapas dos delineamentos amostrais estão apresentados nos anexos B (Aiuaba), D (Sete Cidades) e F (Ubajara 1 e 2).

3.2.3 Análises química e microbiológica do solo

Os dados utilizados nesse estudo foram previamente relatados por Bandeira (2020), Ramos (2021) e Cunha (2022) que utilizaram as metodologias conforme descrito a seguir.

As análises químicas das amostras de solo foram realizadas seguindo as metodologias descritas por Teixeira et al. (2017). Foram avaliados os seguintes parâmetros: pH, condutividade elétrica, carbono orgânico total, nitrogênio total, fósforo total, textura, granulometria, macronutrientes, micronutrientes, sódio, acidez potencial. Para esse estudo foram calculadas, a partir dos dados, a relação C/N, a CTC total, a soma de bases e a saturação por bases (V%) devido sua estreita relação com a fertilidade do solo.

A abundância de grupos bacterianos cultiváveis (AGBC) foi estimada pelo método de contagem de placas (*spread plate*) e os seguintes grupos funcionais foram analisados: bactérias amilolíticas, bactérias celulolíticas, bactérias diazotróficas de vida livre e bactérias solubilizadoras de fosfato, com base em sua relação com a dinâmica de C, N e P no solo. A abundância de actinobactérias também foi determinada. Os procedimentos de contagem foram realizados em triplicata e com três repetições.

Dez gramas (10 g) da amostra de solo foram dispersos em 90 mL de solução isotônica estéril (NaCl 0,85%) e posteriormente agitados por 30 min a 150 rpm para homogeneização. Foram feitas diluições seriadas (10^{-2} – 10^{-6}), seguidas da inoculação de 0,1 mL de cada diluição em meio de cultivo seletivo. Nistatina ($100.000 \text{ UI. mL}^{-1}$) com padrão microbiológico foi adicionada aos meios de cultivo (4 mL por litro de meio) para prevenir o crescimento de fungos, naturalmente presentes nas amostras de solo. Todos os resultados da contagem foram expressos em Unidades Formadoras de Colônias (UFC) por grama de solo e transformados em \log_{10} (Log UFC. g^{-1}).

As bactérias solubilizadoras de fosfato foram contabilizadas utilizando o meio ágar de Pikovskaya (PVK), com pH ajustado em 7,0 ($\pm 0,2$) e a adição do corante azul de bromofenol. As placas inoculadas foram incubadas a 28° C (± 2) durante sete dias. Foram consideradas solubilizadoras de fosfato somente as colônias que apresentaram halos amarelados ou translúcidos em seu redor. (PIKOVSKAYA, 1948; GADAGI & SA, 2002). Para a contagem das

bactérias celulolíticas foi utilizado o meio ágar de celulose modificado com corante vermelho congo (CCRA) de acordo com Hendricks et al. (1995). A incubação ocorreu durante sete dias a 28 ° C (± 2). Após este período, foram consideradas celulolíticas as colônias que apresentaram halos hidrolíticos revelados com solução de NaCl (2M).

O meio de cultivo de Burk, que não contém nenhuma fonte de nitrogênio em sua composição, foi utilizado para quantificar as bactérias diazotróficas de vida livre. O pH do meio foi ajustado para 7. Após a inoculação, as placas foram incubadas durante sete dias a 28° C (WILSON & KNIGHT, 1952; PARK et al. 2005). Para a quantificação das bactérias amilolíticas foi utilizado o meio de ágar mínimo com a adição de 2% de amido. Após a incubação, as bactérias amilolíticas foram reveladas com solução de lugol. A formação de um halo alaranjado ao redor da colônia caracterizou o teste positivo (KANNAN 1996; CAPPUCINO; SHERMAN 1996). A abundância das actinobactérias foi determinada no meio de caseína-dextrose-ágar (CDA) conforme descrito por Arifuzzaman et al. (2010). As placas foram incubadas durante sete dias a 28° C.

3.2.4 *Análise dos dados*

Os dados quantitativos obtidos pelas análises químicas do solo foram submetidos à análise de dispersão multivariada com o objetivo de identificar padrões de heterogeneidade nas características químicas dos solos entre as localidades.

Os dados obtidos a partir das contagens de colônias (abundância) foram utilizados para elaborar o índice de equabilidade (Shannon) que descreve a uniformidade dos grupos sendo indicador da estabilidade da comunidade bacteriana (KENNEDY; SMITH 1995), calculado a partir da seguinte equação:

$$H = - \sum p_i (\ln p_i)$$

Onde “pi” é a abundância relativa de cada grupo bacteriano no somatório de todas as contagens considerando os cinco grupos (MAGURRAN, 1988).

Os dados quantitativos das abundâncias e equabilidades foram submetidos ao teste de normalidade, homogeneidade de variância e ANOVA seguido do teste de Tukey (p<0,05) e plotados na forma de Box-Plot comparando as classes de uso do solo e as diferentes localidades. As abundâncias relativas de todos os grupos bacterianos foram plotadas em gráfico de colunas

empilhadas contemplando as classes de uso e localidades para visualização da estrutura das comunidades.

Foram realizadas ANOVA de dois fatores para verificar o efeito da interação das classes de uso do solo com as localidades sobre as abundâncias de cada grupo e MANOVA para verificar o padrão de diferenciação das abundâncias entre as classes de uso e entre as localidades. Análise de dispersão multivariada também foi utilizada para identificar padrões de variabilidade do conjunto de abundâncias entre as classes de uso e localidades.

Posteriormente, foram realizadas análises de regressão linear relacionando os teores de C, N e P do solo com a abundância de cada grupo bacteriano (GOMEZ et al. 2006) contemplando as quatro classes de uso do solo e as localidades estudadas. A partir disso foi elaborada uma matriz dos coeficientes angulares da regressão que foram analisados (ANOVA) contemplando as classes de uso, as localidades, os grupos bacterianos, os nutrientes e classificados com base na intensidade da correlação como fraca (0,2 a 0,39), moderada (0,4 a 0,69), forte (0,7 a 0,89) e muito forte (0,9 a 1) conforme estabelecido por Callegari-Jacques (2003).

Análises de redundância e de componentes principais foram utilizadas para identificar quais fatores mais influenciam a dinâmica populacional bacteriana em escala local e regional respectivamente (RAMETTE, 2007).

As análises de regressão linear, componentes principais e de variância foram realizadas no software IBM SPSS Statistics versão 20, a análise de redundância foi realizada no software PAST versão 4.11, a matriz da regressão foi elaborada no Microsoft Office Excel 2010 e os histogramas e Box-Plot foram plotados no Prism GraphPad versão 5.

3.3 Resultados

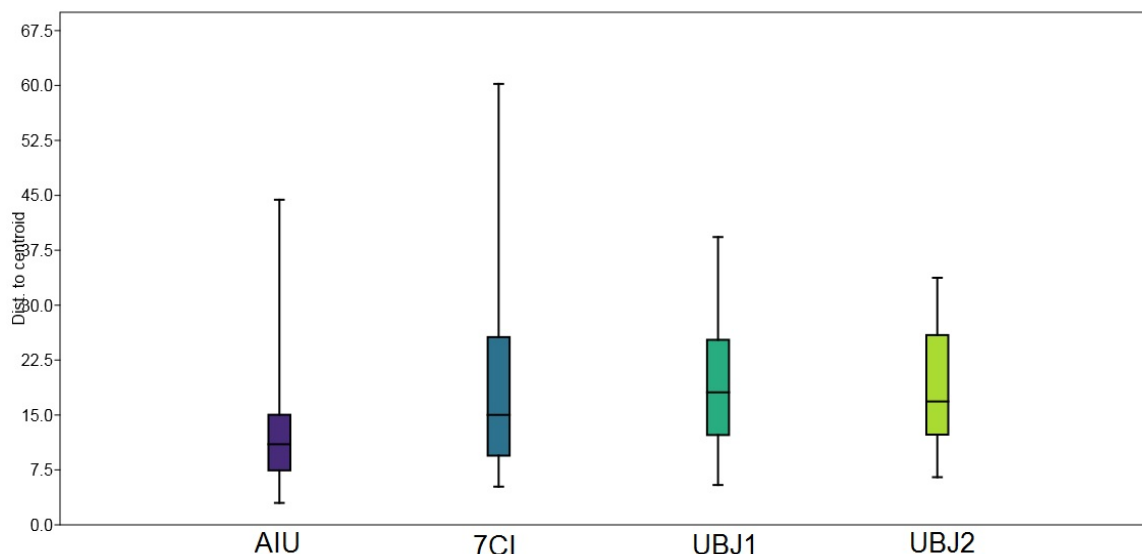
3.3.1 Dispersão multivariada dos parâmetros químicos do solo.

Os dados dos parâmetros químicos do solo foram agrupados por classe de uso e localidade e estão apresentados no Apêndice D. Os dados das análises químicas do solo estão disponibilizados com maior detalhamento em Bandeira, (2020), Ramos, (2021) e Cunha (2022) para Sete Cidades, Aiuaba e Ubajara respectivamente.

A análise de dispersão multivariada verificou a dispersão dos valores obtidos pelas análises dos parâmetros químicos do solo a nível local (entre parcelas) e entre as localidades

estudadas. Conforme o resultado da análise, as localidades apresentam padrões de dispersão diferenciados entre si ($p < 0.05$). O gráfico dessa análise está apresentado na Figura 1.

Figura 1 – Gráfico da análise de dispersão multivariada dos parâmetros químicos do solo entre as localidades com base nas distâncias euclidianas para os centroides. AIU: Aiuaba. 7CI: Sete Cidades. UBJ1: Ubajara abaixo de 500 m de altitude. UBJ2: Ubajara acima de 800 m de altitude.



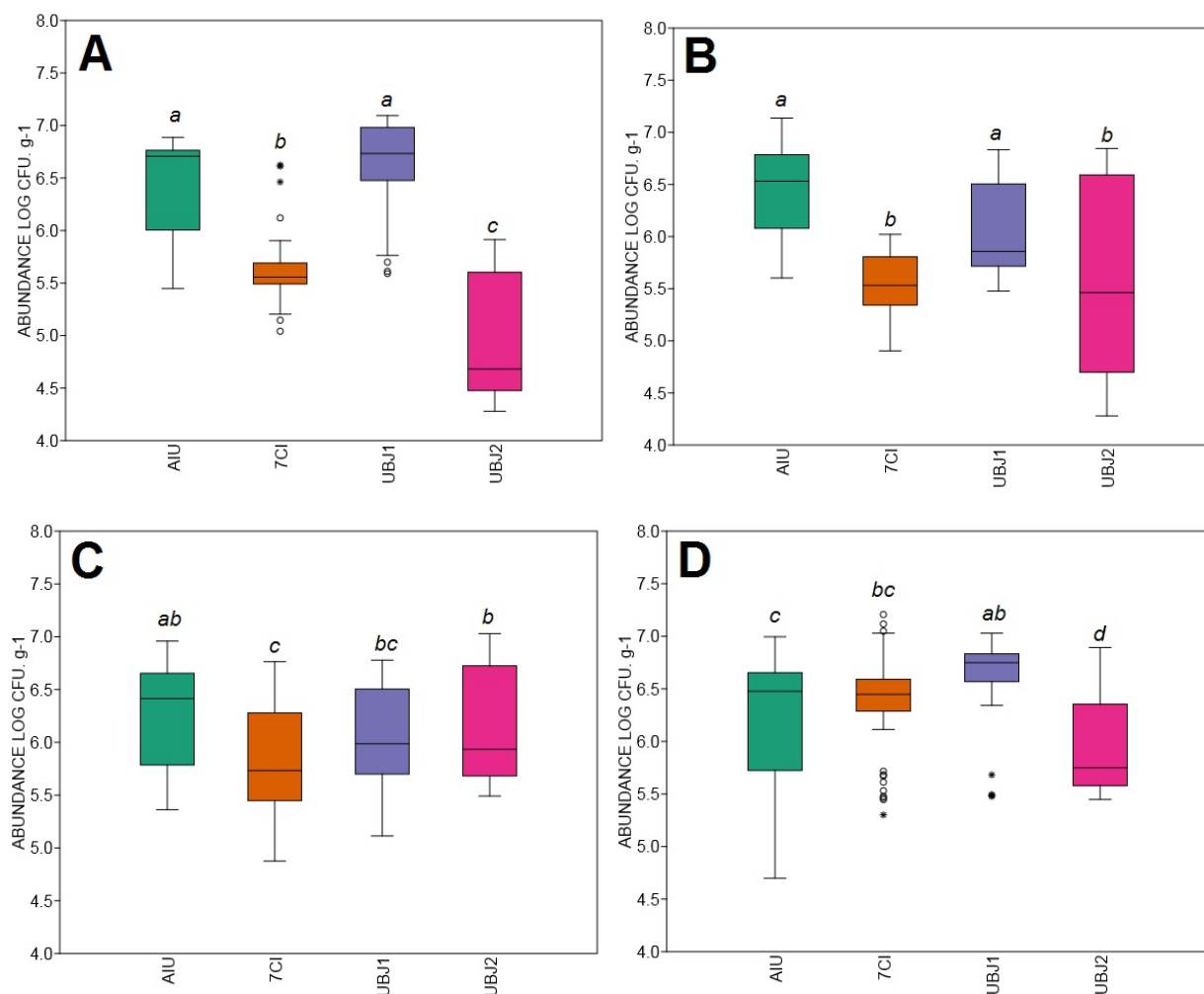
Fonte: elaborada pelo autor.

Nota-se que a localidade de Sete Cidades apresenta a maior dispersão no seu conjunto de dados obtidos a partir das análises químicas das parcelas amostrais do solo evidenciada pelas distâncias euclidianas dos valores para os centroides sugerindo maior heterogeneidade entre as parcelas nessa localidade.

3.3.2 Abundância dos grupos bacterianos entre as localidades

A ANOVA mostrou diferença estatística significativa entre as abundâncias para todos os grupos bacterianos estudados contemplando os diferentes usos e localidades ($p < 0.05$). As diferentes condições bióticas e abióticas entre as quatro localidades estudadas mostraram influência na abundância das bactérias amilolíticas ao longo das classes de uso. A Figura 2 mostra graficamente a variação da abundância das bactérias amilolíticas em função do uso e das localidades.

Figura 2 - Box-plot da abundância das bactérias amilolíticas ao longo das classes de uso do solo nas diferentes localidades. A) Área protegida ($p < 0,05$; $F = 41,21$; $n = 89$). B) Área conservada ($p < 0,05$; $F = 37,31$; $n = 169$). C) Área secundária ($p < 0,05$; $F = 7,28$; $n = 177$). D) Área agrícola ($p < 0,05$; $F = 12,39$; $n = 175$). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). AIU: Aiuaba. 7CI: Sete Cidades. UBJ1: Ubajara abaixo de 500 m de altitude. UBJ2: Ubajara acima de 800 m de altitude.



Fonte: elaborada pelo autor.

Observa-se que as localidades apresentaram abundâncias médias distintas considerando as classes de uso do solo (Figura 2). Aiuaba e Ubajara 1 não diferiram estatisticamente em três das classes de uso avaliadas onde foi registrada a maior abundância média. A exceção foi para a área agrícola. As parcelas de Ubajara 2 apresentaram as menores abundâncias médias entre as classes de uso estudadas com exceção da área secundária. A maior

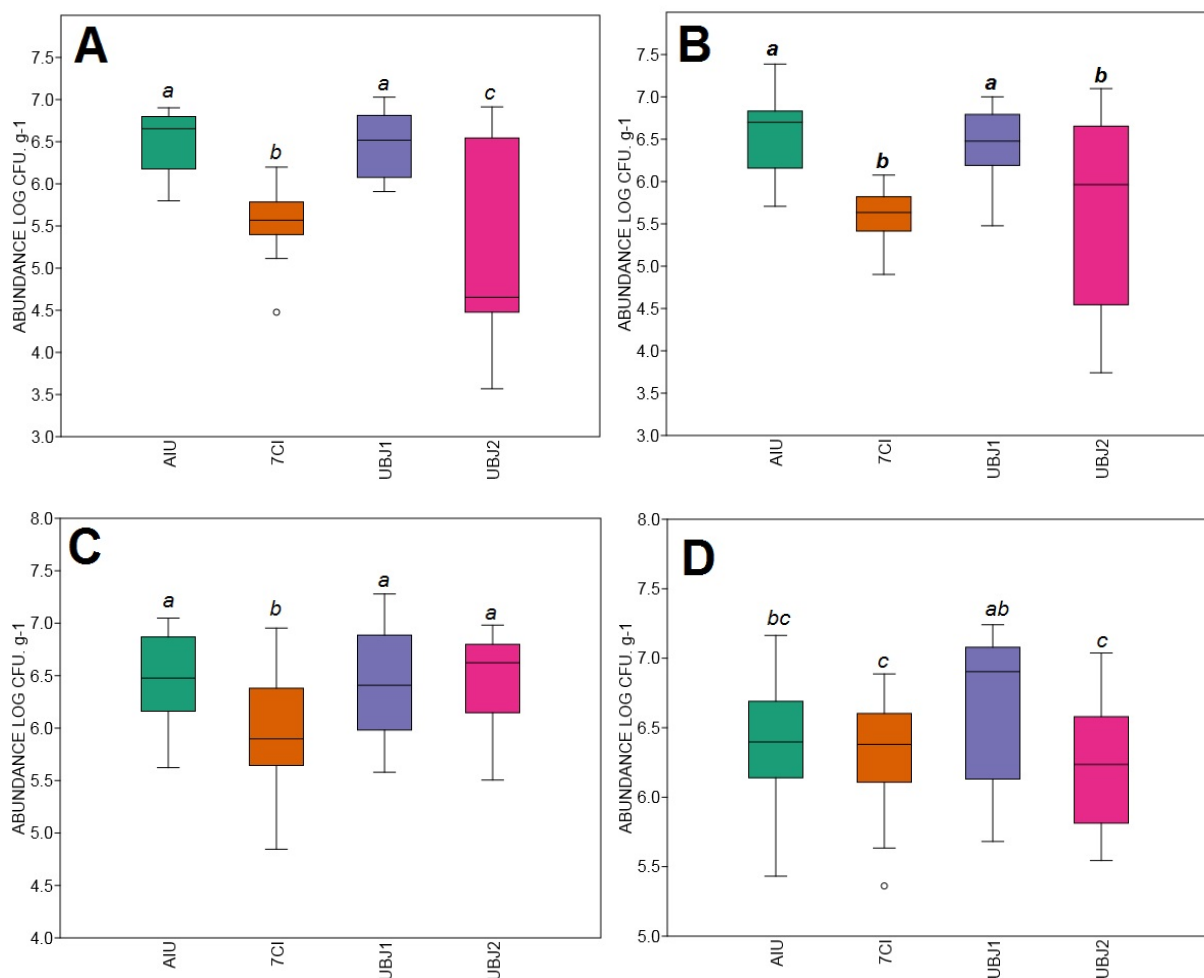
média obtida foi em Ubajara 1 na área protegida e a menor também nessa classe de uso, porém em Ubajara 2.

Maior variabilidade (maior amplitude e maior distância entre os quartis Q1 e Q3) entre as abundâncias das bactérias amilolíticas foi observada em Ubajara 2 considerando as quatro classes de uso sendo a maior variação na área conservada que obteve o menor valor do conjunto de dados para esse grupo (4,27 Log UFC. g⁻¹ na parcela C82).

As maiores abundâncias foram obtidas na parcela PRE60 de Ubajara 1 com valor de 7,09 Log UFC. g⁻¹ e 7,13 em Aiuaba (C170) confirmando a tendência desses locais em apresentar maior abundância média para as amilolíticas. Nota-se também a presença de *outliers* nos dados de Sete Cidades, o que reflete maior heterogeneidade entre as parcelas amostradas nessa localidade. A área secundária apresentou, em geral, maior variação das abundâncias considerando todas as localidades. Por outro lado, maior diferença entre as abundâncias foi observada na classe de uso agrícola.

Os efeitos das condições bióticas e abióticas locais também influenciaram as bactérias celulolíticas ao longo das classes de uso do solo conforme mostrado na Figura 3.

Figura 3 - Box-plot da abundância das bactérias celulolíticas ao longo das classes de uso do solo nas diferentes localidades. A) Área protegida ($p < 0,05$; $F = 54,87$; $n = 89$). B) Área conservada ($p < 0,05$; $F = 38,9$; $n = 179$). C) Área secundária ($p < 0,05$; $F = 18,38$; $n = 181$). D) Área agrícola ($p = 0,0028$; $F = 4,85$; $n = 180$). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). AIU: Aiuaba. 7CI: Sete Cidades. UBJ1: Ubajara abaixo de 500 m de altitude. UBJ2: Ubajara acima de 800 m de altitude.



Fonte: elaborada pelo autor.

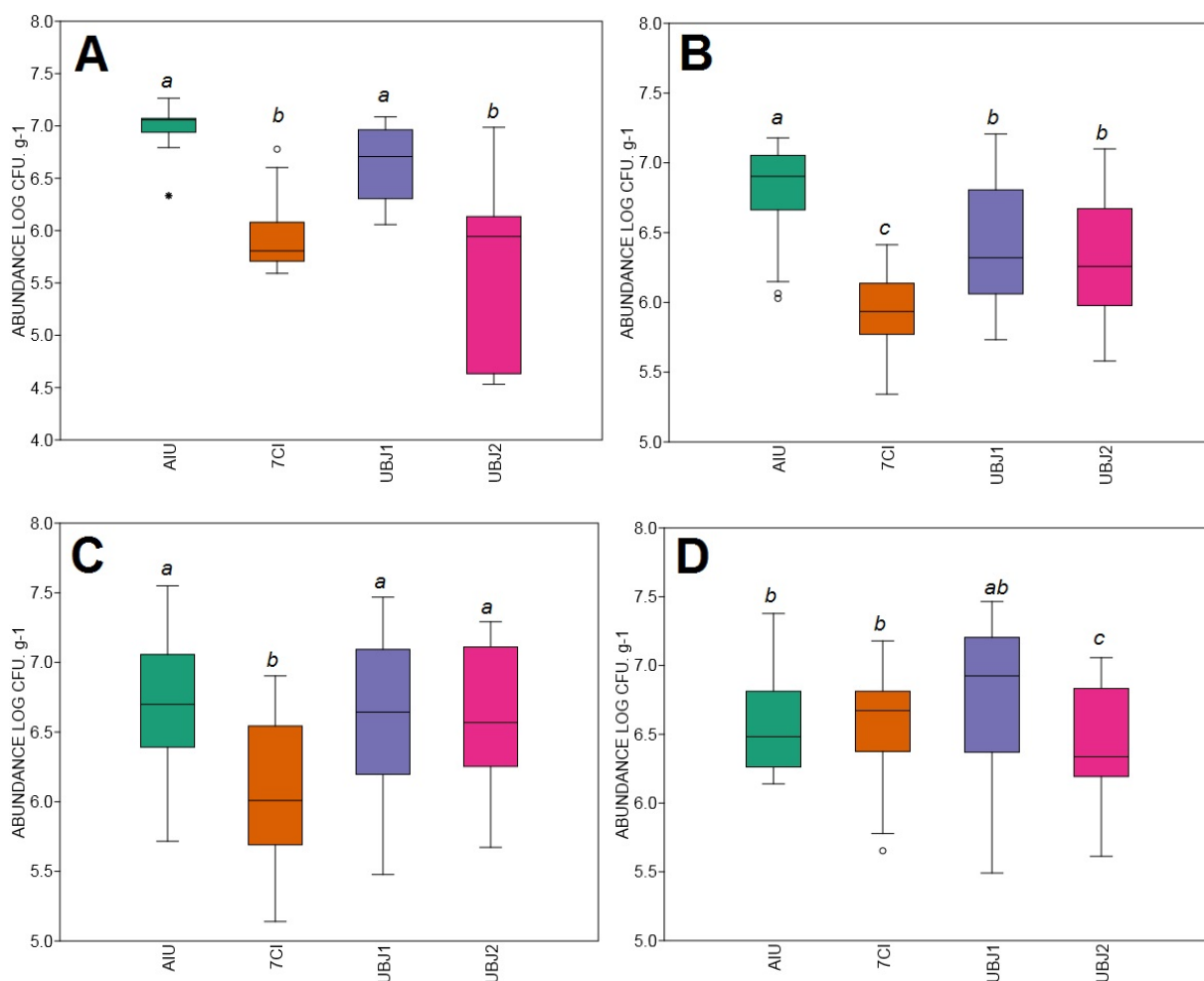
É possível perceber que as abundâncias médias das bactérias celulolíticas variam significativamente entre as localidades em todas as classes de uso do solo (Figura 3). De maneira similar às amilolíticas, as bactérias celulolíticas apresentaram maiores abundâncias médias em Aiuaba e Ubajara 1 e ambas as localidades não apresentam diferença estatística significativa entre si. Os maiores valores de abundância foram observados nessas localidades sendo o maior 7,38 Log UFC. g⁻¹ em Aiuaba (C160) seguido por 7,27 em Ubajara 1 na parcela S73.

Em Sete Cidades e Ubajara 2, esse grupo apresentou abundâncias médias menores sendo registrados os menores valores em Ubajara 2. As bactérias celulolíticas foram o grupo que apresentaram a menor abundância dentro do banco de dados com os valores de 3,57 Log UFC. g⁻¹ para a parcela PRE90 e 3,74 na parcela C93.

Assim como nas amilolíticas, maior variabilidade (maior amplitude e tamanho das caixas) também foi observada em Ubajara 2 nas classes protegida e conservada. Maior diferença de abundâncias entre as localidades foi observada na classe de uso protegida. Presença de valores discrepantes (*outliers*) foi encontrada nas abundâncias bacterianas de Sete Cidades.

A abundância das bactérias diazotróficas também apresentou variação significativa entre as localidades nos diferentes usos do solo conforme mostrado na Figura 4.

Figura 4 - Box-plot da abundância das bactérias diazotróficas de vida livre ao longo das classes de uso do solo nas diferentes localidades. A) Área protegida ($p < 0,05$; $F = 44,42$; $n = 93$). B) Área conservada ($p < 0,05$; $F = 62,46$; $n = 205$). C) Área secundária ($p < 0,05$; $F = 22,84$; $n = 198$). D) Área agrícola ($p = 0,0036$; $F = 4,635$; $n = 195$). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). AIU: Aiuaba. 7CI: Sete Cidades. UBJ1: Ubajara abaixo de 500 m de altitude. UBJ2: Ubajara acima de 800 m de altitude.



Fonte: elaborada pelo autor.

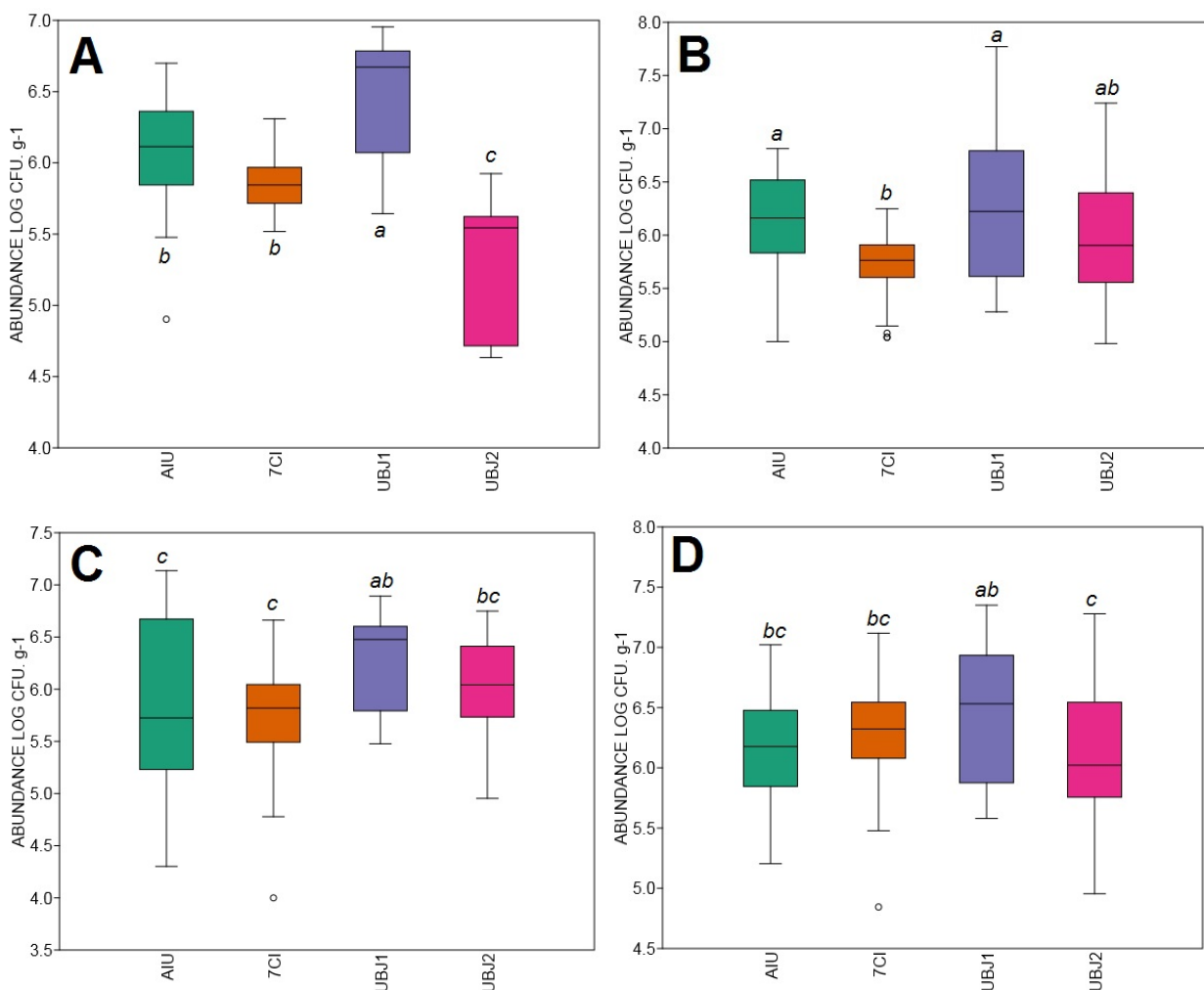
As abundâncias médias de bactérias diazotróficas de vida livre foram, de uma maneira geral, maiores em Ubajara 1 e Aiuaba (Figura 4), o que reforça os resultados obtidos pelas bactérias celulolíticas e amilolíticas. Essas localidades apresentaram diferença estatística significativa ($p < 0,05$) entre si somente na classe de uso conservada que foi a que obteve a maior diferença de abundância entre as localidades. A maior abundância média ocorreu em Aiuaba na área protegida e a menor em Ubajara 2 também nessa classe de uso.

Aiuaba foi a localidade que apresentou os valores mais altos de abundância sendo 7,55 Log UFC. g^{-1} na parcela S52 e 7,26 na parcela PRE156, ambas nas classes de uso secundária e protegida respectivamente. De forma similar aos grupos anteriores, as bactérias diazotróficas apresentaram menor abundância em Sete Cidades e Ubajara 2.

Maior variação entre as abundâncias das diazotróficas ocorreu na classe de uso secundária em todas as localidades estudadas que pode ser observada pela amplitude e distância dos valores de Q1 e Q3. A abundância das diazotróficas de uma maneira geral, foi maior que a das amilolíticas e celulolíticas. Para esse grupo foi observada presença de *outliers* em Aiuaba e Sete Cidades.

Em consonância com os demais resultados, a população de bactérias solubilizadoras de fosfato também se diferenciou entre as localidades ao longo dos usos do solo. A Figura 5 mostra graficamente a variação da abundância das bactérias solubilizadoras de fosfato em função do uso e das localidades.

Figura 5 - Box-plot da abundância das bactérias solubilizadoras de fosfato ao longo das classes de uso do solo nas diferentes localidades. A) Área protegida ($p < 0,05$; $F=22,6$; $n=79$). B) Área conservada ($p < 0,05$; $F=9,41$; $n=157$). C) Área secundária ($p < 0,05$; $F=5,485$; $n=168$). D) Área agrícola ($p=0,02$; $F=3,186$; $n=166$). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). AIU: Aiuaba. 7CI: Sete Cidades. UBJ1: Ubajara abaixo de 500 m de altitude. UBJ2: Ubajara acima de 800 m de altitude.



Fonte: elaborada pelo autor.

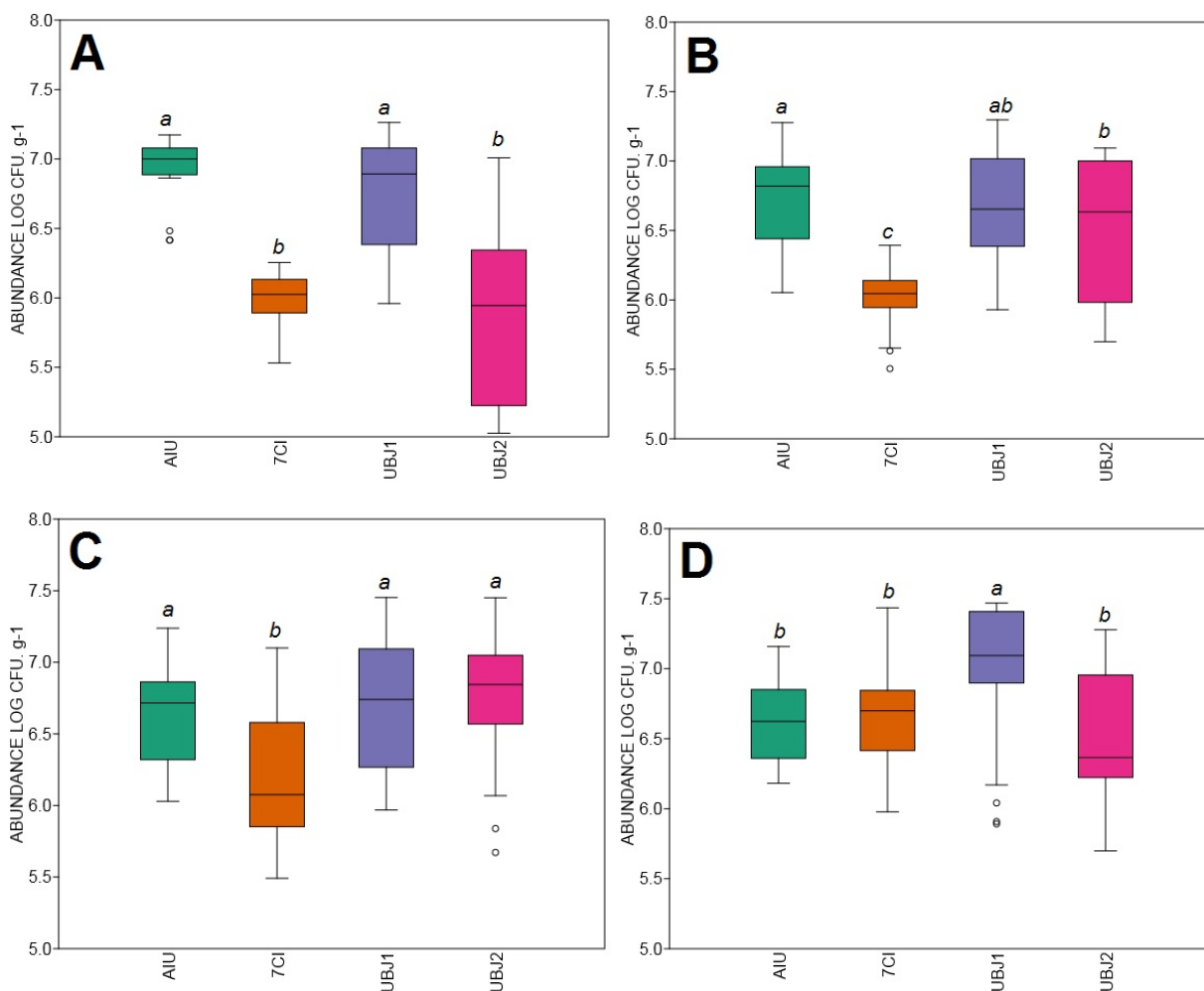
Observa-se em Ubajara 1, a predominância de abundâncias mais elevadas para as solubilizadoras de fósforo (Figura 5). Esse grupo de bactérias foi o que obteve padrões mais distintos de abundância entre as localidades e usos do solo o que pode revelar sua maior sensibilidade aos fatores e distúrbios que afetam o solo. A área protegida foi a classe que mostrou maior diferença de abundância entre as localidades.

As bactérias solubilizadoras de fósforo foram as que registraram o maior valor de abundância nesse estudo com 7,77 Log UFC. g⁻¹ na parcela C65 (Ubajara 1). A maior média foi obtida também nessa localidade, porém na classe de uso protegida. A menor abundância média ocorreu em Ubajara 2 na área protegida.

A maior variabilidade foi registrada em Aiuaba na área secundária tendo um valor mínimo de 4,3 Log UFC. g⁻¹ na parcela S69 e máximo de 7,13 na parcela S168.

O tamanho da comunidade de actinobactérias também se diferenciou entre as localidades considerando os quatro usos do solo. A Figura 6 mostra graficamente a variação da abundância das actinobactérias em função do uso e das localidades.

Figura 6 - Box-plot da abundância das actinobactérias ao longo das classes de uso do solo nas diferentes localidades. A) Área protegida ($p < 0,05$; $F = 51,53$; $n = 95$). B) Área conservada ($p < 0,05$; $F = 56,05$; $n = 207$). C) Área secundária ($p < 0,05$; $F = 20,4$; $n = 189$). D) Área agrícola ($p < 0,05$; $F = 8,868$; $n = 191$). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). AIU: Aiuaba. 7CI: Sete Cidades. UBJ1: Ubajara abaixo de 500 m de altitude. UBJ2: Ubajara acima de 800 m de altitude.



Fonte: elaborada pelo autor.

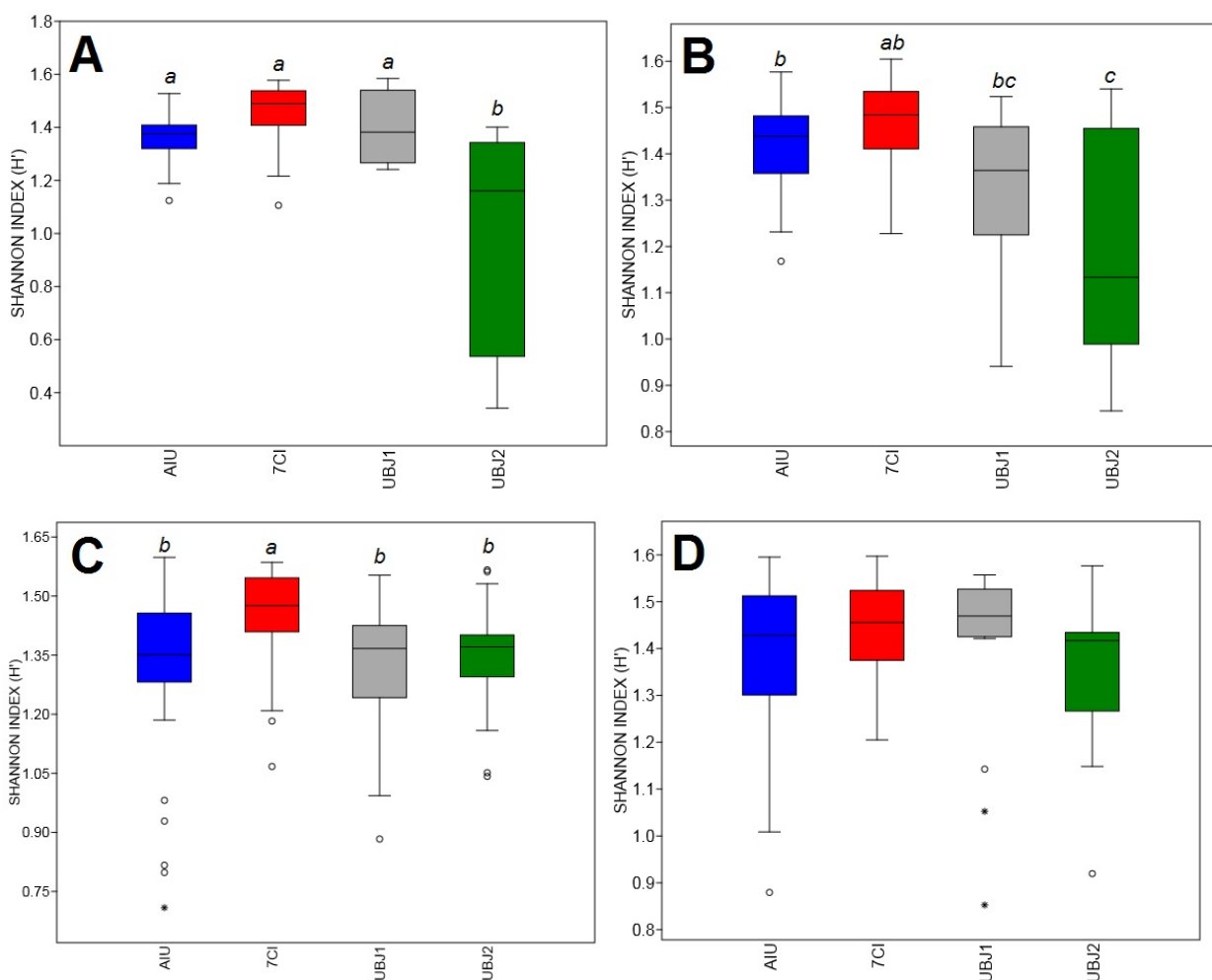
As abundâncias médias das actinobactérias foram de uma maneira geral, maiores em Ubajara 1 e Aiuaba, conforme a Figura 6, o que reforça os resultados obtidos pelos grupos anteriores. Essas localidades apresentaram diferença estatística significativa ($p < 0,05$) entre si somente na classe de uso agrícola. A área conservada foi a que apresentou a maior diferença de abundância entre as localidades.

As actinobactérias se destacaram das amilolíticas, calulolíticas e solubilizadoras de fosfato por apresentar maior abundância média em relação a esses grupos. A maior abundância média ocorreu em Ubajara 1 na área agrícola e a menor em Ubajara 2 na área protegida.

Ubajara 1 foi a localidade que apresentou o valor mais alto de abundância sendo 7,46 Log UFC. g^{-1} na parcela A61 e Ubajara 2 teve a menor abundância (5,02) na parcela PRE80 que corresponde a área protegida. Maior variabilidade considerando a localidade foi observada em Ubajara 2 na área protegida com um mínimo de 5,02 e máximo de 7,00 Log UFC. g^{-1} . Para esse grupo foi observada presença de *outliers* nas quatro localidades e nas quatro classes de uso do solo.

A partir das abundâncias de cada grupo foi possível elaborar os índices de uniformidade (equabilidade) em cada localidade ao longo das classes de uso. A Figura 7 mostra graficamente a variação da equabilidade em função do uso e das localidades.

Figura 7 - Box-plot da equabilidade dos grupos bacterianos ao longo das classes de uso do solo nas diferentes localidades. A) Área protegida ($p < 0,05$; $F=16,95$; $n=71$). B) Área conservada ($p < 0,05$; $F=27,02$; $n=144$). C) Área secundária ($p=0,001$; $F=5,54$; $n=148$). D) Área agrícola ($p=0,1561$; $F=1,769$; $n=137$). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). AIU: Aiuaba. 7CI: Sete Cidades. UBJ1: Ubajara abaixo de 500 m de altitude. UBJ2: Ubajara acima de 800 m de altitude.



Fonte: elaborada pelo autor.

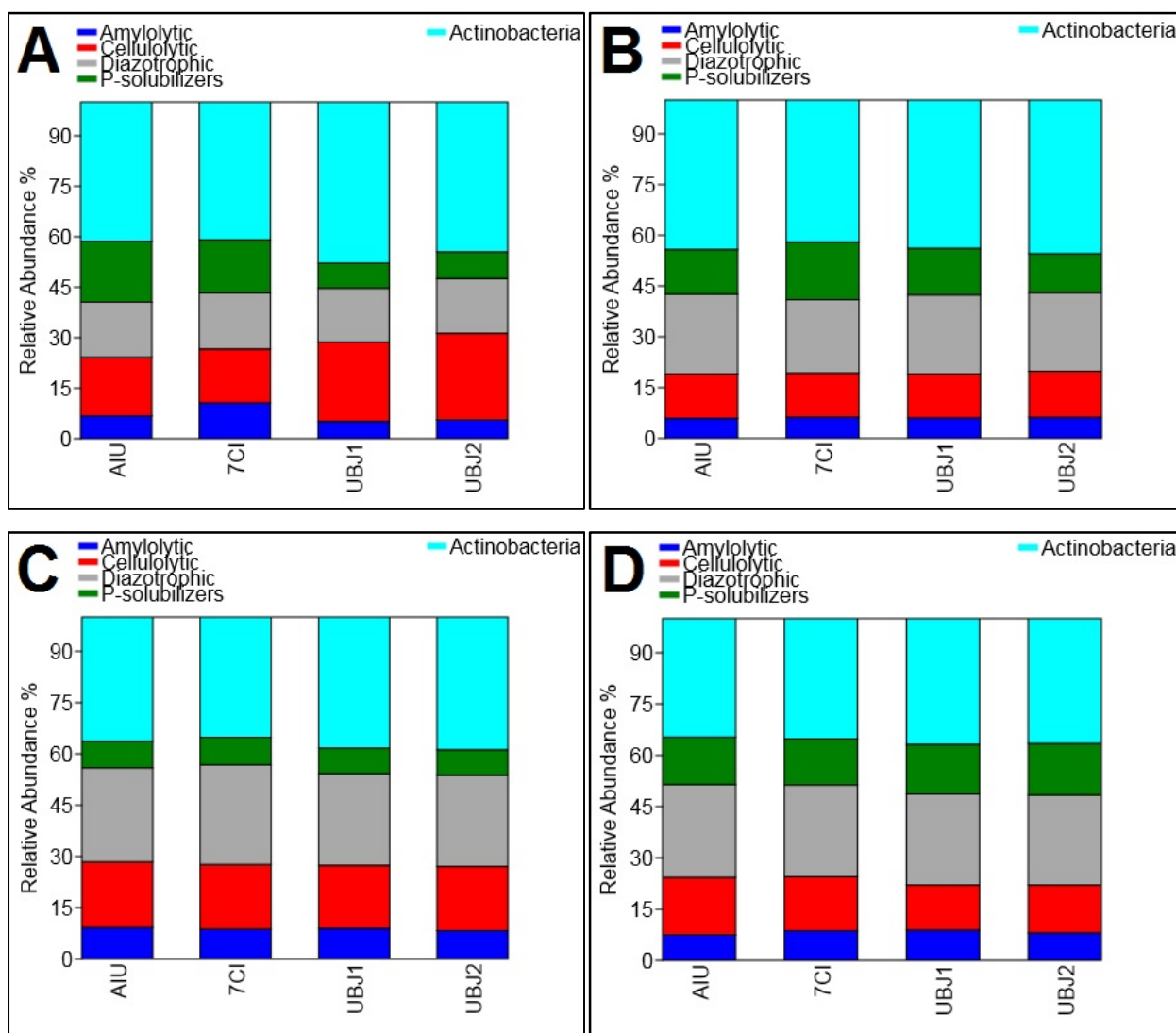
Os valores de equabilidade foram significativamente diferentes entre as localidades em três das quatro classes de uso. Não houve diferença estatística significativa entre as localidades na área agrícola. Maior diferença de equabilidade entre as localidades foi encontrada na área de mata conservada (Figura 7).

Maior variabilidade foi observada em Ubajara 2 que também apresentou os menores valores para esse parâmetro e o menor índice do presente estudo (0,34 na parcela PRE90). De uma maneira geral, Sete Cidades foi a localidade que apresentou os maiores valores para o índice de Shannon e também o maior valor no banco de dados (1,60 na parcela C42).

É importante destacar a alta incidência de *outliers* para esse índice, principalmente nas áreas secundária e agrícola, o que pode refletir a elevada variabilidade das abundâncias dos grupos nessas classes de uso do solo.

Para o cálculo do índice de Shannon são utilizadas as abundâncias relativas dos grupos bacterianos que representa um percentual de cada grupo dentro do somatório das abundâncias. A representação gráfica das abundâncias relativas dos grupos permitiu observar a estrutura das comunidades em cada localidade ao longo dos usos e está apresentada na Figura 8.

Figura 8 - Estrutura da comunidade em função das abundâncias relativas dos grupos bacterianos cultiváveis ao longo das classes de uso do solo nas diferentes localidades. A) Área protegida. B) Área conservada. C) Área secundária. D) Área agrícola. AIU: Aiuaba. 7CI: Sete Cidades. UBJ1: Ubajara abaixo de 500 m de altitude. UBJ2: Ubajara acima de 800 m de altitude.



Fonte: elaborada pelo autor.

Para esses dados também foi realizada a ANOVA para diferenciar as proporções de cada grupo entre as localidades. Os resultados mostraram que na área protegida as abundâncias relativas foram diferentes entre as localidades, na área conservada não houve diferença significativa somente para as bactérias celulolíticas ($p=0,1149$).

Na área secundária não houve diferença entre as proporções de bactérias amilolíticas e celulolíticas ($p>0,05$) e na área agrícola apenas as bactérias amilolíticas e actinobactérias tiveram proporções de suas abundâncias significativamente diferentes entre as localidades e esse resultado reforça os obtidos para o índice de Shannon nessa classe de uso do solo.

Observa-se na Figura 8 que as actinobactérias foram o grupo predominante em todas as localidades e classes de uso do solo seguido pelas bactérias diazotróficas de vida livre, porém essas não foram predominantes na área protegida (Figura 13 A). Por outro lado, as bactérias amilolíticas apresentaram a menor proporção em todas as localidades e usos. As bactérias celulolíticas e solubilizadoras de fosfato apresentaram padrão variado na sua abundância relativa entre as localidades e classes de uso sugerindo que esses grupos podem ser mais sensíveis aos diferentes fatores bióticos e abióticos do solo.

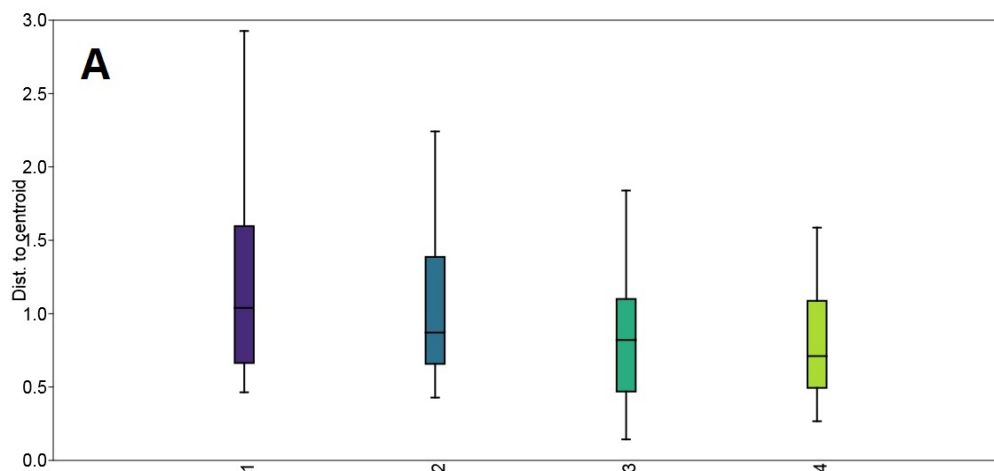
De acordo com a MANOVA, a mudança no uso do solo causou diferenciação entre o conjunto das abundâncias microbianas ($F=3,425$; $p=0,000$; $n=234$), porém não houve diferenciação do conjunto de abundâncias entre as áreas protegidas, conservada e secundária. Por outro lado, considerando as localidades, a MANOVA apontou para maior diferenciação do conjunto de abundâncias ($F=18,52$; $p=0,000$; $n=234$), sendo significativo para todas elas. Isso evidencia o maior efeito das condições locais sobre as abundâncias em comparação com o da mudança no uso do solo.

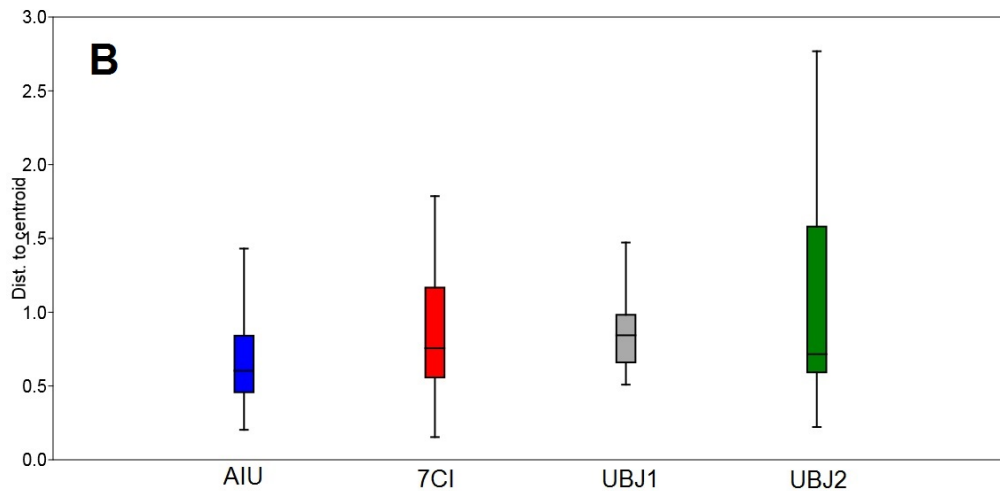
A ANOVA dois fatores revelou efeito significativo da combinação dos fatores classes de uso e condições locais sobre as abundâncias das bactérias amilolíticas ($F=3,172$; $p=0,002$; $n=98$), celulolíticas ($F=2,518$; $p=0,0134$; $n=98$), diazotróficas de vida livre ($F=3,409$; $p=0,001$; $n=98$) e actinobactérias ($F=3,296$; $p=0,001$; $n=98$). No entanto, as bactérias solubilizadoras de fosfato parecem não ser influenciadas pela combinação dessas variáveis ($F=1,323$; $p=0,2381$; $n=98$) embora sejam suscetíveis ao efeito dessas variáveis de forma isolada.

Em resumo, os fatores bióticos e abióticos locais influenciaram o efeito da mudança no uso do solo sobre a abundância dos grupos bacterianos estudados. De uma maneira geral Ubajara 1 e Aiuaba apresentaram as maiores abundâncias médias e Ubajara 2 os menores valores. Considerando todos os valores de abundância, a maior amplitude (diferença entre o máximo e o mínimo) foi apresentada pelas bactérias celulolíticas (3,82) seguida pelas bactérias solubilizadoras de fosfato (3,77) sugerindo maior suscetibilidade desses grupos a variação dos fatores estudados. Por outro lado, menor amplitude foi observada pelas actinobactérias (2,44) mostrando maior resistência a esses fatores.

A análise de dispersão multivariada mostra que o padrão de dispersão das abundâncias bacterianas se diferencia estatisticamente entre as classes de uso ($F=3,482$; $p=0,017$; $n=98$) e entre as localidades ($F=3,165$; $p=0,023$; $n=98$). A Figura 9 mostra a dispersão do conjunto de abundâncias bacterianas entre as classes de uso do solo.

Figura 9 – Dispersão multivariada das abundâncias bacterianas **A** - entre as classes de uso do solo. 1 – protegida, 2 – conservada, 3 – secundária e 4 – agricultura. **B** – entre as localidades. AIU: Aiuaba. 7CI: Sete Cidades. UBJ1: Ubajara abaixo de 500 m de altitude. UBJ2: Ubajara acima de 800 m de altitude.





Fonte: elaborada pelo autor.

Nota-se que as maiores dispersões entre as abundâncias dos cinco grupos bacterianos ocorreram na classe de uso protegida (Figura 9 A) e nas localidades de Ubajara 2 e Sete Cidades considerando o efeito das localidades que foram evidenciadas pelas distâncias euclidianas para os respectivos centroides.

3.3.3 Relação da abundância dos grupos com os teores de C, N e P.

A análise de regressão mostrou a relação linear entre a abundância de cada grupo bacteriano com os teores de carbono orgânico do solo, nitrogênio total e fósforo total contemplando as classes de uso do solo e as localidades. De um total de 240 possibilidades de associação (60 para cada localidade), 115 foram significativas ($p < 0,05$), que equivale a quase 50% do total.

Desse total 31 foram em Ubajara 1, 30 em Aiuaba, 27 em Sete Cidades e 27 em Ubajara 2. Considerando os parâmetros químicos do solo, o nitrogênio foi o elemento com maior número de interações significativas (48) seguido pelo carbono (39) e fósforo (28). Assim, as classes de uso do solo, secundária e agricultura se destacaram com a maior frequência de relações significativas, 37 e 36 respectivamente, seguida pela conservada, com 22, e a protegida com 20. A matriz com o detalhamento de todas as associações (significativas e não significativas), os coeficientes angulares ao longo das localidades e classes de uso do solo está apresentada no Apêndice E.

As actinobactérias se destacaram com 28 interações significativas seguidas pelas celulolíticas, amilolíticas, diazotróficas e solubilizadoras de fosfato com 26, 25, 21 e 15, respectivamente. Dentre as 115 relações significativas, 113 foram positivas e apenas três foram negativas, ou seja, a maior abundância dos grupos está relacionada o aumento nos teores de C, N e P no solo. Os coeficientes angulares (correlação) variaram de 0,238 a 0,786.

O teste do Qui-quadrado (χ^2) foi utilizado para analisar a distribuição das frequências associações significativas e não significativas em diferentes configurações (entre as classes de uso, localidades, grupos bacterianos, parâmetros químicos do solo). De acordo com os resultados, não houve diferença estatística em nenhuma das configurações ($p>0.05$).

O padrão de relação entre as abundâncias dos grupos bacterianos com os parâmetros químicos do solo foi bastante aleatório dentro das classes de uso e localidades, e desse modo, os resultados estão apresentados de forma agrupada contemplando as localidades, nutrientes e grupos bacterianos conforme mostrado a seguir.

As análises dentro das localidades mostraram que os coeficientes angulares foram estatisticamente diferentes entre as classes de uso em Aiuaba, Sete Cidades e Ubajara 2. Ao analisar cada classe de uso contemplando as diferentes localidades os coeficientes não diferiram significativamente apenas na área secundária ($p=0,8591$). Os resultados da ANOVA e teste de Tukey para os coeficientes angulares estão apresentados na Tabela 1.

Tabela 1 - Médias dos coeficientes angulares das análises de regressão contemplando as classes de uso do solo e as localidades.

Local/Us	Protegida	Conservada	Secundária	Agricultura
Aiuaba	0.568aA	0.422bB	0.433b**	0.393bB
7 Cidades	-0.213cB	0.306bcC	0.404ab**	0.480abB
Ubajara 1	0.603A*	0.502A*	0.458***	0.551A*
Ubajara 2	0.695abA	0.659bcA	0.480c**	0.459cB

Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si na mesma linha (letras minúsculas) e coluna (letras maiúsculas) de acordo com o teste de Tukey ($p>0.05$)

* não significativo na linha, ** não significativo na coluna.

*** não significativo na linha e na coluna.

Fonte: elaborada pelo autor.

Os dados da Tabela 1 mostram que os coeficientes angulares das análises de regressão em Ubajara 2 foram os maiores seguido por Ubajara 1, Aiuaba e Sete Cidades. Em Sete

Cidades, houve a maior diferença entre os coeficientes ao longo das classes de uso. A área conservada foi a classe de uso que resultou em maior diferença dos coeficientes entre as localidades. Diante desses resultados fica evidente que a mudança no uso do solo e as condições bióticas e abióticas locais interferem na relação entre o tamanho das populações de grupos bacterianos cultiváveis com os parâmetros químicos do solo.

As médias dos coeficientes angulares de cada nutriente ao longo das localidades estão apresentadas na Tabela 2.

Tabela 2 - Médias dos coeficientes angulares das análises de regressão contemplando os grupos bacterianos e as localidades.

Local/Nutriente	Carbono	Nitrogênio	Fósforo
Aiuaba	0.436***	0.461***	0.401*A
7 Cidades	0.485a**	0.397a**	0.077bB
Ubajara 1	0.525***	0.545***	0.525*A
Ubajara 2	0.549***	0.489***	0.581*A

Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si na mesma linha

(minúsculas) e coluna (maiúsculas) de acordo com o teste de Tukey

($p > 0.05$) * não significativo na linha ** não significativo na coluna

*** não significativo na linha e na coluna

Fonte: elaborada pelo autor.

As médias dos coeficientes angulares da regressão diferiram entre os nutrientes somente na localidade de Sete Cidades que diferiu significativamente somente para o teor de fósforo. Consequentemente os coeficientes angulares da relação das abundâncias teor de fósforo de Sete Cidades também diferiram das outras localidades sendo a menor média obtida. Não houve diferença entre Aiuaba, Ubajara 1 e Ubajara 2 nesse aspecto (Tabela 2).

As médias dos coeficientes angulares de cada grupo bacteriano ao longo das localidades estão apresentadas na Tabela 3.

Tabela 3 - Médias dos coeficientes angulares das análises de regressão contemplando os grupos bacterianos e as localidades.

Local/Grupo	Amilolíticas	Celulolíticas	Diazotróficas	Solubilizadoras	Actinobactérias
Aiuaba	0.355*C	0.472***	0.443***	0.379*A	0.498***
7 Cidades	0.486aB	0.380b**	0.535a**	0.093cB	0.312b**

Ubajara 1	0.534*B	0.529***	0.518***	0.597*A	0.529***
Ubajara 2	0.602*AB	0.548***	0.543***	0.428*A	0.54***
Total	0.498a	0.478a	0.503a	0.315b	0.478a

Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si na mesma linha (minúsculas) e coluna (maiúsculas) de acordo com o teste de Tukey ($p>0.05$) * não significativo na linha ** não significativo na coluna

*** não significativo na linha e na coluna. Negrito: média das colunas.

Fonte: elaborada pelo autor.

As médias dos coeficientes considerando cada grupo mostraram que os mesmos variaram significativamente sua relação com C, N e P entre si somente em Sete Cidades reforçando os resultados descritos anteriormente. As maiores médias foram registradas pelas bactérias amilolíticas, celulolíticas e actinobactérias e a menor pelas bactérias solubilizadoras de fosfato (Tabela 3). Isso evidencia o efeito das condições locais na relação dos grupos bacterianos cultiváveis com a fertilidade do solo.

Nesse estudo, o coeficiente angular da regressão foi utilizado para quantificar a relação da abundância dos grupos bacterianos com os teores de C, N e P. Para uma melhor compreensão dos resultados, os coeficientes foram classificados conforme sua força de correlação. As frequências das associações significativas baseadas nessa classificação bem como seu percentual ao longo das localidades, nutrientes e grupos bacterianos estão apresentadas na Tabela 4.

Tabela 4 – Frequência e porcentagem de correlações fracas, moderadas e fortes entre as localidades, nutrientes e grupos bacterianos.

Localidade/ Nutriente/Grupo	Nº de Correlações				% de Correlações		
	Fraca	Moderada	Forte	Total	Fraca	Moderada	Forte
Aiuaba	14	15	1	30	46.7%	50.0%	3.3%
7 Cidades	13	14	0	27	48.1%	51.9%	0.0%
Ubajara 1	2	27	2	31	6.5%	87.1%	6.5%
Ubajara 2	5	17	5	27	18.5%	63.0%	18.5%
Teste do χ^2 p= (0.0001)							
Carbono	8	29	2	39	20.5%	74.4%	5.1%
Nitrogênio	14	31	3	48	29.2%	64.6%	6.3%
Fósforo	12	13	3	28	42.9%	46.4%	10.7%
Teste do χ^2 p= (0.234)							

Amilolíticas	6	18	1	25	24.0%	72.0%	4.0%
Celulolíticas	9	15	2	26	34.6%	57.7%	7.7%
Diazotróficas	6	13	2	21	28.6%	61.9%	9.5%
Solubilizadoras	7	8	0	15	46.7%	53.3%	0.0%
Actinobactérias	6	19	3	28	21.4%	67.9%	10.7%

Teste do χ^2 p= (0.67)

% calculada no total de cada linha. χ^2 significativo (p<0.05)
 Fonte: elaborada pelo autor.

Maior percentual de correlações fortes e moderadas foram encontradas nas localidades de Ubajara 1 e Ubajara 2 correspondendo a 93.5% e 83,5% de todas correlações em cada localidade respectivamente (Tabela 4). Isso reforça os resultados obtidos, pois as respectivas localidades apresentaram as maiores médias de coeficientes angulares (Tabela 1). Além disso, as frequências dos coeficientes considerando essa classificação foram estatisticamente diferentes (p<0,05) entre as localidades pelo teste do Qui-quadrado (χ^2).

Considerando os parâmetros químicos testados, o carbono orgânico e o nitrogênio total foram os que apresentaram maior proporção de correlações moderadas e fortes quando comparadas com o teor de fósforo. Entre os grupos funcionais as bactérias amilolíticas e as actinobactérias se destacaram com as maiores proporções de correlações moderadas e fortes com 76 e 78,6%, cada grupo respectivamente. No entanto, o teste do Qui-quadrado não mostrou diferença significativa na frequência desses coeficientes.

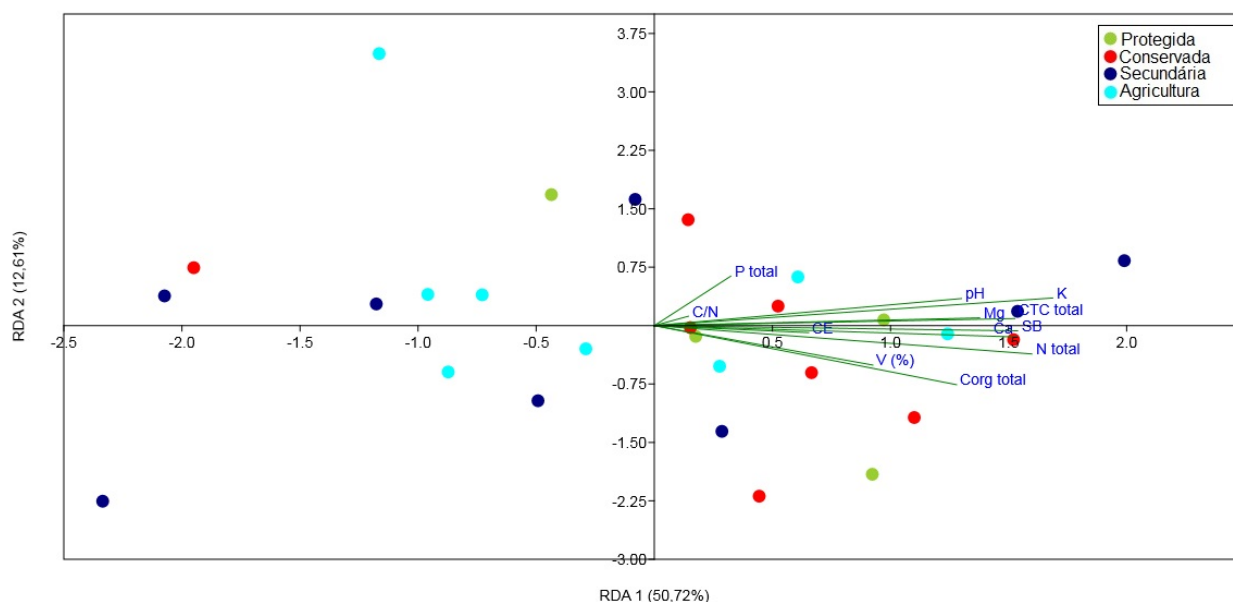
3.3.4 Análise de redundância (RDA)

A análise de redundância foi utilizada para verificar quantitativamente a influência das variáveis ambientais na abundância dos grupos bacterianos dentro de cada localidade (escala local). Essa análise complementa os resultados das análises de regressão descritas anteriormente. Algumas variáveis foram removidas para essa análise, pois apresentaram elevada colinearidade e prejudicam a confiabilidade dos modelos estimados. Dentre elas estão os teores de micronutrientes (Fe, Cu, Mn, Zn), acidez potencial e teor de sódio.

Como o objetivo dessa análise foi entender a correlação entre a matriz das variáveis químicas do solo com a matriz de abundâncias microbianas, a escala tipo II foi utilizada. Cada ponto ao longo das coordenadas é referente a uma parcela e as classes de uso do solo foram

diferenciadas pela cor dos pontos. A Figura 10 mostra o gráfico da análise de redundância para as matrizes de dados de Aiuaba.

Figura 10 - Gráfico da análise de redundância entre as variáveis ambientais e as abundâncias bacterianas em Aiuaba ($R^2=0,7172$; R^2 ajustado= $0,4917$; $F=3,176$ e $p=0,001$).



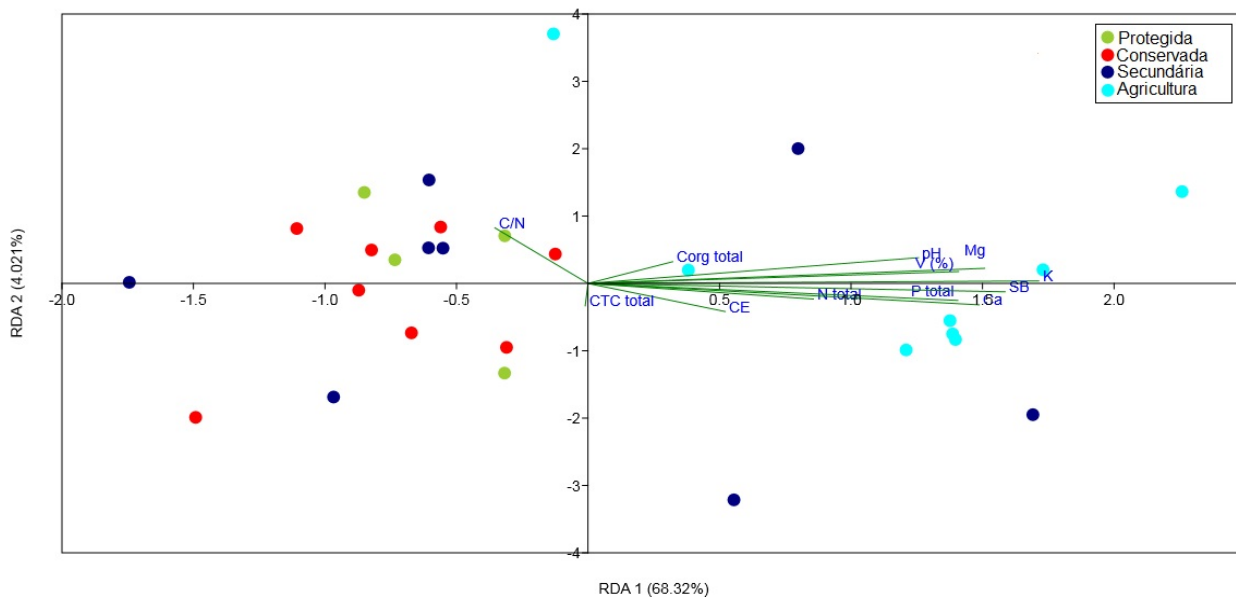
Fonte: elaborada pelo autor.

De acordo com o modelo estimado, as variáveis químicas do solo são capazes de explicar até 71,72% da variação das abundâncias bacterianas entre as parcelas. Percebe-se na que as variáveis ambientais correlacionam positivamente entre si, uma vez que apontam para a mesma direção. As variáveis com maior efeito são o teor de potássio e o nitrogênio e as com menor influência são o teor de fósforo e a relação C/N (Figura 10).

A elevada dispersão dos pontos entre os eixos X e Y revela alta variação das variáveis químicas do solo entre as parcelas. Com relação às classes de uso, as parcelas da área protegida e conservada parecem ter menor variação que as parcelas da área secundária e agricultura.

A análise de redundância para a localidade de Sete Cidades está apresentada graficamente na Figura 11.

Figura 11 - Gráfico da análise de redundância entre as variáveis ambientais e as abundâncias bacterianas em Sete Cidades ($R^2=0,7569$; R^2 ajustado= $0,5624$; $F=3,892$ e $p=0,001$).

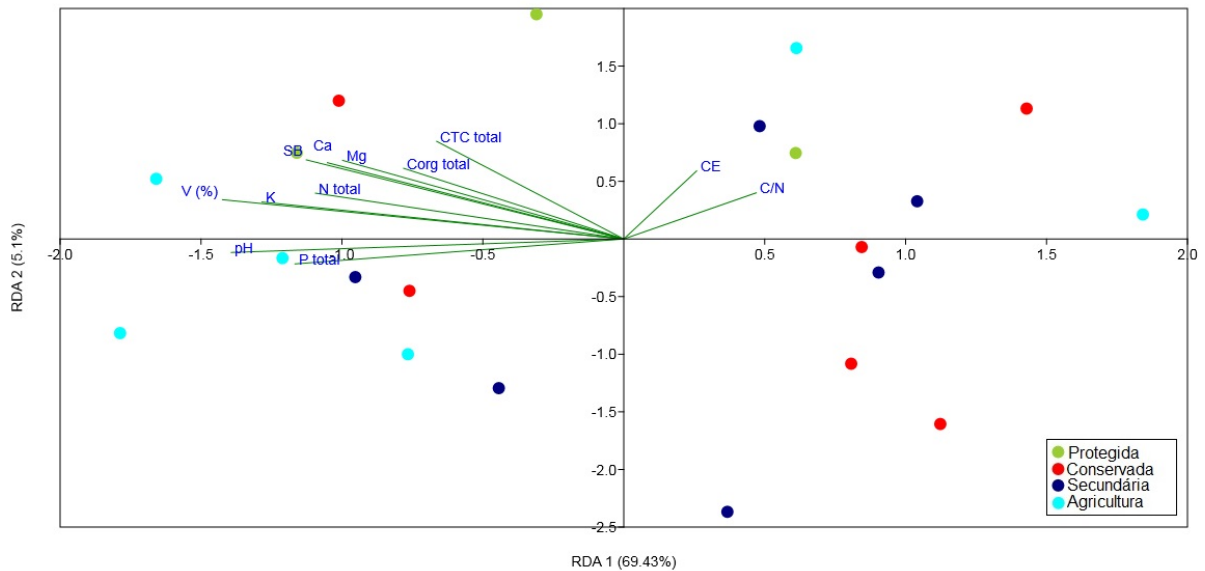


Fonte: elaborada pelo autor.

Em 7 Cidades, o modelo estimado mostra que as variáveis ambientais são capazes de explicar até 75,69% da variação das abundâncias bacterianas entre as parcelas. De acordo com o gráfico da Figura 11, as variáveis ambientais correlacionam positivamente entre si, uma vez que apontam para a mesma direção com exceção da relação C/N que correlaciona negativamente. As variáveis com maior efeito são o teor de potássio e a soma de bases e as com menor influência são a CTC total e o teor de carbono orgânico do solo.

Assim como em Aiuaba, a elevada dispersão dos pontos revela grande variação das variáveis químicas do solo entre as parcelas. Com relação às classes de uso, as parcelas da área agrícola apresentaram menor variação que as parcelas da área conservada, secundária e protegida. O gráfico da análise de redundância para Ubajara 1 está na Figura 12.

Figura 12 - Gráfico da análise de redundância entre as variáveis ambientais e as abundâncias bacterianas em Ubajara 1 ($R^2=0,8016$; R^2 ajustado= $0,504$; $F=2,694$ e $p=0,018$).



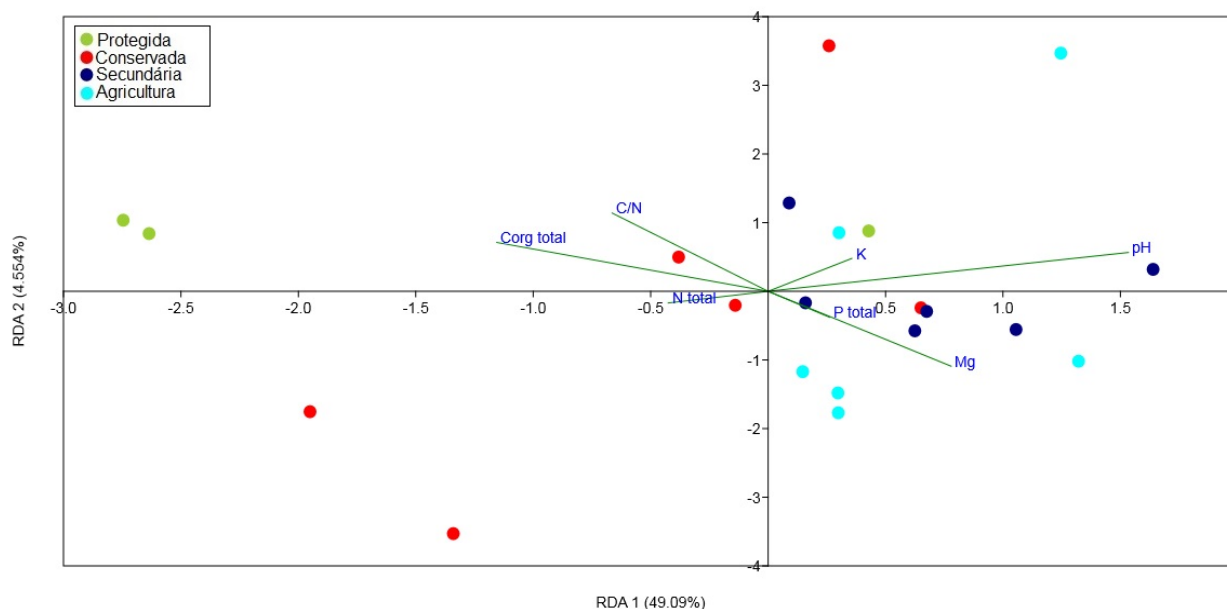
Fonte: elaborada pelo autor.

Dentre os modelos estimados pelas análises de redundância, o de Ubajara 1 foi o que apresentou maior capacidade de explicação do efeito das variáveis ambientais sobre a variação das abundâncias microbianas ao longo das parcelas com um valor de 80,16%. De acordo com o gráfico da Figura 12, a maioria das variáveis ambientais correlaciona positivamente entre si, com exceção da relação C/N e da condutividade elétrica que correlacionam negativamente. As variáveis com maior efeito são a saturação por bases e o pH do solo e as com menor influência são a condutividade elétrica e a relação C/N.

A elevada dispersão dos pontos em Ubajara 1 revela grande variação das variáveis químicas do solo entre as parcelas. Isso também é válido para as classes de uso do solo uma vez que não é possível identificar proximidade de pontos com a mesma cor.

A Figura 13 mostra o gráfico da análise de redundância para as matrizes de dados de Ubajara 2. Para essa localidade os parâmetros condutividade elétrica, CTC total, soma de bases, saturação por bases e teor de cálcio foram removidos para tornar o modelo estatisticamente válido ($p < 0,05$) ficando limitado quanto ao seu poder de explicação com relação aos demais.

Figura 13 - Gráfico da análise de redundância entre as variáveis ambientais e as abundâncias bacterianas em Ubajara 2 ($R^2=0,5644$; R^2 ajustado= $0,3298$; $F=2,406$ e $p=0,033$).



Fonte: elaborada pelo autor.

O modelo da análise de redundância estimado para Ubajara 2 foi o que apresentou o menor poder de explicação para o efeito da variação dos parâmetros químicos solo sobre a variação das abundâncias dos microrganismos estudados registrando um valor de 56,44%. Conforme mostrado na Figura 13, as variáveis ambientais se apresentam de forma oposta. O carbono orgânico, a relação C/N e o nitrogênio se correlacionam negativamente com o potássio, pH, fósforo e magnésio. As variáveis com maior efeito são o pH e o carbono orgânico total e as com menor influência são o fósforo e o nitrogênio.

A dispersão dos pontos em Ubajara 2 revela variação das variáveis químicas do solo entre as parcelas. Entretanto, percebe-se que as parcelas das áreas secundária e agrícola mais próximas entre si e desse modo espera-se menor variação nas características das parcelas. Por outro lado, as áreas conservada e protegida já se apresentam bastante dispersas.

3.3.5 Análise de componentes principais

Para a análise de componentes principais foram removidas as seguintes variáveis: teor de micronutrientes (Fe, Cu, Zn e Mn), acidez potencial, teor de sódio, teor de potássio e CTC total. Essas variáveis se mostraram inadequadas a essa análise conforme os resultados obtidos pela matriz anti-imagem. Foi utilizado o índice KMO para testar a adequação do modelo estatístico que obteve um valor de 0,813 sugerindo boa adequação. O teste de esfericidade de

Bartlett apontou a existência de correlação significativa entre as variáveis ($\lambda^2=1380,27$; $df=105$; $p=0,000$).

Foram gerados 4 fatores principais a partir de 15 variáveis e o modelo estatístico estimado é capaz de explicar até 75,43% da variação total dos dados. O primeiro fator é capaz de explicar 45,89% da variância e é formado pelas seguintes variáveis: pH do solo; abundância das bactérias amilolíticas, celulolíticas, diazotróficas de vida livre, solubilizadoras de fosfato e actinobactérias.

O segundo fator conta com 12,4% da variância total e é formado pelas variáveis: condutividade elétrica, teores de cálcio e magnésio, soma de bases e saturação por bases. O terceiro e o quarto fator explicam 9,79 e 7,34% da variância total respectivamente e são formados pelas variáveis: carbono orgânico e nitrogênio para o fator 3 e teor de fósforo e relação C/N para o fator 4.

3.4 Discussão

Nesse estudo os fatores abióticos estudados estão relacionados principalmente com os parâmetros químicas do solo. A análise de dispersão multivariada mostrou que as parcelas apresentam elevada heterogeneidade na escala local e regional. Essa heterogeneidade, representada pela variação das propriedades do solo, é causada por fatores internos como a mineralogia, estrutura, vegetação nativa (fatores bióticos), relevo bem como os externos que incluem a atividade humana principalmente através da mudança do uso no solo (QI et al., 2018a).

Foi evidenciada a influência dos fatores bióticos e abióticos locais bem como a mudança de uso do solo sobre a dinâmica populacional de grupos bacterianos cultiváveis. Os resultados obtidos foram bastante variados e refletem o fato das populações microbianas serem reguladas pelo manejo do solo e pelas condições ambientais locais de forma distinta. A mudança no uso da terra em escalas locais é considerada como um dos fatores com maior influência sobre as comunidades bacterianas de solos sendo mais importante do que as variáveis ambientais (RAMPELOTTO et al., 2013; PAULA et al., 2014; BANERJEE et al. 2016).

Em escalas regionais e continentais, o efeito das condições locais parece ser mais importante (THONSOM et al., 2015; SZOBOSZLAY et al., 2017; BARNETT et al., 2020). De fato, a abundância dos grupos microbianos foi mais discrepante entre as localidades do que entre as classes de uso do solo dentro das localidades. Isso foi evidente pelas diferenças quantitativas

entre as abundâncias determinadas e pela maior diferença estatística registrada a partir dos testes univariados (teste de Tukey). A análise de variância multivariada confirmou a maior diferença estatística entre as localidades do que entre as classes de uso.

O efeito local das mudanças no uso do solo sobre os grupos estudados já foi reportado por outros autores. Em Aiuaba, por exemplo, a mudança de uso no solo provocou mudança significativa na abundância das actinobactérias e diazotróficas de vida livre. Os demais grupos não apresentaram diferença entre as classes de uso (RAMOS, 2021). Já em Sete Cidades Bandeira, (2020) reportou que a mudança no uso afetou os cinco grupos bacterianos. Em Ubajara 1 e Ubajara 2, apesar de ocorrer diferenciação das abundâncias entre as classes de uso do solo, houve a predominância de diferenciação entre somente uma dentre quatro classes (CUNHA, 2022).

No presente estudo, a análise de variância multivariada apontou para diferença estatística entre todas as localidades. No entanto ao comparar as classes de uso do solo, a MANOVA diferenciou somente uma das quatro classes de uso, indicando maior efeito das condições locais na variância das abundâncias microbianas.

É importante destacar que as localidades de Aiuaba e Ubajara 1 foram semelhantes na maior parte das comparações univariadas entre as suas médias. É provável que por compartilharem semelhanças em seus aspectos vegetacionais, abriguem comunidades microbianas semelhantes. Ambas têm como vegetação nativa a Caatinga e são regidas por regimes climáticos mais severos. A influência da composição da vegetação como um dos pilares da estruturação das comunidades microbianas do solo é explicada principalmente pela qualidade do carbono que entra no solo (CARNEY e MATSON, 2006; CHUNG et al., 2007)..

As maiores populações bacterianas foram registradas nas amostras provenientes de Aiuaba e Ubajara 1, onde predomina uma vegetação caducifólia na qual ocorre senescência foliar na estação seca. Tal fato pode estar relacionado com a composição, qualidade e quantidade dos resíduos vegetais que entram no solo e servem de substrato para as comunidades heterotróficas aumentando sua abundância (ANAYA et al., 2012).

Os valores de carbono orgânico são mais elevados em Ubajara 1, Ubajara 2 e Aiuaba (Apêndice D). Entretanto, Ubajara 2 apresentou abundância menor que Ubajara 1 e Aiuaba. Isso é explicado pelo pH do solo dessa localidade. Aiuaba e Ubajara 1 são as localidades com maiores médias de saturação por bases e pH. A saturação por bases é um excelente indicativo das

condições da fertilidade de um solo e está diretamente relacionado com o pH (RONQUIM, 2010).

Nessa pesquisa, o pH do solo parece ser o principal fator que diferencia a dinâmica populacional entre as localidades. As menores abundâncias estão associadas às parcelas com pH mais ácido. De acordo com o Apêndice D a área protegida e conservada de Ubajara 2 e Sete Cidades apresentam as menores médias de pH e os resultados desse estudo apontam a predominância de menores populações bacterianas nas referidas localidades. O pH do solo é bastante mencionado como um fator edáfico de forte influência na estruturação das comunidades microbianas (QI et al., 2018b; WANG et al., 2019; KANG et al., 2021).

A análise de componentes principais, alocaram o pH do solo no fator 1 juntamente com os grupos microbianos, que foi o que apresentou maior percentual na partição da variância dos dados totais (45,89%) corroborando com os resultados dos estudos citados.

O pH é um agente físico de controle do crescimento microbiano e os microrganismos apresentam padrões distintos de suscetibilidade a variação desse parâmetro. No ambiente natural como o do solo, além de interferir no metabolismo da célula microbiana, o pH também afeta os fatores físicos e químicos alterando disponibilidade de nutrientes que conseqüentemente modificam a dinâmica populacional dos microrganismos bem como a interação entre os mesmos (RATZKE; GORE, 2018; NEINA, 2019).

Dessa forma, o pH do solo exerce vários efeitos sobre a célula microbiana e por isso é considerado um fator chave na estruturação da microbiota do solo estando de acordo com os resultados obtidos. Isso também é corroborado pelas análises de redundância onde o pH e os fatores relacionados a ele, como a saturação por bases, soma de bases e teores de cálcio e magnésio, são os mais influentes na dinâmica populacional bacteriana.

A umidade do solo é um dos principais fatores relacionados com a biomassa microbiana de forma que maior umidade resulta em maior biomassa (SERNA-CHAVEZ et al., 2013; REN et al., 2018). Nesse sentido, é esperado que no solo das florestas úmidas ocorresse maior abundância microbiana quando comparado ao de florestas mais secas, o que não reflete os resultados obtidos nesse estudo. A localidade Ubajara 2, que é caracterizada por ter a maior precipitação anual média dentre as localidades estudadas, registrou as menores abundâncias bacterianas em comparação com as demais.

O aumento na precipitação anual altera a composição da microbiota para uma maior dominância de fungos (YANG et al., 2021). He et al. (2020), ao analisar a relação entre biomassa de fungos e bactérias ao longo de biomas distintos, constatou uma proporção de fungos mais elevada em solos de regiões mais úmidas. Portanto, é possível que o solo de Ubajara 2, apresente uma proporção mais elevada de fungos, como consequência do seu padrão de precipitação, limitando a abundância dos procariotos.

Além disso, nas localidades de Ubajara 2 e Sete Cidades, detectou-se a predominância de solos com valores de pH abaixo de 5,5 caracterizados como altamente ácidos ($\text{pH} < 5,5$). Na parcela PRE90 um valor mínimo de 3.91, caracterizou o solo como fortemente ácido ($\text{pH} < 4,5$) (SUCHITHRA; PAI, 2020). Esses valores de pH explicam a tendência a menor abundância bacteriana nas duas localidades.

Enquanto em solos agrícolas as diversas práticas de manejo são diretamente responsáveis pela acidificação do solo (WU et al., 2022), em florestas conservadas, como nas parcelas amostradas nas florestas de Ubajara 2 e Sete Cidades a acidificação ocorre pela raiz das plantas, sendo diretamente afetada pela espécie (SCHRIJVER et al., 2011) e pela deposição atmosférica, principalmente de nitrogênio, como consequência da atividade humana representando uma ameaça para esses ecossistemas em longo prazo (ZHU et al., 2016; PRIETZEL et al., 2020).

Um padrão de dispersão das abundâncias bacterianas entre as localidades e as classes de uso do solo, ficou evidente neste estudo. A maior dispersão ocorreu na área protegida e nas localidades de Ubajara 2 e Sete Cidades. A seleção e estruturação de populações microbianas específicas nos habitats do solo, em escala regional, depende principalmente das propriedades físicas e químicas do solo, aliado a liberação de exsudados radiculares pelas plantas (CHERNI et al., 2019, XUE et al., 2018).

É importante mencionar que o número de replicações na área protegida foi menor do que nas demais classes de uso resultando em maior sensibilidade das análises em detectar as discrepâncias entre essas parcelas podendo ter ocorrido uma superestimação da dispersão nas parcelas da área protegida.

A análise de dispersão multivariada dos parâmetros químicos do solo de Sete Cidades e Ubajara 2 (Figura 1) refletem a heterogeneidade das características químicas do solo, que pode estar relacionada com maior dispersão nas abundâncias bacterianas nessas localidades.

Também é importante ressaltar que as parcelas da área agrícola de Ubajara 2 compreendem culturas diferentes com cultivo de frutíferas, hortaliças e mandioca (Apêndice B). Como consequência, abrigam comunidades microbianas distintas, devido ao efeito das espécies vegetais sobre a estruturação nas comunidades (DELGADO-BAQUERIZO et al., 2018; BRISSON et al, 2019).

Em Sete Cidades, o bioma predominante é o do Cerrado que é caracterizado pela elevada diversidade de estruturas vegetacionais, que resulta em comunidades microbianas variadas (CASTRO et al., 2016; ARAÚJO et al., 2017). Dessa forma, é esperada maior variação das abundâncias entre as parcelas amostradas nessa localidade, principalmente nas áreas de mata nativa, o que explica com os resultados obtidos.

Os grupos bacterianos estudados parecem ser suscetíveis de forma distinta aos fatores abordados nesse estudo. As bactérias celulolíticas e as solubilizadoras de fosfato foram mais suscetíveis às mudanças no uso do solo e aos fatores bióticos e abióticos locais, pois as amplitudes na variação das suas abundâncias foram maiores que nos demais grupos. Isso também pode ser observado na Figura 8 onde a proporção desses grupos varia tanto em função das classes de uso do solo com das condições locais.

Microorganismos celulolíticos também tiveram sua abundância variando em função da mudança no uso do solo conforme relatado por Silva et al. (2020), Ramakrishnan et al. (2021) e Dobrzyński et al. (2021) e pelos padrões de precipitação pluviométrica (GUOYONG et al., 2020), o que demonstra a suscetibilidade desses grupos aos fatores ambientais e antropogênicos. Isso pode comprometer a função que esse grupo funcional desempenha no solo uma vez que a celulose é um dos compostos da biomassa vegetal mais abundante nos resíduos do solo (HE et al., 2019).

Considerando a abundância das bactérias celulolíticas ao longo das localidades, percebe-se que o pH teve um efeito mais pronunciado sobre os resultados uma vez que as menores abundâncias desse grupo funcional estão relacionadas as parcelas com pH mais ácido. Nas parcelas agrícolas os valores de abundância foram maiores para todas as localidades, o que está associado ao pH do solo nessas parcelas que foi mais elevado reforçando o fato de que, em escala regional, as condições abióticas locais têm maior influência sobre a abundância dos microrganismos do que os efeitos da mudança no uso do solo.

As bactérias solubilizadoras de fosfato também são suscetíveis às mudanças no uso do solo conforme relatado por Wani et al. (2018) e Paul et al. (2018). Mudanças nas propriedades do solo através da adição de fertilizantes e até mesmo mudanças na composição vegetal resultaram em efeitos diversos na abundância desse grupo funcional (FIALHO et al., 2020; BOLO et al., 2021). Os resultados do presente estudo confirmam a sensibilidade desse grupo aos fatores edáficos locais (Figura 5), pois a abundância desse grupo se diferencia em pelo menos duas das quatro localidades em todas as classes de uso.

O efeito das condições locais sobre a abundância das bactérias amilolíticas apresenta-se de forma similar ao observado nas celulolíticas e solubilizadoras de fosfato sendo afetada principalmente pelo pH do solo uma vez que a menor abundância desse grupo está associada ao pH mais ácido. Entretanto ao observar a Figura 8, percebe-se que esse grupo, juntamente com as bactérias solubilizadoras de fosfato, são os grupos funcionais com as menores proporções refletindo a sua menor abundância no solo indicando maior vulnerabilidade desses grupos.

A decomposição do amido e a solubilização de fosfato são funções importantes no solo, porém são menos relevantes do que as funções associadas com o ciclo do nitrogênio, que é considerado o nutriente mais limitante no solo, sendo requerido tanto pelas plantas quanto pelos microrganismos (BELLENGER et al., 2020; HENNERON et al., 2020). Isso pode estar relacionado com o fato das bactérias amilolíticas e solubilizadoras apresentarem as menores abundâncias relativas.

De acordo com Shade et al. (2012), maior resposta (sensibilidade) aos distúrbios ambientais está relacionada a menor resistência das comunidades. Nesse sentido pode-se inferir que os grupos das bactérias celulolíticas, solubilizadoras de fosfato e amilolíticas apresentaram menor resistência, pois mostraram maior variação em suas abundâncias em função da mudança do uso do solo e também dos fatores edáficos.

As bactérias diazotróficas de vida livre e actinobactérias foram os grupos com maior abundância média e dessa forma menos sensíveis aos fatores estudados. As actinobactérias são conhecidas por sua elevada resistência aos fatores de estresse, o que está diretamente relacionado com sua maior abundância no solo (YANDIGERI et al., 2012; MOHAMMADIPANAH; WINK 2016). Os resultados desse estudo confirmam essa resistência, pois esse grupo apresentou a menor amplitude de variação na sua abundância além da maior proporção em todas as localidades e classes de uso do solo (Figura 8).

A maior proporção desse filo de bactérias pode estar também associada à sua competitividade frente às populações microbianas no solo, pois são conhecidas por sua capacidade de produzir antibióticos (LAW et al., 2020). Também está relacionada a sua menor suscetibilidade a limitação de nutrientes, em função da sua reconhecida diversidade metabólica que permite utilizar uma ampla variedade de substratos no solo incluindo os mais recalcitrantes (LACOMBE-HARVEY et al., 2018).

Assim como os demais grupos, as bactérias diazotróficas de vida livre também apresentaram um padrão de variação na sua abundância em função principalmente do pH do solo. Essas bactérias são conhecidas por sua vulnerabilidade aos fatores ambientais principalmente ao manejo do solo (YIN et al., 2018; WANG et al., 2021; YAN et al., 2022), relacionado ao seu complexo enzimático (nitrogenase) que opera em condições bastante específicas (EINSLE; REES, 2020).

No presente estudo, esse grupo de bactéria foi um dos mais resistentes às mudanças nas condições locais bem como no uso do solo com uma das maiores abundâncias relativas e média. Diferentemente dos outros grupos as diazotróficas de vida livre captam o nitrogênio atmosférico ao invés do nitrogênio do solo e isso favorece a maior abundância desse grupo, pois não competem por esse nutriente, que geralmente é bastante limitante no solo (WANG et al., 2018b).

Importante mencionar o papel da comunidade vegetal na abundância dos grupos estudados. Em escalas locais, espécies distintas de plantas em florestas tem maior efeito na seleção de comunidades microbianas específicas, devido à liberação dos exsudados radiculares e também pela deposição de serapilheira. Variáveis como precipitação e as condições edáficas são mais efetivas em escala continental (LLADÓ et al., 2018).

Parte da variação na abundância dos grupos bacterianos nesse estudo pode ser atribuída às características da vegetação local, embora não tenha sido possível isolar o efeito dessa variável. A vegetação induz a atividade microbiana na raiz em resposta ao déficit de nutrientes no solo. Dessa forma, as plantas selecionam e recrutam microrganismos benéficos em resposta a estressores ambientais (CARVALHAIS et al., 2013; ROLFE et al., 2019). As actinobactérias, as solubilizadoras de fósforo e as diazotróficas de vida livre são reportadas como microrganismos benéficos da rizosfera, o que reforça esse argumento (IMRAM et al., 2021; KALAYU, 2019; NAIK et al., 2019).

O efeito da vegetação sobre a abundância dos grupos bacterianos também pode ser relacionado aos teores de carbono orgânico do solo que variaram tanto em função do uso do solo como das condições locais. Conforme relatado por Guo et al. (2019), o carbono orgânico do solo tem papel primordial na estruturação das comunidades edáficas, pois é a principal fonte de energia para esses organismos. Entretanto a análise dos dados sugere maior efeito dessa variável em escala local.

Sete Cidades foi a localidade com os menores teores de carbono orgânico em suas parcelas e isso está relacionado, em parte, com a menor abundância dos grupos nesse local. Entretanto, em Ubajara 2, onde os teores de carbono orgânico foram mais elevados nas áreas protegidas e conservada, não resultou em maior abundância dos grupos. Como já mencionado, embora o teor de carbono tenha exercido influência, o pH pode ser o fator que explica essa restrição na abundância. Esse efeito fica mais claro ao observar o gráfico da análise de redundância onde o pH tem efeito mais forte que o carbono orgânico do solo (Figura 13).

A análise de redundância mostrou o efeito do carbono orgânico sobre a variação das abundâncias bacterianas em todas as localidades, porém, em todos os casos, o efeito dessa variável foi menos pronunciado que do pH. Os teores de potássio, cálcio, magnésio e a saturação por bases também apresentaram forte influência tanto na análise de redundância como nos componentes principais, uma vez que fazem parte do segundo componente que conta com 12,4% da variância total dos dados. É importante ressaltar que essas variáveis correlacionam fortemente e positivamente com o pH do solo (KABALA; LABAZ, 2018; HAILEGNAW et al., 2019) em consonância com os resultados obtidos.

O índice de Shannon não respondeu da mesma forma que as abundância microbianas ao fator pH do solo (Apêndice D), pois menores valores de pH não necessariamente foram relacionados a menores índices de equabilidade. Da mesma forma que os maiores índices não estão associados aos solos mais férteis ($V > 50\%$). Isso demonstra que o índice adotado não é apropriado para discernir mudanças induzidas na estrutura da comunidade pelos fatores abióticos locais. Conforme relatado por Bandeira, (2020) e Ramos (2021) a mudança no uso do solo não resultou em respostas significativas nos índices de equabilidade para os grupos estudados, reforçando o fato desse índice não ser muito sensível a mudanças locais.

De acordo com Ricotta, (2003), Beisel et al. (2003) e Kosman et al. (2021) os índices utilizados para medir a equabilidade geralmente condensam informação multivariada de dados

em apenas um número, resultando em perda de informação e conseqüentemente da sensibilidade desse parâmetro em discernir mudanças na comunidade em resposta a fatores ambientais.

Ao analisar as abundâncias relativas da área agrícola entre as localidades, foram encontradas diferenças estatísticas entre dois grupos bacterianos, porém ao ser condensada no índice de Shannon, essas diferenças foram suprimidas. Considerando as classes de uso em escala local, pelo menos um grupo bacteriano diferenciou-se estatisticamente em sua abundância relativa na comunidade, o que não foi detectado no índice H' , confirmando a limitação desse índice em diferenciar mudanças na estrutura da comunidade microbiana principalmente na escala local.

Por outro lado, esse índice foi capaz de diferenciar a estrutura das comunidades entre as diferentes localidades em três das quatro classes de uso do solo não sendo capaz de diferenciar a estrutura das comunidades na área agrícola. Diante disso, a interpretação da estrutura da comunidade somente pelo índice de equabilidade pode ser vaga e deve considerar outras variáveis. Para Magurran (1988) e Heip et al. (1998), os índices de uniformidade são descritores ecológicos das comunidades que devem ser complementados com informações sobre o funcionamento ecossistêmico.

Vale ressaltar que a abundância relativa e conseqüentemente o índice de equabilidade são limitados pela amostragem da comunidade. Isso se torna mais válido quando se trata de microrganismos devido à dificuldade de estimar precisamente o tamanho dessas comunidades (BENT; FORNEY, 2008). Além disso, o presente estudo estimou a população de microrganismos cultiváveis que representam uma parcela muito pequena da microbiota do solo (HARWANI, 2013). Isso também reflete a limitação encontrada no índice H' conforme discutido anteriormente.

A interação entre os grupos bacterianos com os teores de C, N e P foi variável. Conforme mostram os resultados, tanto a mudança no uso da terra como as condições bióticas e abióticas locais afetaram a intensidade da interação entre a abundância dos grupos bacterianos e os teores de C, N e P.

Um valor de (47,91%) das possíveis associações entre os grupos com os nutrientes do solo foram significativas. Entretanto, isso não significa que as demais (52,09%) não tenham relação nenhuma com a fertilidade, uma vez que nesse estudo foram consideradas significativas somente as relações lineares.

Os resultados evidenciam que a maior abundância dos grupos bacterianos está relacionada com maiores teores de carbono orgânico, nitrogênio total e fósforo total do solo. A exceção foi para o solo de Sete Cidades que com três associações negativas. No entanto, a disponibilidade de recursos nessa localidade é mais limitada, o que supostamente causaria maior competição entre os microrganismos e plantas, ocasionando relações negativas entre a abundância com os nutrientes do solo, conforme relatado por Deng et al. (2019). Essa constatação é apoiada pela interação negativa entre o fósforo e o nitrogênio (Apêndice E) que são nutrientes também requeridos pelas plantas.

A abundância microbiana está diretamente associada à dinâmica da matéria orgânica do solo e desse modo com os teores de C, N e P (LUO et al., 2017, COONAN et al., 2020, FREY, 2019). Entretanto, as estimativas dessa interação são dependentes das condições edáficas locais e altamente influenciadas pela limitação ou excesso de nutrientes (LI et al., 2018, CAPEK et al., 2021). Os coeficientes angulares das equações de regressão linear vêm de encontro as afirmativas desses autores, pois variaram entre as classes de uso do solo bem como entre as localidades.

Ao classificar e agrupar os coeficientes de acordo com a força de associação entre as variáveis (correlação) foi constatado que até 93% das correlações foram fracas ou moderadas e apenas 7% foi considerada forte. Como a abundância bacteriana foi determinada por métodos com microrganismos cultiváveis, que apresentam limitações em estimar a microbiota total do solo, correlações muito fortes entre as variáveis não seriam esperadas. Além disso, outros grupos microbianos não abordados nesse estudo também participam dos ciclos biogeoquímicos como os lignilíticos (DATTA et al., 2017), quitinolíticos (NAIAK et al., 2020) e fungos micorrízicos (FERROL et al., 2019) dentre outros.

As localidades Ubajara 1 e Ubajara 2 se destacaram por apresentar a maior proporção de coeficientes com correlação moderada (0,4 a 0,69) sendo 87,1 e 63% respectivamente (Tabela 4). Isso fica ainda mais claro ao observar a Tabela 1 onde as maiores médias são também nos mesmos locais. O carbono orgânico é um forte preditor da abundância microbiana (HU et al., 2014) e o seu acúmulo no solo está relacionado com aumento da abundância (SAPKOTA et al., 2012), sendo determinante para a mineralização da matéria orgânica (GARCIA-PAUSAS E PATERSON, 2011).

Os dados do Apêndice D mostram que Ubajara 1 e Ubajara 2 foram as localidades com as maiores médias de carbono orgânico, o que pode estar associado a maior correlação dos grupos bacterianos com os teores de C, N e P.

Com relação às interações com correlação forte (0,7 a 0,89), aproximadamente 87% delas ocorreram em Ubajara 1 e Ubajara 2 reforçando o que foi dito anteriormente. Por outro lado, Aiuaba e Sete Cidades contam com cerca de 80% de todas as interações com correlação fraca e essas localidades apresentaram menor teor de carbono orgânico em comparação com as demais.

Desse modo, fica mais claro que o teor de carbono orgânico do solo está diretamente relacionado com a intensidade de interação das abundâncias microbiana com os teores de C, N e P. Tal fato está relacionado com o efeito da matéria orgânica em estimular a atividade decompositora dos microrganismos, e também da espécie vegetal (ALMAGRO et al., 2021).

Com relação aos nutrientes, o nitrogênio parece ser o mais relacionado com a abundância bacteriana, pois resultou em 48 associações significativas correspondendo a 41,7% do total. Devido a sua dinâmica complexa, o nitrogênio é o nutriente mais limitante no solo, pois a sua disponibilidade alterna entre processos de imobilização, sendo incorporado a biomassa microbiana, e mineralização que o torna disponível para as plantas (ZHU et al., 2013; CHEN et al., 2014). Dessa forma, era esperada uma maior relação da microbiota com esse elemento químico no solo.

No entanto, os coeficientes angulares apontaram diferença estatística somente em escala local que foi em Sete Cidades contemplando as classes de uso. Embora os valores tenham sido variados, a intensidade da relação dos grupos com o nitrogênio não resultou em diferenças significativas entre as localidades.

O fósforo está disponível no solo nas formas insolúveis e solúveis, entretanto, as plantas e os microrganismos só podem utilizar as formas solúveis (LAMBERS, 2022). O P total compreende as duas formas e solos com teores elevados de P ainda podem ser deficientes na forma solúvel (PENN; CAMBERATO, 2019). Isso justifica a menor interação das abundâncias com o teor de P total. A dinâmica de P também é influenciada pela vegetação que compete por esse nutriente e estimula a microbiota a disponibilizar os nutrientes que estão mais limitantes no solo conforme abordado anteriormente.

A abundância microbiana do solo responde aos gradientes ambientais de formas distintas (SANCHES-MORENO et al., 2011; HOLLISTER et al., 2010; JIAO; LU, 2020). Nesse estudo isso fica evidente pela análise de redundância, pois os parâmetros químicos do solo interferem na variação das abundâncias microbianas de forma distinta entre as localidades e até mesmo entre as classes de uso em escala local. Entretanto a compreensão de como esses fatores podem regular a relação da microbiota com a fertilidade do solo requer uma investigação mais aprofundada em escala local.

Os grupos bacterianos também se relacionaram de maneira variada com os teores de C, N e P. Em síntese, os grupos produtores de enzimas extracelulares (actinobactérias, amilolíticas e celulolíticas) foram os que tiveram maior relação com os teores de C, N e P. Isso foi observado pela maior proporção de correlação moderada ou forte, maior frequência de interação significativa e também pela análise de variância dos coeficientes angulares (Tabelas 3 e 4).

As enzimas extracelulares microbianas estão relacionadas com a ciclagem de nutrientes no solo principalmente com o ciclo do C, N e P. Essas enzimas participam dos processos de degradação, transformação e mineralização da matéria orgânica (LUO et al., 2017; MENG et al., 2020). Os microrganismos podem estar em três estados fisiológicos distintos no solo: dormentes, potencialmente ativos e ativos (DE NOBILI et al. 2001). A contagem de viáveis enumera somente os microrganismos que estão em estado ativo ou potencialmente ativo (NÉBLE et al., 2007).

De acordo com Blagodatskaya e Kuzyakov (2013), somente os microrganismos ativos participam dos ciclos biogeoquímicos e as evidências de atividade enzimática pelos microrganismos os classificam como ativos. Os resultados obtidos corroboram com esse argumento e também reforça o papel importante dos grupos funcionais bacterianos na ciclagem de nutrientes, principalmente os produtores de enzimas extracelulares. Apesar das actinobactérias não estarem classificadas como um grupo funcional, essas são conhecidas pela excepcional capacidade de produção enzimática (LEWIN et al., 2016; SALWAN; SHARMA 2020).

As bactérias amilolíticas foram o único grupo que apresentou coeficientes de correlação estatisticamente diferentes entre as localidades estudadas (Tabela 3). As plantas liberam várias substâncias em suas raízes como forma de interação com a microbiota e com outras plantas e a composição dos seus exsudados diferem em função da espécie vegetal e do seu

estado fisiológico. Essas substâncias são compostas por metabólitos primários como açúcares, incluindo o amido, aminoácidos e metabólitos secundários que servem como sinalizadores (VIVES-PERIS et al., 2020; HU et al., 2018; PREECE; PEÑUELAS, 2020).

Como as bactérias amilolíticas tem uma maior especificidade com o substrato liberado pelas raízes, é possível que as diferenças nas comunidades vegetais entre as localidades, tenham exercido um efeito sobre a abundância dessas bactérias ocasionando essa diferenciação. Fatores como a composição da comunidade vegetal e as interações microbianas também tem efeito sobre a relação da microbiota com os teores de C, N e P que podem ter ocasionado variabilidade nas correlações entre as diferentes localidades e classes de uso do solo.

De acordo com Zhu et al. (2014) e Chomel et al (2016), os exsudados radiculares podem estimular em até 400% a taxa de mineralização de carbono e nitrogênio no solo, o que sugere o forte papel da vegetação na interação entre grupos bacterianos com a fertilidade do solo. Nesse estudo foram contemplados três tipos de biomas: a Caatinga, o Cerrado e a Mata Atlântica. Nesse sentido já era esperada influência da vegetação entre a interação microbiota com a fertilidade do solo tanto pelo efeito dos exsudados como pela composição da serapilheira (CORTEZ et al., 2007).

As interações entre os microrganismos também são moduladoras dos processos biogeoquímicos sendo influenciadas pelas condições locais (SOKOL et al., 2022; BERRIER et al., 2022). A possível interação entre os grupos bacterianos desse estudo está evidenciada nas correlações entre os mesmos conforme relatado previamente por Bandeira (2020), Ramos, (2021) e Cunha (2022).

Os resultados obtidos a partir das abundâncias bacterianas e análises químicas do solo mostram o potencial dessa abordagem para a elaboração de estratégias de gestão sustentável e manejo das áreas permitindo a identificação de cenários mais vulneráveis que merecem maior atenção. Nesse estudo os solos de Sete Cidades parecem ser os mais vulneráveis sobre o ponto de vista das suas propriedades e funções o que torna essa área prioridade no que diz respeito a conservação da biodiversidade.

3.5 Conclusão

A dinâmica populacional bacteriana cultivável foi mais suscetível às condições abióticas locais do que os efeitos da mudança no uso do solo considerando a escala regional. O

pH do solo foi a variável que mais influenciou a variância dos dados, o que destaca a importância do manejo do solo das áreas, principalmente sobre proteção ambiental, de modo a prevenir alterações nesse parâmetro, que pode afetar a microbiota do solo e conseqüentemente suas funções.

A combinação dos efeitos da mudança no uso do solo e condições ambientais locais pode tornar mais vulnerável os ecossistemas com maior severidade abiótica. Isso foi evidenciado para a localidade de Sete Cidades. A maior disponibilidade de recursos aumenta a relação da abundância dos grupos funcionais e actinobactérias com os teores de C, N e P. Desse modo ecossistemas com limitação de recursos podem reduzir a participação dos microrganismos nos ciclos biogeoquímicos.

Os grupos bacterianos produtores de enzimas extracelulares como as actinobactérias, bactérias amilolíticas e celulolíticas são os mais influentes na ciclagem biogeoquímica do solo ao longo das localidades e as bactérias celulolíticas e solubilizadoras de fosfato foram as mais suscetíveis aos fatores estudados.

AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico e ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (CNPq/ICMBio/FAPs nº18/2017) pelo apoio a esta pesquisa (Financiamento nº 421350/2017-2) e CAPES pelo fornecimento da bolsa de estudos (Código Financeiro 001).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALMAGRO, M. *et al.* Plant residue chemical quality modulates the soil microbial response related to decomposition and soil organic carbon and nitrogen stabilization in a rainfed Mediterranean agroecosystem. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 156, p. 108198, 2021.

ANAYA, C. A. *et al.* Large rainfall pulses control litter decomposition in a tropical dry forest: evidence from an 8-year study. **Ecosystems**, v. 15, n. 4, p. 652-663, 2012.

ARAUJO, *et al.* Distinct bacterial communities across a gradient of vegetation from a preserved Brazilian Cerrado. **Antonie Van Leeuwenhoek**, v. 110, n. 4, p. 457-469, 2017.

- ARIFUZZAMAN, M.; KHATUN, M. R.; RAHMAN, H. Isolation and screening of actinomycetes from Sundarbans soil for antibacterial activity. **African Journal of Biotechnology**, v. 9, n. 29, p. 4615-4619, 2010.
- ÁVILA, G. G.; MEDEIROS, P. H. A. Susceptibilidade à erosão e vulnerabilidade da caatinga aos processos erosivos na ESEC de Aiuaba–CE. **Conexões-Ciência e Tecnologia**, v. 8, n. 2, 2014.
- BANDEIRA, L. L. **Diversidade funcional de grupos bacterianos sob diferentes usos do solo**. 2020. 66 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) - Centro de Ciências, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2020.
- BANERJEE, S. et al. Determinants of bacterial communities in Canadian agroforestry systems. **Environmental Microbiology**, v. 18, n. 6, p. 1805-1816, 2016.
- BARNETT, S. E.; YOUNGBLUT, N. D.; BUCKLEY, D. H. Soil characteristics and land-use drive bacterial community assembly patterns. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 96, n. 1, p. fiz194, 2020.
- BARTO, E. K. et al. Contributions of biotic and abiotic factors to soil aggregation across a land use gradient. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 42, n. 12, p. 2316-2324, 2010.
- BEISEL, J. N. et al. A comparative analysis of evenness index sensitivity. **International Review of Hydrobiology: A Journal Covering all Aspects of Limnology and Marine Biology**, v.88, n. 1, p. 3-15, 2003.
- BELLENGER, J. P. et al. Biological nitrogen fixation by alternative nitrogenases in terrestrial ecosystems: a review. **Biogeochemistry**, v. 149, n. 1, p. 53-73, 2020.
- BENT, S. J.; FORNEY, L. J. The tragedy of the uncommon: understanding limitations in the analysis of microbial diversity. **The ISME journal**, v. 2, n. 7, p. 689-695, 2008.
- BERG, G.; SMALLA, K. Plant species and soil type cooperatively shape the structure and function of microbial communities in the rhizosphere. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 68, n. 1, p. 1-13, 2009.
- BERRIER, D. J.; NEUBAUER, S. C.; FRANKLIN, R. B. Cooperative microbial interactions mediate community biogeochemical responses to saltwater intrusion in wetland soils. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 98, n. 3, p. fiac019, 2022.
- BLAGODATSKAYA, E.; KUZYAKOV, Y. Active microorganisms in soil: critical review of estimation criteria and approaches. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 67, p. 192-211, 2013.
- BOLO, P. et al. Application of residue, inorganic fertilizer and lime affect phosphorus solubilizing microorganisms and microbial biomass under different tillage and cropping systems in a Ferralsol. **Geoderma**, v. 390, p. 114962, 2021.

- BRISSON, V. L. et al. Impacts of maize domestication and breeding on rhizosphere microbial community recruitment from a nutrient depleted agricultural soil. **Scientific Reports**, v. 9, n. 1, p. 1-14, 2019.
- BUTENSCHOEN, O.; SCHEU, S.; EISENHAUER, N. Interactive effects of warming, soil humidity and plant diversity on litter decomposition and microbial activity. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 43, n. 9, p. 1902-1907, 2011.
- CALLEGARI-JACQUES, S. M. **Testes não-paramétricos**. Bioestatística: Princípios e Aplicações. 1st Ed. São Paulo, Brasil: Artmed, p. 165-184, 2003.
- ČAPEK, P. et al. Coupling the resource stoichiometry and microbial biomass turnover to predict nutrient mineralization and immobilization in soil. **Geoderma**, v. 385, p. 114884, 2021.
- CAPPUCCINO, J. G., SHERMAN, N. **A laboratory manual in general microbiology**. 4th edition. Benjamin Commius Publication Company, California, pp. 215-224, 1996.
- CARNEY, K. M.; MATSON, P. A. The influence of tropical plant diversity and composition on soil microbial communities. **Microbial Ecology**, v. 52, n. 2, p. 226-238, 2006.
- CARVALHAIS, L. C. et al. Linking plant nutritional status to plant-microbe interactions. **PLoS one**, v. 8, n. 7, e68555, 2013.
- CASTRO, A. P., SILVA, M. R. S. S., QUIRINO, B. F. Microbial diversity in Cerrado biome (Neotropical Savanna) soils. **PloS one**, v. 11, n. 2, e0148785, 2016.
- CHAUDHARY, A.; KASTNER, T. Land use biodiversity impacts embodied in international food trade. **Global Environmental Change**, v. 38, p. 195-204, 2016.
- CHEN, B. et al. Soil nitrogen dynamics and crop residues. A review. **Agronomy for sustainable development**, v. 34, n. 2, p. 429-442, 2014.
- CHERNI, M. et al. Soil parameters drive the diversity of Citrus sinensis rhizosphere microbiota which exhibits a potential in plant drought stress alleviation. **Applied Soil Ecology**, v. 135, p.182-193, 2019.
- CHOMEL, M. et al. Plant secondary metabolites: a key driver of litter decomposition and soil nutrient cycling. **Journal of Ecology**, v. 104, n. 6, p. 1527-1541, 2016.
- CHUNG, H. et al. Plant species richness, elevated CO₂, and atmospheric nitrogen deposition alter soil microbial community composition and function. **Global Change Biology**, v. 13, n. 5, p. 980-989, 2007.
- COONAN, E. C. et al. Microorganisms and nutrient stoichiometry as mediators of soil organic matter dynamics. **Nutrient Cycling in Agroecosystems**, v. 117, n. 3, p. 273-298, 2020.

CORTEZ, J. et al. Plant traits, litter quality and decomposition in a Mediterranean old-field succession. **Plant and Soil**, v. 296, n. 1, p. 19-34, 2007.

COSTA, A. C. **Hidrologia de uma bacia experimental em caatinga conservada no semi-árido brasileiro**. 2007. 166 f. Dissertação (Mestrado em Engenharia Civil: Recursos Hídricos)-Centro de Tecnologia, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2007.

COUTINHO L. M. O conceito de cerrado. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 1, p. 17–23, 1978.

CUNHA, M. G. **Efeito do uso do solo na diversidade funcional de grupos microbianos no solo**. 2022. 46 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) - Centro de Ciências, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2022.

DATTA, R. et al. Enzymatic degradation of lignin in soil: a review. **Sustainability**, v. 9, n. 7, p. 1163, 2017.

DE NOBILI, M. et al. Soil microbial biomass is triggered into activity by trace amounts of substrate. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 33, n. 9, p. 1163-1170, 2001.

DELGADO-BAQUERIZO, M. et al. Plant attributes explain the distribution of soil microbial communities in two contrasting regions of the globe. **New Phytologist**, v. 219, n. 2, p. 574-587, 2018.

DENG, L. et al. Drivers of soil microbial metabolic limitation changes along a vegetation restoration gradient on the Loess Plateau, China. **Geoderma**, v. 353, p. 188-200, 2019.

DIMOVA, M. I.; YAMBORKO, N. A.; IUTYNSKA, G. O. Hexachlorobenzene effect on microbiocenoses of different soil types. **Mikrobiolohichnyi zhurnal**, v. 82, n. 4, p. 13-22, 2020.

DOBRZYŃSKI, J. et al. The reaction of cellulolytic and potentially cellulolytic spore-forming bacteria to various types of crop management and farmyard manure fertilization in bulk soil. **Agronomy**, v. 11, n. 4, p. 772, 2021.

DROST, S. M. et al. Decomposition of mixtures of cover crop residues increases microbial functional diversity. **Geoderma**, v. 361, e114060, 2020.

EINSLE, O.; REES, D. C. Structural enzymology of nitrogenase enzymes. **Chemical Reviews**, v. 120, n. 12, p. 4969-5004, 2020.

EZEOKOLI, O. T. et al. Structural and functional differentiation of bacterial communities in post-coal mining reclamation soils of South Africa: bioindicators of soil ecosystem restoration. **Scientific Reports**, v. 10, n. 1, p. 1-14, 2020.

FERROL, N.; AZCÓN-AGUILAR, C.; PÉREZ-TIENDA, J. Arbuscular mycorrhizas as key players in sustainable plant phosphorus acquisition: An overview on the mechanisms involved. **Plant Science**, v. 280, p. 441-447, 2019.

- FIALHO, C. M. T. et al. Weed Interference in Soybean Crop Affects Soil Microbial Activity and Biomass. **Planta Daninha**, v. 38, e020221853, 2020.
- FLORES, L. M. A.; ZANETTE, L. R. S.; ARAUJO, F. S.. Effects of habitat simplification on assemblages of cavity nesting bees and wasps in a semiarid neotropical conservation area. **Biodiversity And Conservation**, v. 27, n. 2, p.311-328, 2017.
- FLORES, B. M. et al. Soil erosion as a resilience drain in disturbed tropical forests. **Plant and Soil**, v. 450, n. 1, p. 11-25, 2020.
- FREY, S. D. Mycorrhizal fungi as mediators of soil organic matter dynamics. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 50, n. 1, 2019.
- GADAGI, R. S.; SA, T. New isolation method for microorganisms solubilizing iron and aluminum phosphates using dyes. **Soil Science and Plant Nutrition**, v. 48, n. 4, p. 615-618, 2002.
- GARCIA-PAUSAS, J.; PATERSON, E. Microbial community abundance and structure are determinants of soil organic matter mineralization in the presence of labile carbon. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 43, n. 8, p. 1705-1713, 2011.
- GOMEZ, E., FERRERAS, L., TORESANI, S. Soil bacterial functional diversity as influenced by organic amendment application. **Bioresource Technology**, v. 97, n.13, p. 1484-1489, 2006.
- GUO, X. et al. Effects of land use change on the composition of soil microbial communities in a managed subtropical forest. **Forest Ecology and Management**, v. 373, p. 93-99, 2016.
- GUO, Z. et al. Correction: Effects of long-term fertilization on soil organic carbon mineralization and microbial community structure. **Plos One**, v. 14, n. 4, p. e0216006, 2019.
- GUOYONG, Y. A. N. et al. Long-time precipitation reduction and nitrogen deposition increase alter soil nitrogen dynamic by influencing soil bacterial communities and functional groups. **Pedosphere**, v. 30, n. 3, p. 363-377, 2020.
- HAILEGNAW, N. S. et al. Mutual relationships of biochar and soil pH, CEC, and exchangeable base cations in a model laboratory experiment. **Journal of Soils and Sediments**, v. 19, n. 5, p. 2405-2416, 2019.
- HARWANI, D. The great plate count anomaly and the unculturable bacteria. **Microbiology**, v. 2, n. 9, p. 350-1, 2013.
- HE, L. et al. Global biogeography of fungal and bacterial biomass carbon in topsoil. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 151, e108024, 2020.
- HE, W. et al. Effects of predominant tree species mixing on lignin and cellulose degradation during leaf litter decomposition in the Three Gorges Reservoir, China. **Forests**, v. 10, n. 4, p. 360, 2019.

HEIP, C. H.; HERMAN, P. M.; SOETAERT, K. Indices of diversity and evenness. **Oceanis**, v. 24, n. 4, p. 61-88, 1998.

HENDRICKS, C. W., DOYLE, J. D., HUGLEY, B. A new solid medium for enumerating cellulose-utilizing bacteria in soil. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 61, n. 5, p. 2016-2019, 1995.

HENNERON, L. et al. Rhizosphere control of soil nitrogen cycling: a key component of plant economic strategies. **New Phytologist**, v. 228, n. 4, p. 1269-1282, 2020.

HOLLISTER, E. B. et al. Shifts in microbial community structure along an ecological gradient of hypersaline soils and sediments. **The ISME Journal**, v. 4, n. 6, p. 829-838, 2010.

HU, L. et al. Root exudate metabolites drive plant-soil feedbacks on growth and defense by shaping the rhizosphere microbiota. **Nature communications**, v. 9, n. 1, p. 1-13, 2018.

HU, Y. et al. Soil organic carbon and soil structure are driving microbial abundance and community composition across the arid and semi-arid grasslands in northern China. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 77, p. 51-57, 2014.

HUNKE, P. et al. The Brazilian Cerrado: assessment of water and soil degradation in catchments under intensive agricultural use. **Ecohydrology**, v. 8, n. 6, p. 1154-1180, 2015.

ICMBIO - Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. 2019. PARNA de Ubajara. 2019. Disponível em:
<http://www.icmbio.gov.br/portal/images/stories/imgsunidadescoservacao/encarte5_u.pdf>.
Acesso em: 18 jul.2022.

IMRAN, A. et al. Diazotrophs for lowering nitrogen pollution crises: looking deep into the roots. **Frontiers in Microbiology**, v. 12, e637815, 2021.

IPECE - Instituto de Pesquisa e Estratégia Econômica do Ceará. 2017. Perfil municipal: Ubajara. Disponível em:
<https://www.ipece.ce.gov.br/wpcontent/uploads/sites/45/2018/09/Ubajara_2017.pdf>. Acesso em: 5 jul. 2022

JACOMINE, P. K. T. et al. Levantamento exploratório de solos do estado do Piauí (escala 1: 1000), **Boletim de Pesquisa**, v. 36, n. 18, 1986.

JANSSON, J. K.; HOFMOCKEL, K. S. Soil microbiomes and climate change. **Nature Reviews Microbiology**, v. 18, n. 1, p. 35-46, 2020.

JIAO, S.; LU, Y. Abundant fungi adapt to broader environmental gradients than rare fungi in agricultural fields. **Global Change Biology**, v. 26, n. 8, p. 4506-4520, 2020.

KABAŁA, C.; ŁABAZ, B.. Relationships between soil pH and base saturation—conclusions for Polish and international soil classifications. **Soil Science Annual**, v. 69, n. 4, p. 206-214, 2018.

KALAYU, G. Phosphate solubilizing microorganisms: promising approach as biofertilizers. **International Journal of Agronomy**, v. 2019, e4917256, 2019.

KANNAN, N. **Laboratory manual in general microbiology**. Palani Paramount Publication, Palani, pp. 67-72, 1996.

KANG, E. et al. Soil pH and nutrients shape the vertical distribution of microbial communities in an alpine wetland. **Science of the Total Environment**, v. 774, e145780, 2021.

KENNEDY, A. C., SMITH, K. L. Soil microbial diversity and the sustainability of agricultural soils. **Plant and Soil**, v. 170, n. 1, p. 75-86, 1995.

KIM, J. M. et al. Soil pH and electrical conductivity are key edaphic factors shaping bacterial communities of greenhouse soils in Korea. **Journal of Microbiology**, v. 54, n. 12, p. 838-845, 2016.

KOSMAN, E.; SCHEINER, S. M.; GREGORIUS, H. Severe limitations of the FEve metric of functional evenness and some alternative metrics. **Ecology and Evolution**, v. 11, n. 1, p. 123-132, 2021.

LACOMBE-HARVEY, M.; BRZEZINSKI, R.; BEAULIEU, C. Chitinolytic functions in actinobacteria: ecology, enzymes, and evolution. **Applied Microbiology and Biotechnology**, v. 102, n. 17, p. 7219-7230, 2018.

LAMBERS, H. Phosphorus acquisition and utilization in plants. **Annual Review of Plant Biology**, v. 73, p. 11-126, 2022.

LAW, J. W. F. et al. The rising of “modern actinobacteria” era. **Progress In Microbes & Molecular Biology**, v. 3, n. 1, e0000064, 2020.

LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. Complex ecological data sets. Em: **Developments in environmental modelling**. Elsevier, p. 1-57, 2012.

LEMOS, J. R.; MEGURO, M. Estudo fitossociológico de uma área de Caatinga na Estação Ecológica (ESEC) de Aiuaba, Ceará, Brasil. **Biotemas**, v. 28, n. 2, p. 39–50, 2015.

LEWIN, G. R. et al. (2016). Evolution and ecology of Actinobacteria and their bioenergy applications. **Annual Review of Microbiology**, v. 70, n. 235, 2016.

LI, L. J. et al. Soil microbial biomass size and soil carbon influence the priming effect from carbon inputs depending on nitrogen availability. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 119, p. 41-49, 2018.

LIU, X. et al. Changes in soil labile and recalcitrant carbon pools after land-use change in a semi-arid agro-pastoral ecotone in Central Asia. **Ecological Indicators**, v. 110, e105925, 2020.

LLADÓ, S.; LÓPEZ-MONDÉJAR, R.; BALDRIAN, P. Drivers of microbial community structure in forest soils. **Applied Microbiology and Biotechnology**, v. 102, n. 10, p. 4331-4338, 2018.

LUETZENBURG, G. et al. Climate and land use change effects on soil erosion in two small agricultural catchment systems Fugnitz–Austria, Can Revull–Spain. **Science of the Total Environment**, v. 704, p. 135389, 2020.

LUO, L.; MENG, H.; GU, J. Microbial extracellular enzymes in biogeochemical cycling of ecosystems. **Journal of Environmental Management**, v. 197, p. 539-549, 2017.

MAGURRAN, A. E. Diversity indices and species abundance models. Em: **Ecological diversity and its measurement**. Springer, Dordrecht, p. 2-45, 1988.

MANTOVANI, W. et al. conservação da Biodiversidade no Domínio da Caatinga. Em: **Pesquisas em Unidades de Conservação no Domínio da Caatinga, Subsídios à Gestão**. Edições UFC, Fortaleza, p. 81–124, 2017.

MENDES, J.M.; SANTOS, F.A. Diagnóstico do meio natural em unidades de conservação: o caso do parque nacional de Sete Cidades (Piauí). **Revista CC&T/UECE do Centro de Ciência e Tecnologia da Universidade Estadual do Ceará**. v. 1, n.3, p. 78-89, 2019

MENG, C. et al. Global meta-analysis on the responses of soil extracellular enzyme activities to warming. **Science of the Total Environment**, v. 705, e135992, 2020.

MMA - MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE, Catálogo de imagens de satélite RapidEye do Ministério do Meio Ambiente, Geo Catálogo M. M. A. 2018. Disponível em: <http://geocatalogo.mma.gov.br/> (acesso em 1 nov. 2018).

MORAES, M. C. P.; MELLO, K.; TOPPA, R. H. Protected areas and agricultural expansion: Biodiversity conservation versus economic growth in the Southeast of Brazil. **Journal of Environmental Management**, v. 188, p. 73-84, 2017.

MOHAMMADIPANAH, F.; WINK, J. Actinobacteria from arid and desert habitats: diversity and biological activity. **Frontiers in Microbiology**, v. 6, p. 1541, 2016.

MOSCATELLI, M. C. et al. Assessment of soil microbial functional diversity: land use and soil properties affect CLPP-MicroResp and enzymes responses. **Pedobiologia**, v. 66, p. 36-42, 2018.

NACKE, H. et al. Land use type significantly affects microbial gene transcription in soil. **Microbial Ecology**, v. 67, n. 4, p. 919-930, 2014.

NAIK, K. et al. Plant growth promoting microbes: Potential link to sustainable agriculture and environment. **Biocatalysis and Agricultural Biotechnology**, v. 21, p. 101326, 2019.

NAYAK, S. K. et al. Chitinase producing soil bacteria: prospects and applications. Em: **Frontiers in soil and Environmental Microbiology**. CRC Press, p. 289-298, 2020.

NÈBLE, S. et al. Dynamics of phosphatase activities in a cork oak litter (*Quercus suber* L.) following sewage sludge application. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 39, n. 11, p. 2735-2742, 2007.

NEINA, D. The role of soil pH in plant nutrition and soil remediation. **Applied and Environmental Soil Science**, v. 2019, e5794869, 2019.

PARK, M. et al. Isolation and characterization of diazotrophic growth promoting bacteria from rhizosphere of agricultural crops of Korea. **Microbiological Research**, v. 160, n. 2, p. 127-133, 2005.

PAUL, R. et al. Phosphorus dynamics and solubilizing microorganisms in acid soils under different land uses of Lesser Himalayas of India. **Agroforestry Systems**, v. 92, n. 2, p. 449-461, 2018.

PAULA, F. S. et al. Land use change alters functional gene diversity, composition and abundance in Amazon forest soil microbial communities. **Molecular Ecology**, v. 23, n. 12, p. 2988-2999, 2014.

PENN, C. J.; CAMBERATO, J. J. A critical review on soil chemical processes that control how soil pH affects phosphorus availability to plants. **Agriculture**, v. 9, n. 6, p. 120, 2019.

PIKOVSKAYA, R. I. Mobilization of phosphorus in soil connection with the vital activity of some microbial species. **Mikrobiologiya**, v. 17, p. 362-370, 1948.

PINHEIRO, L. F. et al. Diversidade de lianas e trepadeiras do Parque Nacional de Ubajara, Ceará, Brasil. **Revista Brasileira de Geografia Física**, v.13, n. 4, p. 1675-1687, 2020.

PREECE, C.; PEÑUELAS, J. A return to the wild: root exudates and food security. **Trends in Plant Science**, v. 25, n. 1, p. 14-21, 2020.

PRIETZEL, J. et al. Half a century of Scots pine forest ecosystem monitoring reveals long-term effects of atmospheric deposition and climate change. **Global Change Biology**, v. 26, n. 10, p. 5796-5815, 2020.

QI, D. et al. Soil pH is the primary factor correlating with soil microbiome in karst rocky desertification regions in the Wushan County, Chongqing, China. **Frontiers in Microbiology**, v. 9, e1027, 2018b.

QI, Y. et al. Response of soil physical, chemical and microbial biomass properties to land use changes in fixed desertified land. **Catena**, v. 160, p. 339-344, 2018a.

- RAMAKRISHNAN, S. et al. Silvopastoral system for resilience of key soil health indicators in semi-arid environment. **Archives of Agronomy and Soil Science**, v. 67, n. 13, p. 1834-1847, 2021.
- RAMETTE, A. Multivariate analyses in microbial ecology. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 62, n. 2, p. 142-160, 2007.
- RAMESH, T. et al. Soil organic carbon dynamics: Impact of land use changes and management practices: A review. **Advances in Agronomy**, v. 156, p. 1-107, 2019.
- RAMOS, K. A. **Impacto das alterações de usos do solo na diversidade funcional bacteriana**. 2021. 60 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) - Centro de Ciências, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2021.
- RAMPELOTTO, P. H. et al. Changes in diversity, abundance, and structure of soil bacterial communities in Brazilian Savanna under different land use systems. **Microbial Ecology**, v. 66, n. 3, p. 593-607, 2013.
- RATZKE, C.; GORE, J. Modifying and reacting to the environmental pH can drive bacterial interactions. **PLoS Biology**, v. 16, n. 3, p. e2004248, 2018.
- REN, C. et al. Responses of soil total microbial biomass and community compositions to rainfall reductions. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 116, p. 4-10, 2018.
- RICOTTA, C. On parametric evenness measures. **Journal of Theoretical Biology**, v. 222, n. 2, p. 189-197, 2003.
- RODRÍGUEZ-ECHEVERRY, J, et al. Impact of land-use change on biodiversity and ecosystem services in the Chilean temperate forests. **Landscape Ecology**, v. 33, n. 3, p. 439-453, 2018.
- RONQUIM, C. C. **Conceitos de fertilidade do solo e manejo adequado para as regiões tropicais**. Campinas, SP: Embrapa Monitoramento por Satélite, 26 p. 2010.
- ROLFE, S. A.; GRIFFITHS, J.; TON, J. Crying out for help with root exudates: adaptive mechanisms by which stressed plants assemble health-promoting soil microbiomes. **Current Opinion in Microbiology**, v. 49, p. 73-82, 2019.
- SALWAN, R.; SHARMA, V. Molecular and biotechnological aspects of secondary metabolites in actinobacteria. **Microbiological Research**, v. 231, p. 126374, 2020.
- SÁNCHEZ-MORENO, S. et al. Abundance, diversity and connectance of soil food web channels along environmental gradients in an agricultural landscape. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 43, n. 12, p. 2374-2383, 2011.
- SANTOS, F. L. A.; NASCIMENTO, F. R. Geomorfologia como critério para identificação de classes de solos e unidades fitogeográficas no Planalto da Ibiapaba - noroeste do Ceará. **Revista da Casa da Geografia de Sobral (RCGS)**, v. 21, n. 2, p. 136-155, 2019.

- SANTOYO, G. et al. The role of abiotic factors modulating the plant-microbe-soil interactions: toward sustainable agriculture. A review. **Spanish Journal of Agricultural Research**, v. 15, n. 1, p. 1-15, 2017.
- SAPKOTA, T. B. et al. Fifteen years of no till increase soil organic matter, microbial biomass and arthropod diversity in cover crop-based arable cropping systems. **Agronomy for Sustainable Development**, v. 32, n. 4, p. 853-863, 2012.
- SCHRIJVER, A. et al. Tree species traits cause divergence in soil acidification during four decades of postagricultural forest development. **Global Change Biology**, v. 18, n. 3, p. 1127-1140, 2012.
- SERNA-CHAVEZ, H. M.; FIERER, N.; VAN BODEGOM, P. M. Global drivers and patterns of microbial abundance in soil. **Global Ecology and Biogeography**, v. 22, n. 10, p. 1162-1172, 2013.
- SHADE, A. et al. Fundamentals of microbial community resistance and resilience. **Frontiers in Microbiology**, v. 3, n. 417, 2012.
- SHRESTHA, S. et al. Screening and Molecular Identification of Novel Pectinolytic Bacteria from Forest Soil. **Fermentation**, v. 7, n. 1, p. 40, 2021.
- SILVA, J. M. et al. Microbiological Attributes of a Cohesive Yellow Latosol Under Different Land Use Systems. **Journal of Agricultural Studies**, v. 8, n. 4, p. 696-711, 2020.
- SILVEIRA, A. P. et al. Flora and annual distribution of flowers and fruits in the Ubajara National Park, Ceará, Brazil. **Floresta e Ambiente**, v. 27, 2020.
- SINGH, B. K. et al. Impact of biotic and abiotic interaction on soil microbial communities and functions: A field study. **Applied Soil Ecology**, v. 41, n. 3, p. 239-248, 2009.
- SOARES-FILHO, B. et al. Cracking Brazil's forest code. **Science**, v. 344, n. 6182, p. 363-364, 2014.
- SOKOL, N. W. et al. Life and death in the soil microbiome: How ecological processes influence biogeochemistry. **Nature Reviews Microbiology**, v. 20, p. 415–430, 2022.
- SOLEIMANI, A. et al. Influence of land use and land cover change on soil organic carbon and microbial activity in the forests of northern Iran. **Catena**, v. 177, p. 227-237, 2019.
- STOMEIO, F. et al. Abiotic factors influence microbial diversity in permanently cold soil horizons of a maritime-associated Antarctic Dry Valley. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 82, n. 2, p. 326-340, 2012.

SUCHITHRA, M. S.; PAI, M. L. Improving the prediction accuracy of soil nutrient classification by optimizing extreme learning machine parameters. **Information Processing in Agriculture**, v. 7, n. 1, p. 72-82, 2020.

SUN, T. et al. Soil properties rather than climate and ecosystem type control the vertical variations of soil organic carbon, microbial carbon, and microbial quotient. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 148, e107905, 2020.

SZOBOSZLAY, M. et al. Impact of land-use change and soil organic carbon quality on microbial diversity in soils across Europe. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 93, n. 12, fix146, 2017.

TEIXEIRA, P. C. et al. **Manual de métodos de análise de solo**. Rio de Janeiro, v. 4, 2017

THOMSON, B. C. et al. Soil conditions and land use intensification effects on soil microbial communities across a range of European field sites. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 88, p. 403-413, 2015.

VELDKAMP, E. et al. Deforestation and reforestation impacts on soils in the tropics. **Nature Reviews Earth & Environment**, v. 1, n. 11, p. 590-605, 2020.

VENTER, O. et al. Sixteen years of change in the global terrestrial human footprint and implications for biodiversity conservation. **Nature Communications**, v. 7, n. 1, p. 1-11, 2016.

VIVES-PERIS, V. et al. Root exudates: from plant to rhizosphere and beyond. **Plant Cell Reports**, v. 39, n. 1, p. 3-17, 2020.

WANG, C. Y. et al. Soil pH is the primary factor driving the distribution and function of microorganisms in farmland soils in northeastern China. **Annals of Microbiology**, v. 69, n. 13, p. 1461-1473, 2019.

WANG, C. et al. Land-use change has a greater effect on soil diazotrophic community structure than the plant rhizosphere in acidic ferralsols in southern China. **Plant and Soil**, v. 462, n. 1, p. 445-458, 2021.

WANG, Q. et al. Effects of nitrogen and phosphorus inputs on soil bacterial abundance, diversity, and community composition in Chinese fir plantations. **Frontiers in Microbiology**, v. 9, e1543, 2018b.

WANG, S. et al. Higher precipitation strengthens the microbial interactions in semi-arid grassland soils. **Global Ecology and Biogeography**, v. 27, n. 5, p. 570-580, 2018a.

WANG, X. B. et al. A Drying-Rewetting Cycle Imposes More Important Shifts on Soil Microbial Communities than Does Reduced Precipitation. **Msystems**, v. 7, n. 4, e00247, 2022.

WANI, F. S. et al. Assessment of soil microbial status under different land use systems in North Western Zone of Kashmir. **International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences**, v. 7, n. 8, p. 266, 2018.

WESSÉN, E.; HALLIN, S. Abundance of archaeal and bacterial ammonia oxidizers—possible bioindicator for soil monitoring. **Ecological Indicators**, v. 11, n. 6, p. 1696-1698, 2011.

WILSON, P.W.; KNIGHT, S.C. **Experiments in bacterial physiology**. Burgess, Minneapolis, USA, 1952.

WU, Z. et al. Soil acidification and factors controlling topsoil pH shift of cropland in central China from 2008 to 2018. **Geoderma**, v. 408, e115586, 2022.

XU, Z. et al. The variations in soil microbial communities, enzyme activities and their relationships with soil organic matter decomposition along the northern slope of Changbai Mountain. **Applied Soil Ecology**, v. 86, p. 19-29, 2015.

XUE, P. et al. Soil properties drive microbial community structure in a large scale transect in South Eastern Australia. **Scientific Reports**, v. 8, n. 1, p. 1-11, 2018.

YAN, J. et al. Land use indirectly affects the cycling of multiple nutrients by altering the diazotrophic community in black soil. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, v. 102, n. 9, p. 3788-3795, 2022.

YANDIGERI, M. S. et al. Drought-tolerant endophytic actinobacteria promote growth of wheat (*Triticum aestivum*) under water stress conditions. **Plant Growth Regulation**, v. 68, n. 3, p. 411-420, 2012.

YANG, X. et al. Differential responses of soil bacteria and fungi to altered precipitation in a meadow steppe. **Geoderma**, v. 384, e114812, 2021.

YIN, L. et al. Rhizosphere priming effects on soil carbon and nitrogen dynamics among tree species with and without intraspecific competition. **New Phytologist**, v. 218, n. 3, p. 1036-1048, 2018.

YOU, Y. et al. Relating microbial community structure to functioning in forest soil organic carbon transformation and turnover. **Ecology and Evolution**, v. 4, n. 5, p. 633-647, 2014.

ZHANG, Q. et al. Alterations in soil microbial community composition and biomass following agricultural land use change. **Scientific Reports**, v. 6, n. 1, p. 1-10, 2016.

ZHOU, X. et al. Soil microbial community structure and diversity are largely influenced by soil pH and nutrient quality in 78-year-old tree plantations. **Biogeosciences**, v. 14, n. 8, p. 2101-2111, 2017.

ZHU, B. et al. Rhizosphere priming effects on soil carbon and nitrogen mineralization. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 76, p. 183-192, 2014.

ZHU, Q. et al. The contribution of atmospheric deposition and forest harvesting to forest soil acidification in China since 1980. **Atmospheric Environment**, v. 146, p. 215-222, 2016.

ZHU, T. et al. Nitrogen mineralization, immobilization turnover, heterotrophic nitrification, and microbial groups in acid forest soils of subtropical China. **Biology and Fertility of Soils**, v. 49, n. 3, p. 323-331, 2013.

4. CAPÍTULO 3: RELAÇÕES ENTRE A ABUNDÂNCIA DE GRUPOS BACTERIANOS CULTIVÁVEIS E TEORES DE C, N E P EM SOLOS SOBRE DIFERENTES USOS NO CERRADO PIAUIENSE.

RESUMO

O Cerrado brasileiro é o segundo maior bioma da América Latina, com mais de 200 milhões de hectares. Devido à sua elevada biodiversidade, o Cerrado é considerado um dos *hotspots* mundiais para a conservação da biodiversidade. Entretanto, a paisagem desse bioma tem sido alterada em função da mudança de uso da terra, processo pelo qual as atividades humanas transformam os ecossistemas naturais resultando em perda de sua vegetação natural, ocasionando a degradação do solo. Os grupos funcionais bacterianos e as actinobactérias estão diretamente envolvidos na ciclagem biogeoquímica e as mudanças no uso da terra alteram a estrutura dessas comunidades afetando suas funções no solo. O objetivo desse trabalho foi investigar como a abundância de grupos bacterianos cultiváveis (AGBC) se relaciona com os teores de carbono, nitrogênio e fósforo do solo considerando diferentes classes usos de solo e identificar os grupos que mais contribuem para a fertilidade do solo. O estudo foi desenvolvido no Parque Nacional de Sete Cidades e região de entorno. As categorias de uso do solo foram classificadas de acordo com o estágio de sucessão da vegetação natural e atividade agrícola. Foram realizadas análises químicas do solo e contagens em placas de bactérias celulolíticas, amilolíticas, diazotróficas de vida livre, solubilizadoras de fosfato e actinobactérias. Análises de regressão linear foram utilizadas para investigar a relação entre a abundância de grupos bacterianos e os teores de C, N e P do solo. De acordo com os resultados, a relação entre a abundância dos grupos bacterianos cultiváveis com os teores de C, N e P do solo variou em função do uso do solo, com uma tendência de aumento da quantidade de nutrientes à medida que a abundância desses grupos aumenta, destacando a importância dos grupos funcionais e actinobactérias para o funcionamento do ecossistema. A abundância dos grupos bacterianos cultiváveis está mais relacionada com a fertilidade do solo nos ambientes mais estressantes, como áreas agrícolas e de mata nativa em regeneração, que são caracterizadas pela limitação de nutrientes e maior severidade abiótica. As actinobactérias foi o grupo bacteriano que mais contribuiu para a fertilidade do solo.

Palavras-chave: Grupos funcionais; Actinobactérias; Semiárido; Fertilidade do solo.

4.1 Introdução

Uma das savanas tropicais mais ameaçadas do mundo é a do Cerrado brasileiro, que é uma região com mais de 200 milhões de hectares ocupando a parte central do Brasil. Dados do Ministério do Meio Ambiente mostram que em 2013 aproximadamente 43% do bioma já haviam sido convertidos para diferentes tipos de uso da terra (CARNEIRO-FILHO; COSTA, 2016; MMA, 2020).

O bioma Cerrado compartilha zonas de transição ecológica com os biomas Amazônia (floresta tropical), Caatinga (região semiárida), Pantanal (zona úmida) e Mata Atlântica (floresta costeira) e é caracterizado por apresentar uma elevada diversidade biológica, abrigando um terço da biodiversidade brasileira, com alto nível de endemismo, que é consequência da sua heterogeneidade. (SANO et al., 2019; COLLI et al., 2020).

A mudança de uso da terra é um processo pelo qual as atividades humanas transformam a paisagem natural. Essa ação antrópica moldou as paisagens do Cerrado brasileiro nas últimas décadas resultando em perda de sua vegetação natural, tornando a paisagem mais vulnerável a degradação. Como resultado, houve modificação da microbiota presente no solo, alterando o fluxo de nutrientes e interferindo nos processos biogeoquímicos (GRECCHI et al., 2014; PROCÓPIO; BARRETO, 2021).

A elaboração de estratégias sustentáveis de manejo da terra para reduzir a degradação do solo e a perda da biodiversidade nesse bioma é uma necessidade atual. Nesse sentido, é fundamental entender como as mudanças no uso da terra podem afetar a relação dos microrganismos com a fertilidade do solo.

Para a microbiota do solo, a mudança no uso da terra significa a instalação de uma nova vegetação e manejo que destrói periodicamente os micro-habitats pelas diversas práticas agrícolas, tornando o solo um ambiente mais dinâmico (SZOBOSZLAY et al. 2017).

Em áreas de conservação, como florestas nativas, a estrutura do solo é mais preservada em relação ao solo das áreas de cultivo. A deposição de serapilheira altera a quantidade e qualidade da matéria orgânica no solo que varia em função da vegetação e do tipo de uso. Como consequência, solos com diferentes usos abrigam comunidades microbianas distintas (ZHANG et al. 2016; LOPÉZ-MONDEJAR et al. 2016).

A dinâmica da matéria orgânica do solo é influenciada pela mudança do uso da terra. Solos com maior aporte de serapilheira são mais ricos em matéria orgânica e os processos de

decomposição e imobilização dos nutrientes nesses ambientes são mais elevados. Por outro lado, à medida que os nutrientes do solo ficam esgotados, os processos de mineralização passam a prevalecer (GMACH et al., 2018).

Os microrganismos possuem uma plasticidade genética e fisiológica que permite a adaptação às mais diversas condições ambientais. Entretanto, apesar da sua resiliência, esses são influenciados por inúmeros fatores ambientais e antropogênicos (ACKERMANN, 2015).

Propriedades edáficas, como pH, textura, conteúdo de matéria orgânica, disponibilidade de nutrientes, e fatores ambientais, como sazonalidade, tipo de vegetação, estágio de sucessão ecológica e temperatura, são fatores importantes que alteram o perfil das comunidades microbianas presentes no solo (LEFF et al. 2015; NAYLOR et al., 2020; EZEOKOLI et al., 2020).

A comunidade vegetal regula a estrutura da microbiota do solo através da liberação de exsudados radiculares que são percebidos pelos microrganismos da rizosfera. Em condições de limitação de nutrientes as plantas estimulam a atividade microbiana, sendo essa, uma forma de adaptação das plantas para superar essa limitação (CARVALHAIS et al., 2013; CHENG et al., 2019; MA et al., 2020).

Os grupos funcionais são representados por um conjunto de microrganismos que estão intimamente envolvidos na ciclagem biogeoquímica do solo através da sua atividade nos processos de decomposição, mineralização e transformação de nutrientes. Esses grupos também são sensíveis a fatores bióticos e abióticos e as alterações na sua abundância podem afetar as funções do solo (MARINARI et al. 2013; DIGNAM et al., 2018; ESCALAS et al., 2019).

As actinobactérias formam um filo de bactérias filamentosas Gram-positivas com alto teor de guanina-citosina (G-C) em seus genomas sendo muito abundantes no solo (JOSE et al. 2021). Essas bactérias são conhecidas pelo seu potencial de degradação de substâncias recalcitrantes no solo sendo bastante influentes nos processos de decomposição e mineralização da matéria orgânica do solo (NOUIOUI et al. 2018).

Os efeitos dos diferentes usos do solo e dos fatores ambientais sobre a estrutura das comunidades microbianas já são bastante discutidos na literatura. Entretanto, a relação da abundância das comunidades microbianas com os nutrientes do solo, em condições específicas, ainda permanece incompreendida, principalmente para os grupos funcionais. Estudos como esse podem mostrar como os grupos funcionais bacterianos contribuem com a fertilidade solo e com

isso identificar os cenários que podem tornar o solo mais vulnerável no ponto de vista de sua fertilidade.

Diante do exposto surge a seguinte pergunta científica: como a mudança no uso da terra pode afetar a relação da abundância de grupos funcionais bacterianos e actinobactérias com a fertilidade do solo? A partir disso têm-se as seguintes hipóteses: (1) a mudança no uso da terra reduz o aporte de matéria orgânica no solo limitando a disponibilidade de recursos no mesmo, (2) a abundância dos grupos funcionais bacterianos e actinobactérias tem maior relação com a fertilidade do solo em ambientes com maior disponibilidade de recursos.

O objetivo desse trabalho foi investigar como a abundância de bactérias celulolíticas, amilolíticas, diazotróficas de vida livre, solubilizadoras de fosfato e actinobactérias se relaciona com os teores de carbono, nitrogênio e fósforo do solo considerando diferentes classes usos e identificar os grupos que mais contribuem para a fertilidade do solo.

4.2 Material e métodos

4.2.1 Local de estudo

O estudo foi desenvolvido no Parque Nacional de Sete Cidades – PNSC, localizado no nordeste do estado do Piauí, nos municípios de Piri-piri, Piracuruca e Brasileira, entre as coordenadas 04°02'08" S e 41°40'45" W (Anexo C). O PNSC foi criado pelo Decreto Federal nº 50.744 de oito de junho de 1961.

O clima regional é classificado como subúmido com temperatura média anual de 26,5°C, máxima de 28,1°C em outubro e mínima de 25,5°C em junho. A precipitação média anual é de aproximadamente 1.560 mm, segundo os dados fornecidos pela Estação Meteorológica de Brasileira, que fica a 30 quilômetros da Unidade de Conservação (INMET, 2018).

A vegetação da região é formada por um mosaico complexo de tipos estruturais dominados por formações de savana que geralmente estão associadas à Neossolos Quartzarênicos e Planossolos (COUTINHO, 1978; JACOMINE et al., 1986; MANTOVANI et al. 2017). O relevo local apresenta superfície pediplana com altitude variando de 100 a 300 m e presença de núcleos isolados em formas cônicas e tabulares (IBDF 1979).

Os solos são caracterizados como ácidos, pobres em nutrientes, com elevados teores de Al e Fe, fortemente influenciados pelo regime hídrico e apresentam elevado grau de intemperismo (HUNKE et al., 2014).

A pecuária é a principal atividade econômica da região, seguida pelo extrativismo vegetal. O gado é criado livremente em pastagens naturais, com predominância de bovino de corte seguido pela pecuária leiteira. As áreas de vegetação nativa são reservadas para o gado durante a estação seca, pois é resistente à seca e serve de alimento para o gado. A maioria das áreas cultivadas é dedicada a culturas alimentares de subsistência (QUEIROZ, 2006).

4.2.2 Amostragem

As parcelas foram previamente demarcadas e mapeadas por meio de imagens de satélite de alta resolução espacial (Rapid Eye), disponíveis no site do Catálogo Geo do Ministério do Meio Ambiente (MMA 2018). A delimitação das classes de uso do solo foi realizada por meio do programa ArcMap 10 e foram classificadas como protegida, conservada, secundária e agrícola. Na Tabela 1 estão as informações sobre as parcelas amostrais e a classificação do uso do solo e no Anexo D está o mapa do delineamento amostral.

Tabela 1 - Lista de parcelas amostrais, coordenadas geográficas e classes de uso do solo.

Parcelas amostrais					
Parcela	Coordenadas		Classes de uso do solo	Replicação	
PRE12	-04.135537	-041.701505	Protegida - Vegetação nativa em estágio sucessional avançado dentro da Unidade de Conservação.	PA-1	
PRE22	-04.115784	-041.728361		PA-2	
PRE30	-04.081743	-041.743997		PA-3	
PRE37	-04.083874	-041.702658		PA-4	
C14	-04.160615	-041.713868	Conservada - Fragmentos de vegetação nativa em estágio sucessional avançado fora da Unidade de Conservação.	L1-1	
C17	-04.191255	-041.718477		L2-1	
C24	-04.131996	-041.745371		L1-2	
C27	-04.141003	-041.776961		L2-2	
C32	-04.073263	-041.764135		L1-3	
C35	-04.061852	-041.782004		L2-3	
C39	-04.063284	-041.68549		L1-4	
C42	-04.0331	-041.666748		L2-4	
S15	-04.160797	-041.704137		Secundária - Fragmentos de vegetação nativa em estágio sucessional intermediário fora da Unidade de Conservação.	L1-1
S18	-04.193224	-041.709151			L2-1
S21	-04.130297	-041.759311	L1-2		
S28	-04.133294	-041.772807	L2-2		
S33	-04.075242	-041.763028	L1-3		
S36	-04.055215	-041.79051	L2-3		

S40	-04.059149	-041.681981		L1-4
S43	-04.044	-041.662597		L2-4
A13	-04.165696	-041.713396	Milho, feijão, pepino e abóbora	L1-1
A16	-04.184595	-041.717324	Milho e feijão	L2-1
A23	-04.13259	-041.756413	Milho, feijão e abóbora	L1-2
A26	-04.129869	-041.777065	Milho, feijão e abóbora	L2-2
A31	-04.073347	-041.759396	Milho e feijão	L1-3
A34	-04.061727	-041.773875	Milho, feijão e mandioca	L2-3
A38	-04.069984	-041.679596	Milho e feijão	L1-4
A41	-04.045	-041.668307	Milho e feijão	L2-4

Fonte: Bandeira (2020) adaptado.

Foram realizadas quatro transeções, partindo de dentro da Unidade de Conservação (UC) em direção à área externa (1 km da borda da UC) e distância mínima de 3 km entre as transeções. Cada transecto compreende as quatro classes de uso do solo e inclui área protegida (PA), dentro da Unidade de Conservação, utilizada como controle, e duas áreas externas contíguas (paisagens) rotuladas como L1 e L2, nas quais fragmentos de vegetação (conservada, secundária e agrícola) foram selecionados pelo método de amostragem aleatória estratificada. No total, foram coletadas 28 amostras de solo. A amostragem foi realizada no período de 15/05/2018 a 01/06/2018 (final da estação chuvosa) e o solo foi coletado em uma profundidade de 10 cm.

4.2.3 Análises química e microbiológica do solo

As análises químicas e físicas das amostras de solo foram realizadas seguindo as metodologias descritas por Teixeira et al. (2017). Foram avaliados os seguintes parâmetros: pH, carbono orgânico total (C), nitrogênio total, fósforo total, saturação por bases (V%) e textura do solo.

A abundância de grupos bacterianos cultiváveis (AGBC) foi estimada pelo método de contagem de placas (*spread plate*) e os seguintes grupos funcionais foram quantificados: bactérias amilolíticas, bactérias celulolíticas, bactérias diazotróficas de vida livre e bactérias solubilizadoras de fosfato, com base em sua relação com a dinâmica de C, N e P no solo. A abundância de actinobactérias também foi determinada. Os procedimentos de contagem foram realizados em triplicata e com três repetições.

Dez gramas (10 g) da amostra de solo foram dispersos em 90 mL de solução isotônica estéril (NaCl 0,85%) e posteriormente agitados por 30 min a 150 rpm para

homogeneização. Foram feitas diluições seriadas ($10^{-2} - 10^{-6}$), seguidas da inoculação de 0,1 mL de cada diluição em meio de cultivo seletivo. Nistatina ($100.000 \text{ UI. mL}^{-1}$) com padrão microbiológico foi adicionada aos meios de cultivo (4 mL por litro de meio) para prevenir o crescimento de fungos, naturalmente presentes nas amostras de solo. Todos os resultados da contagem foram expressos em Unidades Formadoras de Colônias (UFC) por grama de solo e transformados em \log_{10} (Log UFC. g^{-1}).

As bactérias solubilizadoras de fosfato foram contabilizadas utilizando o meio ágar de Pikovskaya (PVK), com pH ajustado em $7,0 (\pm 0,2)$ e a adição do corante azul de bromofenol. As placas inoculadas foram incubadas a $28^\circ \text{ C } (\pm 2)$ durante sete dias. Foram consideradas solubilizadoras de fosfato somente as colônias que apresentaram halos amarelados ou translúcidos em seu redor. (PIKOVSKAYA, 1948; GADAGI & SA, 2002). Para a contagem das bactérias celulolíticas foi utilizado o meio ágar de celulose modificado com corante vermelho congo (CCRA) de acordo com Hendricks et al. (1995). A incubação ocorreu durante sete dias a $28^\circ \text{ C } (\pm 2)$. Após este período, foram consideradas celulolíticas as colônias que apresentaram halos hidrolíticos revelados com solução de NaCl (2M).

O meio de cultivo de Burk, que não contém nenhuma fonte de nitrogênio em sua composição, foi utilizado para quantificar as bactérias diazotróficas de vida livre. O pH do meio foi ajustado para 7. Após a inoculação, as placas foram incubadas durante sete dias a 28° C (WILSON & KNIGHT, 1952; PARK et al. 2005). Para a quantificação das bactérias amilolíticas foi utilizado o meio de ágar mínimo com a adição de 2% de amido. Após a incubação, as bactérias amilolíticas foram reveladas com solução de lugol. A formação de um halo alaranjado ao redor da colônia caracteriza o teste positivo (KANNAN 1996; CAPPUCCINO; SHERMAN 1996). A abundância das actinobactérias foi determinada no meio de caseína-dextrose-ágar (CDA) conforme descrito por Arifuzzaman et al. (2010). As placas foram incubadas durante sete dias a 28° C .

4.3.4 Análise dos dados

Os dados quantitativos obtidos pela análise química do solo e abundância microbiana foram submetidos ao teste de normalidade, homogeneidade de variância e ANOVA seguido do teste de Tukey ($p < 0,05$). Posteriormente, foram realizadas análises de regressão linear relacionando os teores de C, N e P do solo com a abundância de cada grupo funcional

(MAGURRAN 1988; GOMEZ et al. 2006). Todas as análises foram realizadas contemplando as quatro classes de uso do solo. A partir das análises de regressão linear foi elaborada uma matriz com o resultado de todas as análises. Os dados foram analisados por meio do software estatístico IBM SPSS Statistics (versão 20) e os gráficos foram plotados no Prism Graphpad versão 5.

4.3 Resultados

Os resultados das análises químicas do solo e abundâncias dos grupos bacterianos cultiváveis (AGBC) foram previamente relatados por Bandeira, (2020) e estão parcialmente apresentados na Tabela 2. A análise física do solo revelou predominância de solos arenosos.

Tabela 2 - Abundâncias dos grupos bacterianos cultiváveis (Log UFC. g⁻¹) e propriedades do solo (Média ± DP) ao longo de quatro classes de uso do solo do Parque Nacional de Sete Cidades e zona de entorno.

Grupo/Parâmetro	Protegida	Conservada	Secundária	Agricultura
Amilolíticas	5.64 ±0.37b	5.55 ±0.27b	5.83 ±0.53ab	6.39 ±0.40a
Celulolítica	5.59 ±0.32c	5.62 ±0.26c	5.94 ±0.44b	6.31 ±0.33a
Diazotróficas	5.93 ±0.29b	5.94 ±0.24b	6.05 ±0.46b	6.57 ±0.38a
Solubilizadoras de	5.85 ±0.20b	5.75 ±0.26b	5.74 ±0.45b	6.27 ±0.43a
P				
Actinobactérias	5.98 ±0.20c	6.02 ±0.18c	6.21 ±0.44b	6.65 ±0.33a
C (g. Kg⁻¹)	14.75 ±8.91a	10.33 ±3.19b	6.87 ±3.44c	9.83 ±3.47b
N (g. Kg⁻¹)	3.51 ±1.21a	2.56 ±0.61b	1.53 ±1.02c	3.10 ±1.18a
P (g. Kg⁻¹)	6.84 ±1.11b	5.81 ±0.74b	5.47 ±1.35b	17.64 ±6.82a
pH	4.76 ±0.29b	4.72 ±0.19b	4.76 ±0.37b	5.37 ±0.28a
V%	22.93±7.72b	11.12±3.66c	11.54±2.91c	45.15±12.57a

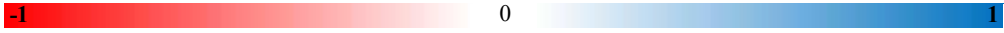
Médias seguidas da mesma letra na mesma linha não diferem entre si pelo Teste de Tukey (p<0,05).

Fonte: Bandeira, 2020 (Adaptado).

A análise de regressão linear revelou 27 interações significativas dentre um total de 60. Esses resultados sugerem um efeito do estágio sucessional da vegetação e do manejo do solo sobre a relação da AGBC com os teores de C, N e P. Os coeficientes de correlação de Pearson da

regressão variaram de -0,512 a 0,697 sugerindo que cada grupo bacteriano interage de forma variada com os teores de C, N e P do solo em suas respectivas categorias de uso da terra (Figura 1).

Figura 1 - Matriz da regressão linear considerando a AGBC, classes de uso da terra e teores de C, N e P do solo do Parque Nacional de Sete Cidades e zona de entorno. Valores zero (0) indicam ausência de relação linear ($p \geq 0,05$).



	Soil Organic Carbon					Nitrogen					Phosphorus				
	Amylolytic	Cellulolytic	Diazotrophic	P - solubilizers	Actinobacteria	Amylolytic	Cellulolytic	Diazotrophic	P - solubilizers	Actinobacteria	Amylolytic	Cellulolytic	Diazotrophic	P - solubilizers	Actinobacteria
Protected	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,361	0	0	0	-0,490	-0,512
Conserved	0	0,259	0	0,352	0	0	0,316	0	0,298	0	0	0	0	0	0
Secondary	0,679	0,483	0,607	0,268	0,697	0,296	0,517	0,601	-0,312	0,474	0	0,311	0,325	0	0,238
Agriculture	0,476	0	0	0	0	0,616	0	0,535	0,447	0,616	0,274	0,396	0	0	0

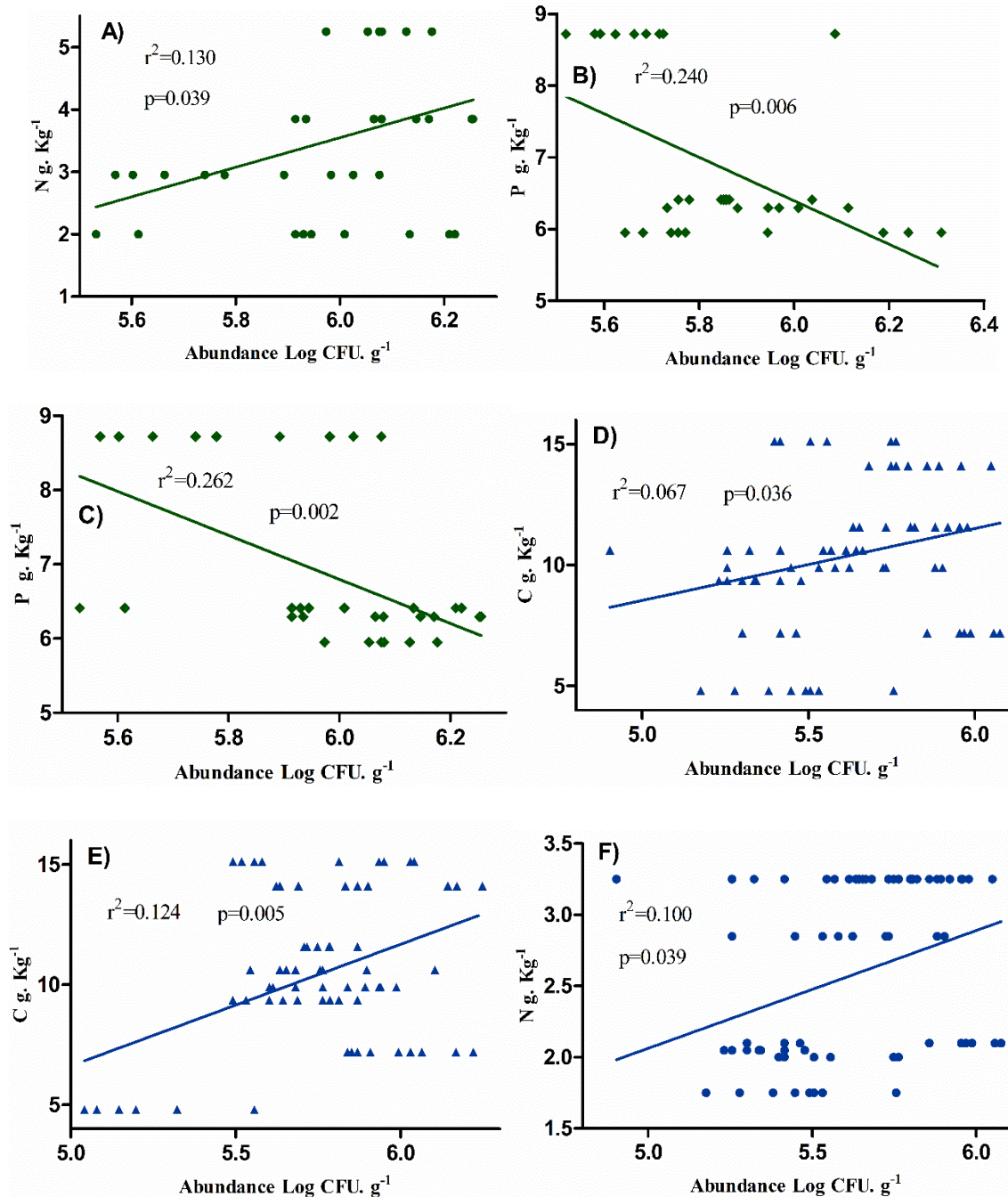
Fonte: elaborada pelo autor.

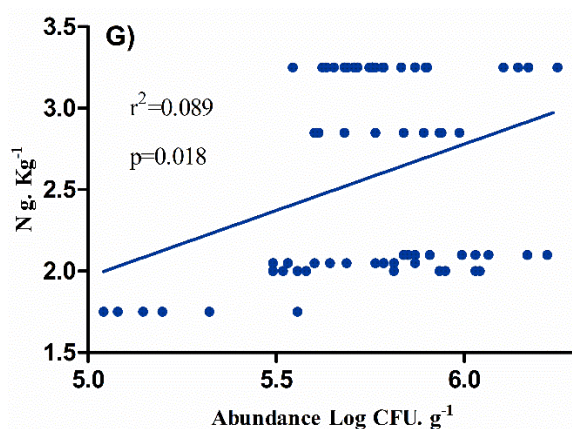
4.3.1 Área protegida e conservada

As parcelas dentro da UC apresentaram três associações significativas. O nitrogênio do solo apresentou interação significativa apenas com o grupo das actinobactérias. Em relação ao carbono orgânico do solo, nenhum grupo apresentou relação linear significativa. No entanto, o fósforo do solo apresentou associação significativa com actinobactérias e bactérias solubilizadoras de fosfato.

As actinobactérias apresentaram o maior coeficiente de determinação (r^2) com o teor de P no solo, o que sugere que até 26,2% da variância de P pode ser explicada pela abundância de actinobactérias. O teor de P no solo também parece ter relação com a abundância de bactérias solubilizadoras de fosfato que pode variar até 24%. A relação entre a abundância de actinobactérias e a variação de nitrogênio no solo é presumida em 13%. Os gráficos e coeficientes da regressão linear da área protegida estão exibidos na Figura 2.

Figura 2 - Gráficos da regressão linear entre os teores de N e P do solo e AGBC nas áreas protegidas e conservadas do Parque Nacional de Sete Cidades e zona de entorno (somente relações significativas, $p < 0.05$). A) N x actinobactérias (protegida); B) P x bactérias solubilizadoras de fósforo (protegida); C) Fósforo x actinobactérias (protegida); D) C x bactérias celulolíticas (conservada); E) C x bactérias solubilizadoras de fósforo (conservada); F) Nitrogênio x bactérias celulolíticas (conservada); G) N x bactérias solubilizadoras de fósforo (conservada).





Fonte: elaborada pelo autor.

Observa-se que o teor de nitrogênio do solo aumenta à medida que a abundância de actinobactérias também aumenta. Por outro lado, os teores de fósforo são maiores quando as populações de actinobactérias e solubilizadores de fosfato são menores, indicando uma interação negativa com esse elemento químico.

Os solos da área conservada revelaram um total de quatro associações significativas. Diferentemente da área protegida, o fósforo do solo não obteve interação significativa, porém o carbono orgânico do solo apresentou interação positiva com bactérias celulolíticas e solubilizadoras de fosfato. Ambos os grupos também são estimados como influenciadores da dinâmica do nitrogênio nessa categoria de uso da terra.

Na área conservada, as bactérias solubilizadoras de fosfato apresentaram o maior valor de r^2 com o carbono. Desse modo, estima-se que 12,4% e 6,7% da variação do C nesse uso podem ser determinadas pela flutuação da abundância de solubilizadores de fosfato e bactérias celulolíticas, respectivamente (Figura 2).

Nota-se que, à medida que aumenta a abundância de bactérias celulolíticas e solubilizadoras de fosfato no solo, aumentam também os níveis de nitrogênio e carbono orgânico, o que denota relação desses grupos nos processos biogeoquímicos.

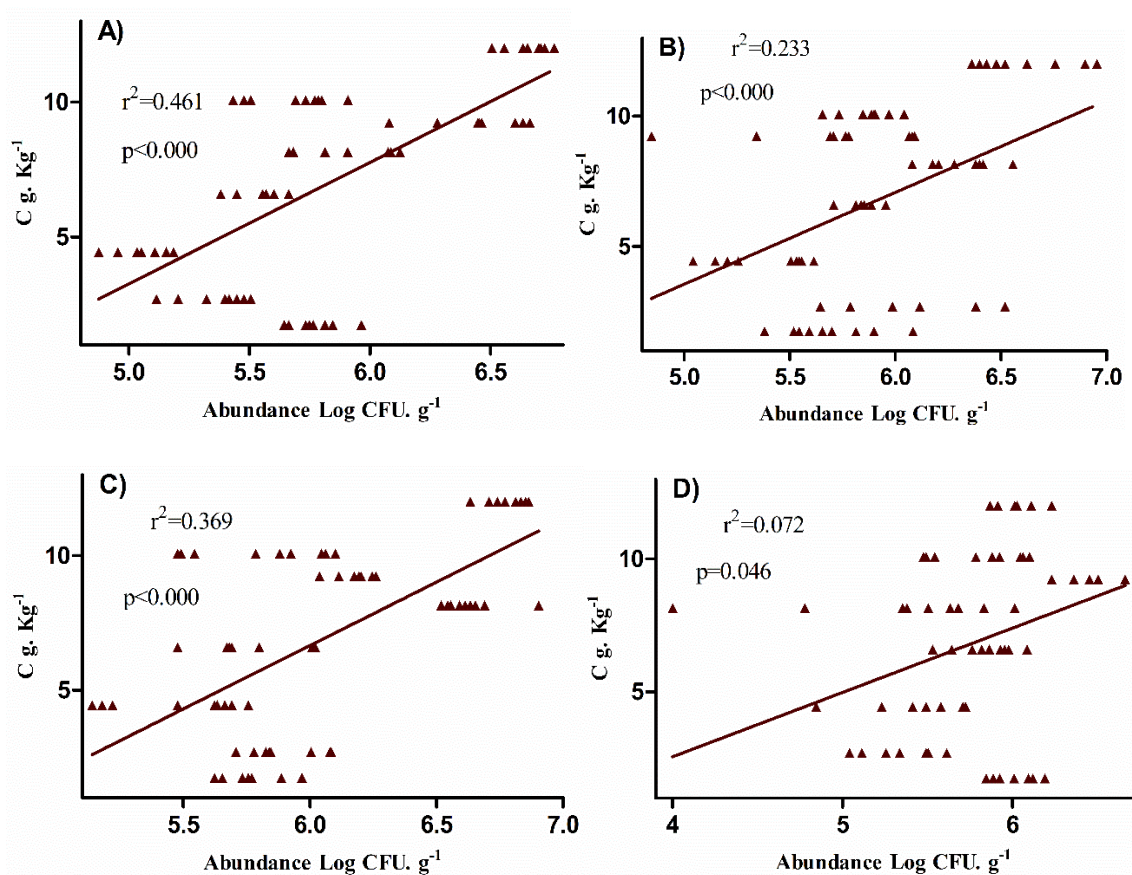
4.3.2 Área secundária

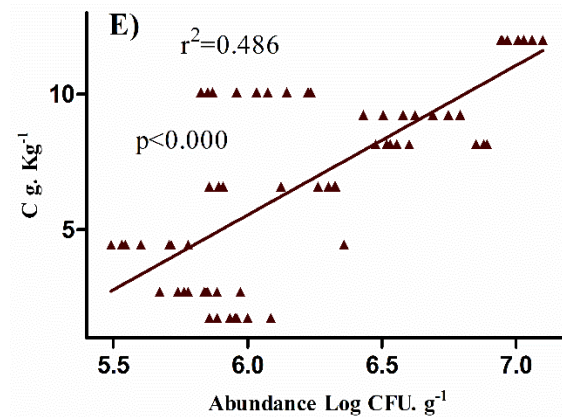
A área secundária apresentou o maior número de associações significativas entre os teores de C, N e P do solo e a AGBC. Esta classe de uso do solo registrou apenas duas interações

não significativas ($p \geq 0,05$), que foram entre as amilolíticas, bactérias solubilizadoras de fosfato e o teor de fósforo do solo.

Em relação ao C, as actinobactérias mostraram o maior r^2 do presente estudo. Estima-se que a variação da abundância de actinobactérias influencie até 48,6% da variação de C. Desse modo, as actinobactérias foi o grupo que mais influenciou a dinâmica da matéria orgânica no solo. Por outro lado, o menor r^2 para a associação do carbono do solo foi reportado para bactérias solubilizadoras de fosfato (0,072). O C apresentou relação linear positiva com todos os grupos bacterianos avaliados. As relações lineares entre os níveis de C e AGBC na área secundária estão graficamente apresentadas na Figura 3.

Figura 3 - Gráficos de regressão linear entre os teores de carbono orgânico do solo e abundância dos grupos bacterianos cultiváveis na área secundária da zona de entorno do Parque Nacional de Sete Cidades. A) C x bactérias amilolíticas; B) C x bactérias celulolíticas; C) C x bactérias diazotróficas de vida livre; D) C x Bactérias solubilizadoras fosfato; E) C x actinobactérias.



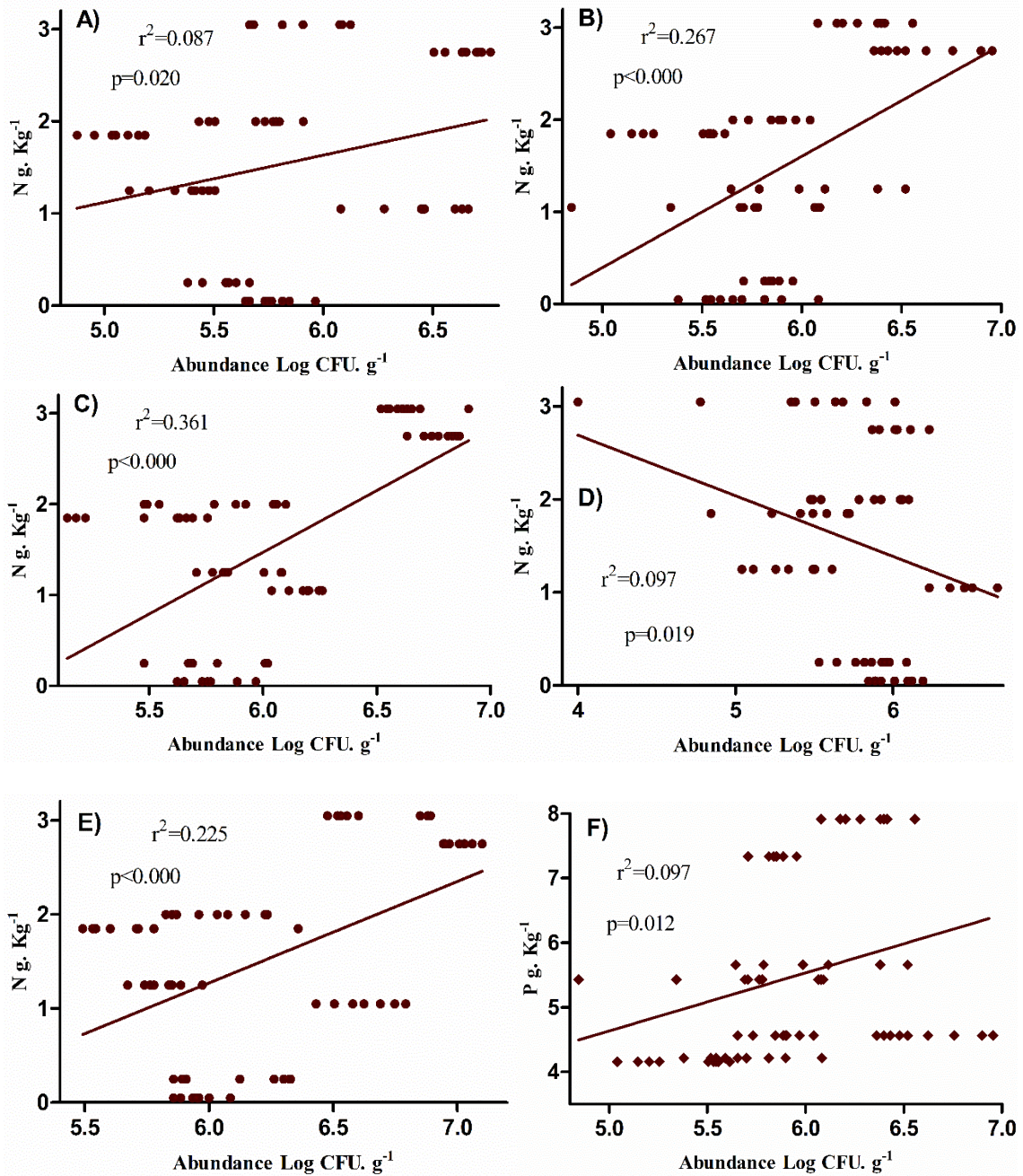


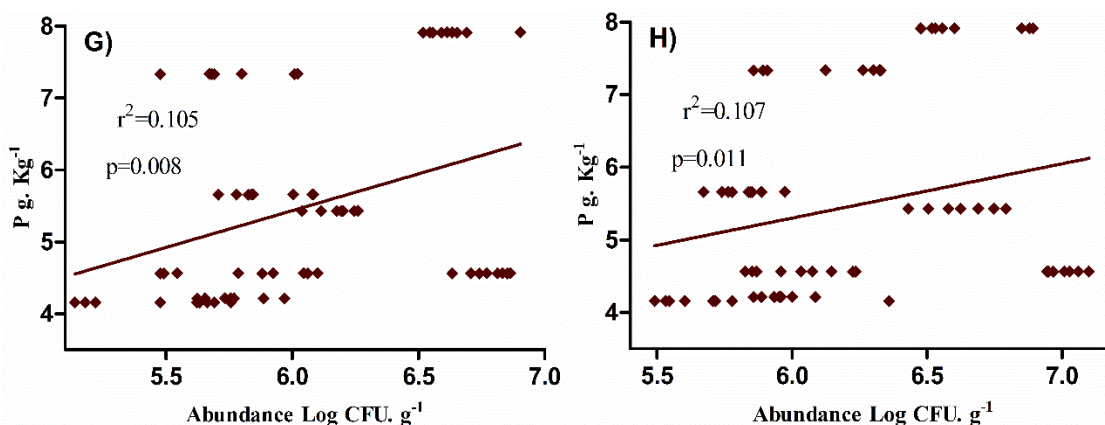
Fonte: elaborado pelo autor.

Nota-se neste estudo que, na área secundária, todos os grupos bacterianos estão significativamente relacionados ao carbono orgânico do solo. Os modelos obtidos a partir da análise de regressão linear estimam que um aumento na abundância desses grupos pode favorecer o aumento do carbono no solo, sendo actinobactérias e bactérias amilolíticas os grupos mais expressivos nessa relação.

O nitrogênio exibiu associações variadas com a AGBC. As bactérias diazotróficas de vida livre são consideradas o grupo que mais pode afetar a variação de N nas parcelas secundárias contribuindo com até 36,1%. No entanto, as bactérias amilolíticas registraram a menor relação linear com este elemento do solo com um coeficiente de determinação de 0,087. As relações entre o teor de nitrogênio do solo e AGBC na área secundária são apresentadas graficamente na Figura 4.

Figura 4 - Gráficos de regressão linear entre os teores de N e P e AGBC na área secundária da região de entorno do Parque Nacional de Sete Cidades. A) N x bactérias amilolíticas; B) N x bactérias celulolíticas; C) N x bactérias diazotróficas de vida livre; D) N x bactérias solubilizadoras fosfato; E) N x actinobactérias; F) P x bactérias celulolíticas; G) P x bactérias diazotróficas de vida livre; H) P x actinobactérias.





Fonte: elaborada pelo autor.

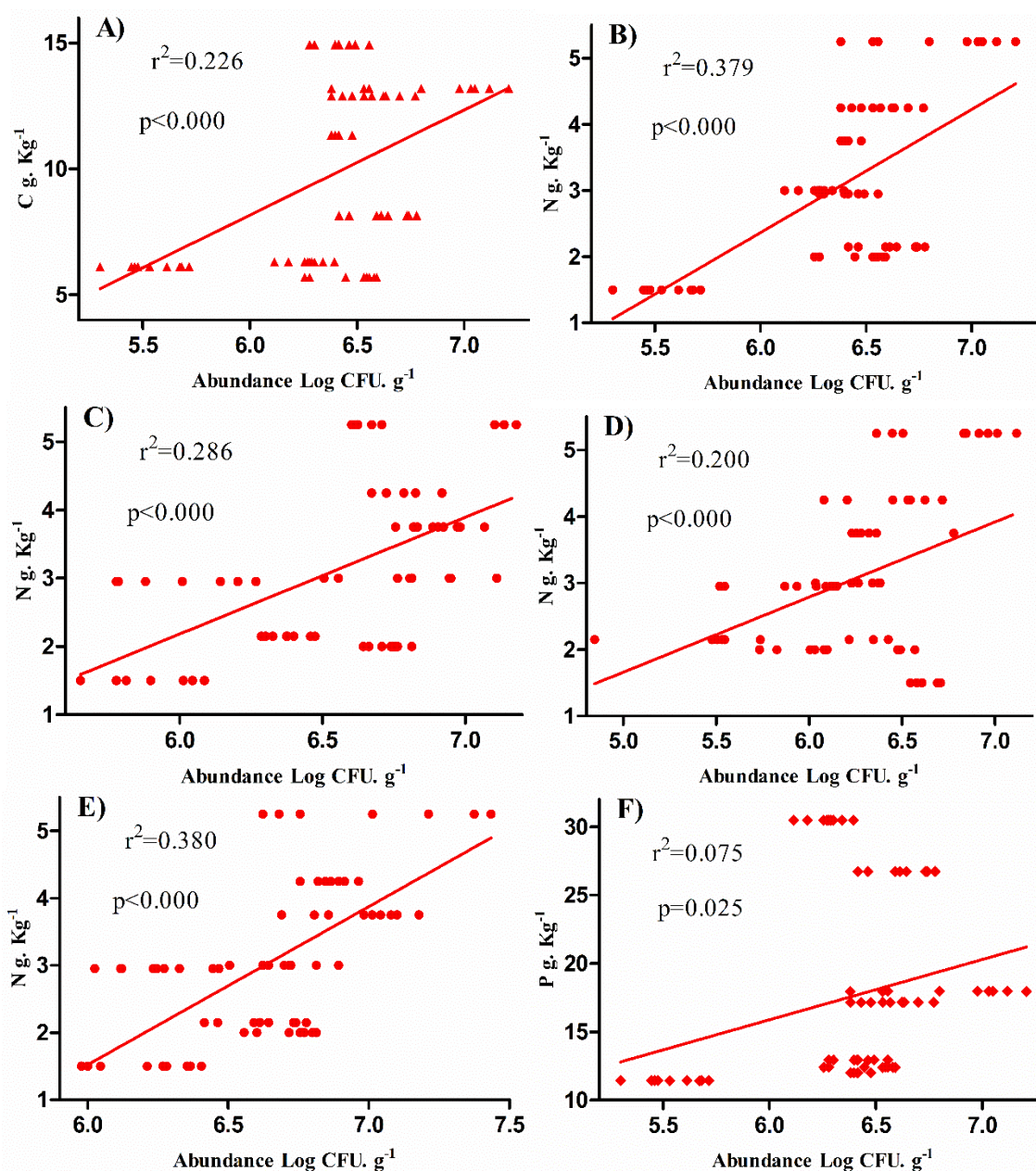
A Figura 4 mostra que a relação entre a AGBC e o nitrogênio do solo é predominantemente positiva, ou seja, à medida que a população desses grupos aumenta, há um incremento nos níveis de nitrogênio. Por outro lado, um aumento na população de bactérias solubilizadoras de fosfato está relacionado a uma diminuição do nitrogênio do solo.

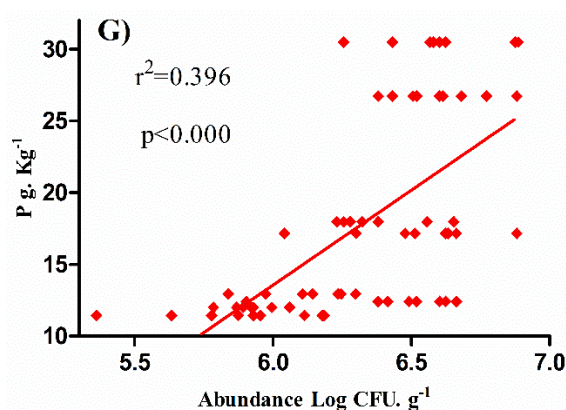
O teor de fósforo na área secundária teve uma relação menos expressiva que nitrogênio e C, sendo significativo para três dos cinco grupos bacterianos que incluem diazotróficos, celulolíticos e actinobactérias. Os valores de r^2 foram bastante semelhantes para P na área secundária (Figura 4). Os dados mostram que um aumento na comunidade de bactérias diazotróficas, celulolíticas e actinobacterianas favorece maiores taxas de P total do solo.

4.3.3 Área de cultivo agrícola.

A área cultivada apresentou sete associações significativas entre os elementos C, N e P do solo e a AGBC, quatro das quais estão relacionadas ao nitrogênio. O carbono apresentou interação significativa apenas com as bactérias amilolíticas, que estima serem responsáveis por 22,6% na variação desse nutriente. Nesta classe de uso do solo, o nitrogênio é considerado o elemento mais afetado pela abundância bacteriana, apresentando interação positiva com bactérias diazotróficas, amilolíticas, actinobactérias e solubilizadoras de fosfato. Os maiores escores de r^2 foram obtidos pela abundância de actinobactérias e bactérias amilolíticas com o nitrogênio (Figura 5).

Figura 5 – Gráficos de regressão linear entre os teores de C, N e P do solo da zona de entorno do Parque Nacional de Sete Cidades e a AGBC. A) C x bactérias amilolíticas; B) N x bactérias amilolíticas; C) N x bactérias diazotróficas de vida livre; D) N x bactérias solubilizadoras fosfato; E) N x actinobactérias; F) P x bactérias amilolíticas; G) P x bactérias celulolíticas.





Fonte: elaborada pelo autor.

De maneira semelhante à área secundária, bactérias diazotróficas, amilolíticas, celulolíticas e solubilizadoras de fosfato apresentaram interação significativa com os níveis de N no solo, porém, nessa classe de uso a abundância das solubilizadoras de fosfato apresentou associação positiva.

Os teores de fósforo nas parcelas agrícolas mostraram associação significativa com grupos de bactérias amilolíticas e celulolíticas. O maior valor de r^2 foi obtido pela relação de P com as bactérias celulolíticas (0,396). Esses resultados sugerem que a AGBC favorece o aumento de C, N e P no solo sob cultivo agrícola.

O resumo do total de associações positivas por grupo bacteriano e por tipo de está apresentado na Tabela 3.

Tabela 3 – Número de relações significativas por grupo bacteriano e classe de uso do solo no Parque Nacional de Sete Cidades e zona de entorno.

<i>Grupo/Us</i>	Protegida	Secundária	Agricultura	Conservada	Total
Diazotróficas	0	3	1	0	4
Amilolíticas	0	2	3	0	5
Celulolíticas	0	3	1	2	6
Actinobactérias	2	3	1	0	6
Solubilizadoras	1	2	1	2	6
Total	3	13	7	4	27

Fonte: elaborada pelo autor.

A área secundária apresentou o maior número de interações significativas entre os grupos bacterianos e os teores de C, N e P do solo, sugerindo uma grande influência da microbiota na fertilidade nesta categoria de uso da terra. Bactérias diazotróficas e amilolíticas mostraram relação significativa apenas em duas classes de uso do solo.

Enquanto isso, as bactérias solubilizadoras de fosfato foi o único grupo funcional que apresentou relações significativas com C, N e P em todas as categorias de uso do solo destacando sua importância para os processos do solo. A variabilidade dos resultados obtidos, reflete a heterogeneidade fisiográfica do local de estudo que pode ser demonstrada pelos desvios padrão das propriedades do solo ao longo das classes de uso da terra (Tabela 2).

4.4 Discussão

Nesse estudo foi possível evidenciar que a abundância dos grupos bacterianos cultiváveis se relaciona de maneira variada com os teores de C, N e P do solo ao longo das classes de uso. A variação dos resultados pode ser explicada, em parte, pelos fatores edáficos, os diferentes estágios de sucessão no qual as áreas de mata nativa se encontram e o tipo de uso (CLINE; ZAK, 2015; ARAÚJO et al. 2017; HENG et al. 2016).

É importante mencionar que na análise de regressão linear, os valores de r^2 ficaram abaixo de 0,85, indicando que os modelos estimados não podem ser utilizados para previsões. Em alguns casos, os escores de r^2 ficaram abaixo de 0,100, sugerindo uma leve influência da AGBC na fertilidade do solo. No entanto, a relação entre as variáveis ainda é válida (FÁVERO, 2015).

Como diversos fatores atuam no ciclo de nutrientes do solo, espera-se que esses grupos bacterianos contribuam discretamente para a fertilidade do mesmo. Além disso, as bactérias cultiváveis representam uma pequena porção da comunidade do solo e diversos outros grupos como os nitrificantes, fungos, amonificadores, xilanolíticos, pectinolíticos e ligninolíticos, que não foram abordados neste estudo, também participam dos ciclos de nutrientes (MATSUMOTO et al. 2005; BURKE et al. 2012).

Dentre as categorias de uso do solo estudadas, as áreas conservada e protegida se encontram em estágio de sucessão mais avançado e compartilham mais semelhanças entre propriedades edáficas e vegetação. Dessa forma é esperado que apresentem comunidades bacterianas semelhantes. Em ambas, a AGBC foi pouco expressiva em relação à sua interação com os teores de C, N e P, quando comparado com a área secundária. Esses resultados indicam

que as plantas tem um papel importante na renovação das comunidades microbianas e nas características funcionais desses microrganismos durante a sucessão devido a diferenças na bioquímica da serapilheira entre as espécies de plantas (MATSUMOTO et al. 2005; CLINE; ZAK, 2015). Dessa maneira mudanças na cobertura vegetal pela sucessão devem resultar em mudanças na estrutura e função das comunidades microbianas.

Apesar das áreas protegida e conservada apresentarem maior disponibilidade de recursos em relação às demais, a abundância bacteriana nesses usos de solo não resultou em maior relação com os teores de C, N e P, o que se opõe à hipótese desse estudo. Isso pode estar associado a característica dos solos da região que são, ácidos e pobres em nutrientes minerais (distróficos) devido a baixa saturação por bases (Tabela 2).

Os solos das áreas protegidas e conservadas apresentam maior densidade de raízes e conseqüentemente ocorre maior competição das plantas e microrganismos por nutrientes (SCHENK, 2006). Isso fica evidente ao observar a relação negativa da abundância dos grupos com os teores de fósforo na área protegida sugerindo que esse nutriente é limitante no solo. Por outro lado, a área secundária do Cerrado é colonizada por plantas de pequeno porte principalmente gramíneas resultando em menor densidade de raiz e menor competição.

Os resultados obtidos corroboram com Araújo et al. (2017) que concluiu que a estrutura da comunidade microbiana altera ao longo do gradiente de vegetação (Cerrado) e os teores de C, N e P do solo são os principais fatores estruturantes dessas comunidades. Neste estudo, o C e o teor de nitrogênio parecem ser os principais fatores atuantes sobre como a abundância microbiana se relaciona com a fertilidade do solo em diferentes classes de uso da terra (Tabela 2).

Os dados mostram que grupos funcionais bacterianos parecem ter maior participação na fertilidade do solo de mata nativa em estágio intermediário de regeneração. De um total de 27 associações significativas, 13 foram na área secundária, o que mostra o caráter expressivo da microbiota para a fertilidade do solo nessa classe de uso (Tabela 3). Segundo Zeng et al. (2017), a sucessão afeta os nutrientes presentes no solo e conseqüentemente a composição microbiana. Em estágios iniciais, o solo possui poucos nutrientes causando um aumento nas comunidades microbianas oligotróficas e, à medida que a sucessão avança, ocorre a deposição de serapilheira mudando a composição microbiana para grupos copiotróficos.

Microrganismos oligotróficos crescem melhor em ambientes com menor disponibilidade de nutrientes sendo mais expressivos para os processos ecossistêmicos no solo (FIERER et al. 2007; HERNÁNDEZ; LIZARAZO, 2015). Pode-se inferir a partir disso que a área secundária possui uma maior proporção desses microrganismos e por isso a abundância dos grupos bacterianos nesse local apresentou maior relação com os teores de C, N e P. Isso é pertinente com os resultados obtidos uma vez que dentre as 27 relações significativas obtidas, 13 foram na área secundária e sete foram na área agrícola que juntas representam 74% do total das interações. Isso também é reforçado pelas análises químicas do solo que indicam menor disponibilidade de nutrientes em ambas as classes de uso (Tabela 2).

Por outro lado, os microrganismos copiotróficos são mais dependentes de nutrientes e a elevada disponibilidade de carbono favorece a sua sobrevivência (MALONEY et al. 1997; FIERER et al. 2007; RAMIN; ALLISON, 2019), o que explica a abundância dos grupos funcionais ter menor influência na ciclagem dos nutrientes nas áreas conservada e preservadas onde a disponibilidade de carbono orgânico e nitrogênio é mais elevada.

Em relação à classe de uso agrícola, os resultados indicam que a interação da AGBC com os teores de C, N e P do solo também é afetada pela atividade humana. Resultados como os obtidos por Szoboszlay et al. (2017) e Heng et al. (2016) afirmam que os solos florestais têm uma estrutura diferente dos solos agrícolas, assim como a qualidade dos nutrientes devido aos diferentes resíduos vegetais relacionados a deposição da serapilheira e por isso, a composição e funcionalidade das comunidades microbianas nestes ambientes são diferentes.

O grupo das bactérias diazotróficas de vida livre mostrou-se mais relacionado com a fertilidade do solo somente nas áreas secundária e agricultura. Esses resultados estão de acordo com os encontrados por Mirza et al. (2014) os quais afirmam que a influência do uso da terra nas comunidades das diazotróficas é consequência da mudança na comunidade vegetal.

A baixa influência da abundância das fixadoras de N_2 na fertilidade das áreas conservadas e protegida é explicada pela demanda de N que em florestas é preenchida principalmente pela ciclagem de serapilheira do solo e, portanto, as fixadoras de N_2 nesses ambientes são menos requeridas. Solos onde as demandas de N são maiores e esse elemento torna-se esgotado, que é caso das áreas agrícolas e em regeneração, dependem fortemente das bactérias diazotróficas de vida livre para cumprir os requisitos de N para apoiar o crescimento vegetal (NORBY; IVERSEN, 2006).

Os resultados desse estudo também reforçam os obtidos por Bomfim et al. (2019) no qual os processos biogeoquímicos mediados pelas bactérias diazotróficas, foram afetados pelo uso e pelos diferentes estágios de sucessão da vegetação nativa (Mata Atlântica) apresentando interações variadas com os nutrientes minerais do solo.

Também, Matsumoto et al. (2005) relataram que as bactérias diazotróficas se comportam de maneira distinta em função do substrato utilizado e que a glicose causou inibição do grupo. Isso reforça a ideia que a qualidade dos nutrientes que entram no solo, que em ecossistemas naturais é mediada pelas plantas, exerce uma forte influência na dinâmica populacional desse grupo.

De maneira similar às diazotróficas, a abundância das bactérias amilolíticas apresentou relação significativa com C, N e P somente nas áreas secundária e agrícola. Vários estudos mostram que a capacidade dos microrganismos em produzir enzimas extracelulares refletem as condições do ambiente nos quais estão inseridos (GORLACH-LIRA; COUTINHO, 2007; BURNS et al. 2013; LUO et al. 2017). Em ambientes com limitação de recursos a produção de enzimas hidrolíticas extracelulares se torna uma estratégia competitiva (FONTAINE et al. 2003).

Os ambientes com deposição de serapilheira geralmente são ricos em matéria orgânica lábil e essa, está diretamente relacionada com microrganismos r-estrategistas (copiotróficos) que crescem muito rapidamente na abundância desse recurso e são dependentes dele. Em ambientes onde a matéria orgânica é limitada, a fração lábil foi transformada em componentes recalcitrantes ou estáveis estimulando o crescimento dos microrganismos K-estrategistas (oligotróficos) que são especializados em alocar sua energia na produção de enzimas extracelulares (FONTAINE et al. 2003; PASCAULT et al. 2013; CLINE; ZAK, 2015).

De acordo com a análise química do solo, as áreas secundária e agrícola mostraram os menores teores de carbono orgânico total. Desse modo, espera-se que os microrganismos nesses ambientes adotem estratégias que ampliem sua busca por diferentes substratos. Além disso, condições abióticas estressantes como altas temperaturas também induzem os microrganismos à produção de enzimas extracelulares. Também é importante mencionar que a textura do solo na região é predominantemente arenosa, que se caracteriza pela baixa capacidade de retenção de nutrientes levando à limitação de recursos (SOARES et al. 2012; BURNS et al. 2013; RAMIN; ALLISON, 2019).

As amostras de solo desse estudo são oriundas de uma região de Cerrado, que apresenta diversas fisionomias desde campos abertos a florestas decíduas (SANO et al., 2019). As áreas intermediárias geralmente são compostas por gramíneas, arbustos e árvores de pequeno porte espaçadas entre si (COUTINHO, 1978), o que resulta em solo com menor cobertura vegetal e exposto a condições estressantes como radiação, temperaturas mais elevadas e menor retenção de umidade, o que explica a maior abundância de grupos bacterianos que produzem enzimas extracelulares (celulolíticas, amilolíticas e actinobactérias) na área secundária (Tabela 2), bem como sua maior relação com a fertilidade do solo.

A atividade agrícola é conhecida por exercer maior pressão e estresse sobre a comunidade microbiana (ZHANG et al., 2016). Desse modo, espera-se que a abundância microbiana nesta classe de uso do solo seja menor. No entanto, os dados não refletem essa premissa, que pode ser parcialmente explicado pelo pH do solo, uma vez que as parcelas agrícolas apresentaram pH menos ácido, aliviando as condições de estresse. Isso está de acordo com Herold et al. (2014), os quais afirmam que o pH do solo tem grande influência na atividade, abundância e composição microbiana.

As bactérias celulolíticas e actinobactérias tiveram relação significativa com a fertilidade do solo nas quatro classes de uso (Figura 1). De maneira similar às amilolíticas, esses grupos participam de ciclos biogeoquímicos através da produção de enzimas extracelulares (RAMIN; ALLISON, 2019). No entanto, as amilolíticas não apresentaram associação significativa com os teores de C, N e P do solo em áreas de sucessão ecológica mais avançada (protegida e conservada), o que se deve ao tipo de substrato normalmente utilizado por essas bactérias.

As bactérias celulolíticas contribuíram significativamente para os teores de N e C nas áreas conservadas. A celulose, que é o substrato mais utilizado por esse grupo, compõe a parte mais abundante da biomassa de serapilheira (PRAMANIK; KIM, 2014), que é característica das áreas conservada e preservada e explica as interações desse grupo em uma gama maior de classes de uso em comparação com as amilolíticas. Vale ressaltar a versatilidade desses microrganismos em secretar enzimas hidrolíticas em resposta a variáveis ambientais tais como disponibilidade de nutrientes e fatores abióticos conforme mostrado por Berlemont et al. (2014) o que reforça sua relação com fertilidade do solo também na área secundária e agrícola.

As actinobactérias mostraram relação significativa com a biogeoquímica em três das quatro classes de uso estudadas incluindo áreas de mata nativa em estágio de sucessão avançado, intermediário e áreas agrícolas. A versatilidade dessas bactérias já é bastante estudada e deve-se, principalmente, à sua diversidade taxonômica, enzimática e química (BARKA et al. 2016; LEWIN et al. 2016) aliada à sua capacidade de tolerar estresse abiótico (MOHAMMADIPANAH et al. 2016; YADAV et al. 2018), o que configura sua importância para as funções ecossistêmicas no solo.

Esse grupo também apresentou a maior abundância em todos os usos avaliados (Tabela 2). Araújo et al. (2017) e Castro et al. (2016) em trabalho desenvolvido no Cerrado piauiense, relataram maior abundância desse grupo em todas as áreas estudadas, correspondendo a 21% de todos os filos encontrados. Resultado semelhante foi reportado também por Silva et al. (2013) ao avaliar a atividade de actinobactérias em solos de região de Cerrado.

As bactérias solubilizadoras de fosfato são conhecidas por solubilizar o fosfato inorgânico presente no solo que, geralmente, encontra-se indisponível para a maioria dos organismos vivos. Mesmo os solos com alto índice de P total, apresentam baixos níveis de fosfato solúvel disponível (AZZIZ et al. 2012).

Como discutido anteriormente, espera-se que o solo das áreas conservadas e preservadas sejam predominantemente colonizados por bactérias copiotróficas (FONTAINE et al. 2003; CLINE; ZAK, 2015; RAMIN; ALLISON, 2019), como esses tipos de bactérias crescem mais rápido devido a maior disponibilidade de C, a exigência por outros minerais também aumenta e, à medida que o fosfato do solo é solubilizado pelo grupo das solubilizadoras, o mesmo passa a ser incorporado à biomassa microbiana e o seu teor no solo tende a diminuir.

Isso também explica a relação negativa das actinobactérias com o teor de P nessa mesma área uma vez que também são conhecidas pelo seu potencial em solubilizar fosfato inorgânico (HAMDALI et al. 2012; JOG et al. 2014).

Diferentemente de outros grupos funcionais, as bactérias solubilizadoras de fosfato participam da biogeoquímica do P através do seu metabolismo, que libera ácidos orgânicos os quais através dos seus grupos hidroxil e carboxil, quelam o cátion ligado ao fosfato, este sendo convertido em formas solúveis (CHEN et al. 2006; KARPAGAM; NAGALAKSHMI, 2014). Essa característica está diretamente associada com sua atividade no solo que depende, dentre outros, da disponibilidade de nutrientes. Esse argumento reforça o motivo pelo qual o grupo

participou ativamente do ciclo do P no solo somente na área preservada que na análise química mostra maior teor de carbono.

Vale salientar que no solo além das bactérias solubilizadoras de fosfato, participam ativamente do ciclo do fósforo, os fungos micorrízicos arbusculares que de forma simbiótica aumentam a aquisição de P pelas plantas (FERROL et al., 2019). Nesse sentido não é esperada uma resposta muito expressiva dessas bactérias em relação à dinâmica de P, o que está de acordo com o resultado obtido nesse estudo onde a abundância desse grupo contribuiu com até 24% da variância de P no solo. Além disso, a dinâmica de P nos outros tipos de uso pode estar mais relacionada com a atividade desses fungos, que também regulam as populações de grupos de procariotos na rizosfera conforme relatado por Matsumoto et al. (2005) e Burke et al. (2012).

As bactérias solubilizadoras de fosfato também exibiram uma relação negativa com o nitrogênio no solo da área secundária contribuindo com até 9.7% da variação desse nutriente. A análise química do solo mostra que a área secundária apresentou o menor valor de N, logo, ao tornar o fósforo disponível no solo a abundância desse grupo pode potencialmente aumentar a demanda por N pelos organismos do solo, uma vez que o P e N são nutrientes geralmente limitantes e requeridos para síntese de ácidos nucléicos e proteínas (RAVEN, 2018).

Todas as demais interações significativas entre os grupos funcionais com os teores de C, N e P foram positivas indicando que, de uma maneira geral, a maior abundância dos grupos bacterianos estudados está relacionada com o aumento nos teores desses nutrientes. O elemento mais influenciado pela abundância dos grupos bacterianos foi o nitrogênio apresentando 12 interações significativas seguido do carbono com oito e o fósforo com sete, o que denota o papel desses microrganismos para a manutenção da fertilidade do solo.

Também é válido mencionar o sinergismo entre esses grupos que pôde ser evidenciado pela relação positiva de todos eles com os teores de C, N e P do solo. Em estudo prévio com esses grupos, Bandeira (2020) encontrou correlação positiva entre todos eles, ou seja, a presença de determinado grupo favoreceu o outro e conseqüentemente a função que esse desempenha. Alguns estudos mostram interação metabólica entre diferentes grupos microbianos para a degradação de substratos orgânicos. Essa ação combinada entre microrganismos permite que a comunidade microbiana sobreviva mesmo em condições mínimas de disponibilidade de recursos (SCHINK 2002; MORRIS et al. 2013).

Segundo Kouzuma et al. (2015), o consumo de metabólitos excretados por microrganismos receptores favorece o metabolismo dos microrganismos doadores. Este é o conceito de sintrofia, um tipo de mutualismo que controla o metabolismo e o crescimento de vários microrganismos em ecossistemas naturais. Nesse sentido, o produto da degradação do substrato do solo por um ou mais grupos bacterianos pode potencializar o metabolismo de outros.

Isso é ainda mais válido quando se consideram condições estressantes, pois as relações ecológicas positivas entre microrganismos são mais comuns nesses ambientes e atenuam o estresse abiótico (STACHOWICS et al., 2001). Isso fica evidente ao analisar os dados da microbiota do solo (Tabela 2) onde as parcelas agrícolas e de vegetação secundária foram as que apresentaram as maiores abundâncias ao longo dos cinco grupos bacterianos.

O potencial dos grupos funcionais e actinobactérias para atuar na manutenção da fertilidade do solo foi evidenciado nesse estudo, bem como suas implicações ecológicas. Os resultados mostraram que a AGBC se relaciona com a fertilidade do solo, principalmente em ambientes estressantes e com recursos limitados, o que denota a importância desses grupos para a conservação da biodiversidade.

4.5 Conclusão

A relação entre a abundância dos grupos bacterianos cultiváveis com os teores de C, N e P do solo variou em função do uso do solo, com uma tendência de aumento da quantidade de nutrientes à medida que a abundância desses grupos aumenta, destacando a importância dos grupos funcionais e actinobactérias para o funcionamento do ecossistema.

A maior disponibilidade de recursos nas áreas protegida e conservada não resultou em maior relação da abundância bacteriana com os teores de C, N e P.

A abundância dos grupos bacterianos cultiváveis está mais relacionada com a fertilidade do solo nos ambientes mais estressantes, como áreas agrícolas e secundárias, que são caracterizadas pela limitação de nutrientes e maior severidade abiótica.

O os teores de carbono e nitrogênio parecem ser os principais fatores que governam como a abundância bacteriana interage com a fertilidade do solo ao longo das classes de uso da terra.

As actinobactérias é o grupo bacteriano que mais contribuiu para a fertilidade do solo.

AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico e ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (CNPq/ICMBio/FAPs nº18/2017) pelo apoio a esta pesquisa (Financiamento nº 421350/2017-2) e CAPES pelo fornecimento da bolsa de estudos (Código Financeiro 001).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ACKERMANN, M. A functional perspective on phenotypic heterogeneity in microorganisms. **Nature Reviews Microbiology**, v. 13, n. 8, p. 497-508, 2015.

ARAUJO, A. S. F. et al. Distinct bacterial communities across a gradient of vegetation from a preserved Brazilian Cerrado. **Antonie Van Leeuwenhoek**, v. 110, n. 4, p. 457-469, 2017.

ARIFUZZAMAN, M.; KHATUN, M. R.; RAHMAN, H. Isolation and screening of actinomycetes from Sundarbans soil for antibacterial activity. **African Journal of Biotechnology**, v. 9, n. 29, p. 4615-4619, 2010.

AZZIZ, G. et al. Abundance, diversity and prospecting of culturable phosphate solubilizing bacteria on soils under crop–pasture rotations in a no-tillage regime in Uruguay. **Applied soil ecology**, v. 61, p. 320-326, 2012.

BANDEIRA, L. L. **Diversidade funcional de grupos bacterianos sob diferentes usos do solo**. 2020. 66 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) - Centro de Ciências, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2020.

BARKA, E. A. et al. Taxonomy, physiology, and natural products of Actinobacteria. **Microbiology and Molecular Biology Reviews**, v. 80, n. 1, p. 1-43, 2016

BERLEMONT, R. et al. Cellulolytic potential under environmental changes in microbial communities from grassland litter. **Frontiers in Microbiology**, v. 5, n. 639, 2014.

BOMFIM, B. et al. Interactive effects of land-use change and topography on asymbiotic nitrogen fixation in the Brazilian Atlantic Forest. **Biogeochemistry**, v. 142, n. 1, p. 137-153, 2019.

BURKE, D. J. et al. Soil fungi influence the distribution of microbial functional groups that mediate forest greenhouse gas emissions. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 53, p. 112-119, 2012.

BURNS, R. G. et al. Soil enzymes in a changing environment: current knowledge and future directions. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 58, p. 216-234, 2013.

CAPPUCCINO, J. G., SHERMAN, N. **A laboratory manual in general microbiology**. 4th edition. Benjamin Cummings Publication Company, California, pp. 215-224, 1996.

CARNEIRO-FILHO, A. C.; COSTA, K. **A Expansão da Soja no Cerrado. Caminhos para a ocupação territorial, uso do solo e produção sustentável**. São Paulo: Agroicone, 2016.

CARVALHAIS, L. C. et al. Linking plant nutritional status to plant-microbe interactions. **PLoS one**, v. 8, n. 7, e68555, 2013.

CASTRO, A. P. et al. Microbial diversity in Cerrado biome (Neotropical Savanna) soils. **PLoS one**, v. 11, n. 2, e0148785, 2016.

CHEN, Y. P. et al. Phosphate solubilizing bacteria from subtropical soil and their tricalcium phosphate solubilizing abilities. **Applied Soil Ecology**, v. 34, n. 1, p. 33-41, 2006.

CHENG, Y. T.; ZHANG, L.; HE, S. Y. Plant-microbe interactions facing environmental challenge. **Cell Host & Microbe**, v. 26, n. 2, p. 183-192, 2019.

CLINE, L. C.; ZAK, D. R. Soil microbial communities are shaped by plant-driven changes in resource availability during secondary succession. **Ecology**, v. 96, n. 12, p. 3374-3385, 2015.

COLLI, G. R.; VIEIRA, C. R.; DIANESE, J. C. Biodiversity and conservation of the Cerrado: recent advances and old challenges. **Biodiversity and Conservation**, v. 29, n. 5, p. 1465-1475, 2020.

COUTINHO L. M. O conceito de cerrado. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 1, p. 17-23, 1978.

DIGNAM, B. E. et al. Effect of land use and soil organic matter quality on the structure and function of microbial communities in pastoral soils: implications for disease suppression. **PLoS One**, v. 13, n. 5, e0196581, 2018.

ESCALAS, A. et al. Microbial functional diversity: From concepts to applications. **Ecology and Evolution**, v. 9, n. 20, p. 12000-12016, 2019.

EZEOKOLI, O. T. et al. Structural and functional differentiation of bacterial communities in post-coal mining reclamation soils of South Africa: bioindicators of soil ecosystem restoration. **Scientific Reports**, v. 10, n. 1, p. 1-14, 2020.

FÁVERO, L.P. **Análise de Dados: modelos de regressão com Excel, Stata e SPSS**. 1 ed. Rio de Janeiro. Elsevier, 2015.

FERROL, N.; AZCÓN-AGUILAR, C.; PÉREZ-TIENDA, J. Arbuscular mycorrhizas as key players in sustainable plant phosphorus acquisition: An overview on the mechanisms involved. **Plant Science**, v. 280, p. 441-447, 2019.

FIERER, N.; BRADFORD, M. A.; JACKSON, R. B. Toward an ecological classification of soil bacteria. **Ecology**, v. 88, n. 6, p. 1354-1364, 2007.

FONTAINE, S.; MARIOTTI, A.; ABBADIE, L. The priming effect of organic matter: a question of microbial competition? **Soil Biology and Biochemistry**, v. 35, n. 6, p. 837-843, 2003.

GADAGI, R. S.; SA, T. New isolation method for microorganisms solubilizing iron and aluminum phosphates using dyes. **Soil Science and Plant Nutrition**, v. 48, n. 4, p. 615-618, 2002.

GMACH, M. R. et al. Soil organic matter dynamics and land-use change on Oxisols in the Cerrado, Brazil. **Geoderma Regional**, v. 14, e00178, 2018.

GOMEZ, E., FERRERAS, L., TORESANI, S. Soil bacterial functional diversity as influenced by organic amendment application. **Bioresource Technology**, v. 97, n.13, p. 1484-1489, 2006.

GORLACH-LIRA, K.; COUTINHO, H. D. M. Population dynamics and extracellular enzymes activity of mesophilic and thermophilic bacteria isolated from semi-arid soil of northeastern Brazil. **Brazilian Journal of Microbiology**, v. 38, n. 1, p. 135-141, 2007.

GRECCHI, R. C. et al. Land use and land cover changes in the Brazilian Cerrado: A multidisciplinary approach to assess the impacts of agricultural expansion. **Applied Geography**, v. 55, p. 300-312, 2014.

HAMDALI, H. et al. Isolation and characterization of rock phosphate solubilizing actinobacteria from a Togolese phosphate mine. **African Journal of Biotechnology**, v. 11, n. 2, p. 312-320, 2012.

HENDRICKS, C. W., DOYLE, J. D., HUGLEY, B. A new solid medium for enumerating cellulose-utilizing bacteria in soil. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 61, n. 5, p. 2016-2019, 1995.

HENG, G. et al. Mycosphere Essays 4. Mycorrhizal-associated nutrient dynamics in key ecosystems and their response to a changing environment. **Mycosphere**, v. 7, n. 2, p. 190–203, 2016.

HERNÁNDEZ, D. R.; LIZARAZO, L. M. Bacterias heterotrofas y oligotróficas en zonas conservadas e intervenidas del páramo de La Cortadera, Boyacá, Colombia. **Revista UDCA Actualidad & Divulgación Científica**, v. 18, n. 2, p. 475-483, 2015.

HEROLD, N. et al. Soil property and management effects on grassland microbial communities across a latitudinal gradient in Germany. **Applied Soil Ecology**, v. 73, p. 41-50, 2014.

HUNKE, P. et al. The Brazilian Cerrado: assessment of water and soil degradation in catchments under intensive agricultural use. **Ecohydrology**, v. 8, n. 6, p. 1154-1180, 2015.

IBDF - Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal. **Plano de Manejo: Parque Nacional de Sete Cidades**. Brasília, Fundação Brasileira para a Conservação da Natureza. 1979.

INMET - Instituto Nacional de Meteorologia. Banco de Dados Meteorológicos para Ensino e Pesquisa - BDMEP. 2018. Disponível em: <http://www.inmet.gov.br/projetos/rede/pesquisa/form_mapas_c_diario.php>. Acesso em: 18 nov. 2018.

JACOMINE, P. K. T. et al. Levantamento exploratório de solos do estado do Piauí (escala 1: 1000), **Boletim de Pesquisa**, v. 36, n. 18, 1986.

JOG, R. et al. Mechanism of phosphate solubilization and antifungal activity of *Streptomyces* spp. isolated from wheat roots and rhizosphere and their application in improving plant growth. **Microbiology**, v. 160, n. 4, p. 778-788, 2014.

JOSE, P. A.; MAHARSHI, A.; JHA, B. Actinobacteria in natural products research: Progress and prospects. **Microbiological Research**, v. 246, p. 126708, 2021.

KANNAN, N. **Laboratory manual in general microbiology**. Palani Paramount Publication, Palani, pp. 67-72, 1996.

KARPAGAM, T., NAGALAKSHMI, P. K. Isolation and characterization of phosphate solubilizing microbes from agricultural soil. **International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences**, v. 3, n. 3, p. 601-614, 2014.

KOUZUMA, A.; KATO, S.; WATANABE, K. Microbial interspecies interactions: recent findings in syntrophic consortia. **Frontiers in Microbiology**, v. 6, n. 477, 2015.

LEFF, J. W. et al. Consistent responses of soil microbial communities to elevated nutrient inputs in grasslands across the globe. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 35, p. 10967-10972, 2015.

LÓPEZ-MONDÉJAR, R. et al. Cellulose and hemicellulose decomposition by forest soil bacteria proceeds by the action of structurally variable enzymatic systems. **Scientific Reports**, v. 6, e25279, 2016.

LUO, L.; MENG, H.; GU, J. Microbial extracellular enzymes in biogeochemical cycling of ecosystems. **Journal of Environmental Management**, v. 197, p. 539-549, 2017.

MA, Y.; DIAS, M. C.; FREITAS, H. Drought and salinity stress responses and microbe-induced tolerance in plants. **Frontiers in Plant Science**, v. 11, p. 591911, 2020.

MAGURRAN, A. E. Diversity indices and species abundance models. Em: **Ecological diversity and its measurement**. Springer, Dordrecht, p. 2-45, 1988.

MALONEY, P. E.; VAN BRUGGEN, A. H. C.; HU, S. Bacterial community structure in relation to the carbon environments in lettuce and tomato rhizospheres and in bulk soil. **Microbial Ecology**, v. 34, n. 2, p. 109-117, 1997.

MANTOVANI, W. et al. conservação da Biodiversidade no Domínio da Caatinga. Em: **Pesquisas em Unidades de Conservação no Domínio da Caatinga, Subsídios à Gestão**. Edições UFC, Fortaleza, p. 81–124, 2017.

MARINARI, S. et al. Soil development and microbial functional diversity: proposal for a methodological approach. **Geoderma**, v. 192, p. 437-445, 2013.

MATSUMOTO, L. S. et al. Interactions among functional groups in the cycling of, carbon, nitrogen and phosphorus in the rhizosphere of three successional species of tropical woody trees. **Applied Soil Ecology**, v. 28, n. 1, p. 57-65, 2005.

MMA - MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE, Catálogo de imagens de satélite *RapidEye* do Ministério do Meio Ambiente, Geo Catálogo M. M. A. 2018. Disponível em: <http://geocatalogo.mma.gov.br/> (acesso em 1 nov. 2018).

MMA - MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE, Catálogo de imagens de satélite do Ministério do Meio Ambiente, Geo Catálogo M. M. A. 2020. Disponível em: <http://geocatalogo.mma.gov.br/> (acesso em 5 fev. 2021).

MIRZA, B. S. et al. Response of free-living nitrogen-fixing microorganisms to land use change in the Amazon rainforest. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 80, n. 1, p. 281-288, 2014.

MOHAMMADIPANAH, F., WINK, J. Actinobacteria from arid and desert habitats: diversity and biological activity. **Frontiers in Microbiology**, v. 6, 1541, 2016.

MORRIS, B. E. et al. Microbial syntrophy: interaction for the common good. **FEMS microbiology reviews**, v. 37, n. 3, p. 384-406, 2013.

NAYLOR, D. et al. Soil microbiomes under climate change and implications for carbon cycling. **Annual Review of Environment and Resources**, v. 45, n 1, p. 29-59, 2020.

NORBAY, R. J.; IVERSEN, C. M. Nitrogen uptake, distribution, turnover, and efficiency of use in a CO₂-enriched sweetgum forest. **Ecology**, v. 87, n. 1, p. 5-14, 2006.

NOUIOUI, I. et al. Genome-based taxonomic classification of the phylum Actinobacteria. **Frontiers in Microbiology**, p. 2007, 2018.

PARK, M. et al. Isolation and characterization of diazotrophic growth promoting bacteria from rhizosphere of agricultural crops of Korea. **Microbiological Research**, v. 160, n. 2, p. 127-133, 2005.

PASCAULT, N. et al. Stimulation of different functional groups of bacteria by various plant residues as a driver of soil priming effect. **Ecosystems**, v. 16, n. 5, p. 810-822, 2013.

PIKOVSKAYA, R. I. Mobilization of phosphorus in soil connection with the vital activity of some microbial species. **Mikrobiologiya**, v. 17, p. 362-370, 1948.

PRAMANIK, P., KIM, P. J. Evaluating changes in cellulolytic bacterial population to explain methane emissions from air-dried and composted manure treated rice paddy soils. **Science of the Total Environment**, v. 470, p. 1307-1312, 2014.

PROCÓPIO, L.; BARRETO, C. The soil microbiomes of the Brazilian Cerrado. **Journal of Soils and Sediments**, v. 21, n. 6, p. 2327-2342, 2021.

RAMIN, K. I.; ALLISON, S. D. Bacterial tradeoffs in growth rate and extracellular enzymes. **Frontiers in Microbiology**, v. 10, p. 2956, 2019.

RAVEN, J. A. Interactions between nitrogen and phosphorus metabolism. **Annual Plant Reviews online**, p. 187-214, 2018.

QUEIROZ, T. **Economia piauiense da pecuária ao extrativismo**. Editora Gráfica da UFPI, 2006.

SANO, E. E. et al. Cerrado ecoregions: A spatial framework to assess and prioritize Brazilian savanna environmental diversity for conservation. **Journal of Environmental Management**, v. 232, p. 818-828, 2019.

SCHENK, H. J. Root competition: beyond resource depletion. **Journal of Ecology**, v. 94, n. 4, p. 725-739, 2006.

SCHINK, B. Synergistic interactions in the microbial world. **Antonie Van Leeuwenhoek**, v. 81, p. 257-261, 2002.

SOARES, F. L. et al. Cellulolytic bacteria from soils in harsh environments. **World Journal of Microbiology and Biotechnology**, v. 28, n. 5, p. 2195-2203, 2012.

STACHOWICZ, J. J. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities: positive interactions play a critical, but underappreciated, role in ecological communities by reducing physical or biotic stresses in existing habitats and by creating new habitats on which many species depend. **Bioscience**, v. 51, n. 3, p. 235-246, 2001.

SILVA, M. S. et al. Brazilian Cerrado soil actinobacteria ecology. **BioMed Research International**, v. 2013, 2013.

SZOBOSZLAY, M. et al. Impact of land-use change and soil organic carbon quality on microbial diversity in soils across Europe. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 93, n. 12, p. 146, 2017.

TEIXEIRA, P. C. et al. **Manual de métodos de análise de solo**. Rio de Janeiro, v. 4, 2017

WILSON, P.W.; KNIGHT, S.C. **Experiments in bacterial physiology**. Burgess, Minneapolis, USA, 1952.

YADAV, A. N. et al. Actinobacteria from rhizosphere: molecular diversity, distributions, and potential biotechnological applications. Em: **New and future developments in microbial biotechnology and bioengineering**. Elsevier, p. 13-41, 2018

ZENG, Q.; AN, S.; LIU, Y. Soil bacterial community response to vegetation succession after fencing in the grassland of China. **Science of the Total Environment**, v. 609, p. 2-10, 2017.

ZHANG, Q. et al. Alterations in soil microbial community composition and biomass following agricultural land use change. **Scientific Reports**, v. 6, n. 1, p. 1-10, 2016.

ZHANG, X. et al. Effects of raised-bed planting for enhanced summer maize yield on rhizosphere soil microbial functional groups and enzyme activity in Henan Province, China. **Field Crops Research**, v. 130, p. 28-37, 2012.

REFERÊNCIAS

- ABDEL-SATER, M. A.; EL-SAID, A. H. M. Xylan-decomposing fungi and xylanolytic activity in agricultural and industrial wastes. **International Biodeterioration & Biodegradation**, v. 47, n. 1, p. 15-21, 2001.
- ABIRAAMI, T. V.; SINGH, S.; NAIN, L. Soil metaproteomics as a tool for monitoring functional microbial communities: promises and challenges. **Reviews in Environmental Science and Bio/Technology**, v. 19, n. 1, p. 73-102, 2020.
- ACKERMAN, D.; MILLET, D. B.; CHEN, X. Global estimates of inorganic nitrogen deposition across four decades. **Global Biogeochemical Cycles**, v. 33, n. 1, p. 100-107, 2019.
- ACKERMANN, M. A functional perspective on phenotypic heterogeneity in microorganisms. **Nature Reviews Microbiology**, v. 13, n. 8, p. 497-508, 2015.
- AKIMENKO, Y. Influence of Pollution by Antibiotics on Biological Properties of Soils (Through the Example of Ordinary Chernozem). **Water, Air, & Soil Pollution**, v. 232, n. 6, p. 1-14, 2021.
- ALARCÓN, A. et al. Impact of crude oil on functional groups of culturable bacteria and colonization of symbiotic microorganisms in the *Clitoria-Brachiaria* rhizosphere grown in mesocosms. **Acta Biológica Colombiana**, v. 24, n. 2, p. 343-353, 2019.
- ALMAGRO, M. *et al.* Plant residue chemical quality modulates the soil microbial response related to decomposition and soil organic carbon and nitrogen stabilization in a rainfed Mediterranean agroecosystem. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 156, p. 108198, 2021.
- ANAYA, C. A. *et al.* Large rainfall pulses control litter decomposition in a tropical dry forest: evidence from an 8-year study. **Ecosystems**, v. 15, n. 4, p. 652-663, 2012.
- APONTE, H. et al. Meta-analysis of heavy metal effects on soil enzyme activities. **Science of the Total Environment**, v. 737, e139744, 2020.
- ARAUJO, A. S. F. et al. Distinct bacterial communities across a gradient of vegetation from a preserved Brazilian Cerrado. **Antonie van Leeuwenhoek**, v. 110, n. 4, p. 457-469, 2017.
- ARAUJO, R. et al. Biogeography and emerging significance of Actinobacteria in Australia and Northern Antarctica soils. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 146, e107805, 2020.
- ARGIROFF, W. A. et al. Anthropogenic N deposition alters soil organic matter biochemistry and microbial communities on decaying fine roots. **Global Change Biology**, v. 25, n. 12, p. 4369-4382, 2019.

- ARIFUZZAMAN, M.; KHATUN, M. R.; RAHMAN, H. Isolation and screening of actinomycetes from Sundarbans soil for antibacterial activity. **African Journal of Biotechnology**, v. 9, n. 29, p. 4615-4619, 2010.
- ARMENISE, E. et al. Developing a soil quality index to compare soil fitness for agricultural use under different managements in the Mediterranean environment. **Soil and Tillage Research**, v. 130, p. 91-98, 2013.
- AUSTRIA, E. S.; SOTO, J. E. A.; LUDOVICE, L. Changes in the abundance of Actinobacteria and Proteobacteria in soils impacted by mining activities. **Science & Engineering**, v. 14, n. 2, p. 242, 2021.
- AVELLANEDA-TORRES, L. M. et al. Potato cultivation and livestock effects on microorganism functional groups in soils from the neotropical high Andean Páramo. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 44, 2020.
- ÁVILA, G. G.; MEDEIROS, P. H. A. Susceptibilidade à erosão e vulnerabilidade da caatinga aos processos erosivos na ESEC de Aiuaba–CE. **Conexões-Ciência e Tecnologia**, v. 8, n. 2, 2014.
- AYANGBENRO, A. S.; BABALOLA, O. O. Reclamation of arid and semi-arid soils: The role of plant growth-promoting archaea and bacteria. **Current Plant Biology**, v. 25, p. 100173, 2021.
- AZZIZ, G. et al. Abundance, diversity and prospecting of culturable phosphate solubilizing bacteria on soils under crop–pasture rotations in a no-tillage regime in Uruguay. **Applied soil ecology**, v. 61, p. 320-326, 2012.
- BANDEIRA, L. L. **Diversidade funcional de grupos bacterianos sob diferentes usos do solo**. 2020. 66 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) - Centro de Ciências, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2020.
- BANERJEE, S. et al. Determinants of bacterial communities in Canadian agroforestry systems. **Environmental Microbiology**, v. 18, n. 6, p. 1805-1816, 2016.
- BAO, Y. et al. Important ecophysiological roles of non-dominant Actinobacteria in plant residue decomposition, especially in less fertile soils. **Microbiome**, v. 9, n. 1, p. 1-17, 2021.
- BARBIER, E. B.; BURGESS, J. C.; DEAN, T. J. How to pay for saving biodiversity. **Science**, v. 360, n. 6388, p. 486-488, 2018.
- BARBIER, E. B.; HOCHARD, J. P. Land degradation and poverty. **Nature Sustainability**, v. 1, n. 11, p. 623-631, 2018.
- BARKA, E. A. et al. Taxonomy, physiology, and natural products of Actinobacteria. **Microbiology and Molecular Biology Reviews**, v. 80, n. 1, p. 1-43, 2016.

- BARNETT, S. E.; YOUNGBLUT, N. D.; BUCKLEY, D. H. Soil characteristics and land-use drive bacterial community assembly patterns. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 96, n. 1, p. fiz194, 2020.
- BARTO, E. K. et al. Contributions of biotic and abiotic factors to soil aggregation across a land use gradient. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 42, n. 12, p. 2316-2324, 2010.
- BASTIDA, F. et al. The ecological and physiological responses of the microbial community from a semiarid soil to hydrocarbon contamination and its bioremediation using compost amendment. **Journal of Proteomics**, v. 135, p. 162-169, 2016.
- BATÁRY, P. et al. *Biologia Futura*: landscape perspectives on farmland biodiversity conservation. **Biologia Futura**, v. 71, n. 1, p. 9-18, 2020.
- BEISEL, J. N. et al. A comparative analysis of evenness index sensitivity. **International Review of Hydrobiology: A Journal Covering all Aspects of Limnology and Marine Biology**, v.88, n. 1, p. 3-15, 2003.
- BELLENGER, J. P. et al. Biological nitrogen fixation by alternative nitrogenases in terrestrial ecosystems: a review. **Biogeochemistry**, v. 149, n. 1, p. 53-73, 2020.
- BENDER, S. F., WAGG, C., VAN DER HEIJDEN, M. G. An underground revolution: biodiversity and soil ecological engineering for agricultural sustainability. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 31, n. 6, p. 440-452, 2016.
- BENT, S. J.; FORNEY, L. J. The tragedy of the uncommon: understanding limitations in the analysis of microbial diversity. **The ISME journal**, v. 2, n. 7, p. 689-695, 2008.
- BERG, G.; SMALLA, K. Plant species and soil type cooperatively shape the structure and function of microbial communities in the rhizosphere. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 68, n. 1, p. 1-13, 2009.
- BERKELMANN, D. et al. Unravelling the effects of tropical land use conversion on the soil microbiome. **Environmental Microbiome**, v. 15, n. 1, p. 1-18, 2020.
- BERLEMONT, R. et al. Cellulolytic potential under environmental changes in microbial communities from grassland litter. **Frontiers in Microbiology**, v. 5, n. 639, 2014.
- BERRIER, D. J.; NEUBAUER, S. C.; FRANKLIN, R. B. Cooperative microbial interactions mediate community biogeochemical responses to saltwater intrusion in wetland soils. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 98, n. 3, p. fiac019, 2022.
- BLAGODATSKAYA, E.; KUZYAKOV, Y. Active microorganisms in soil: critical review of estimation criteria and approaches. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 67, p. 192-211, 2013.

- BOLO, P. et al. Application of residue, inorganic fertilizer and lime affect phosphorus solubilizing microorganisms and microbial biomass under different tillage and cropping systems in a Ferralsol. **Geoderma**, v. 390, p. 114962, 2021.
- BOMFIM, B. et al. Interactive effects of land-use change and topography on asymbiotic nitrogen fixation in the Brazilian Atlantic Forest. **Biogeochemistry**, v. 142, n. 1, p. 137-153, 2019.
- BREVIK, E. C. et al. Soil ecosystem services and human health. Current Opinion in **Environmental Science & Health**, v. 5, p. 87-92, 2018.
- BREVIK, E. C. et al. The interdisciplinary nature of SOIL. **Soil**, v. 1, n. 1, p. 117, 2011.
- BRISSON, V. L. et al. Impacts of maize domestication and breeding on rhizosphere microbial community recruitment from a nutrient depleted agricultural soil. **Scientific Reports**, v. 9, n. 1, p. 1-14, 2019.
- BÜNEMANN, E. K. et al. Soil quality—A critical review. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 120, p. 105-125, 2018.
- BURKE, D. J. et al. Soil fungi influence the distribution of microbial functional groups that mediate forest greenhouse gas emissions. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 53, p. 112-119, 2012.
- BURNS, R. G. et al. Soil enzymes in a changing environment: current knowledge and future directions. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 58, p. 216-234, 2013.
- BUTENSCHOEN, O.; SCHEU, S.; EISENHAUER, N. Interactive effects of warming, soil humidity and plant diversity on litter decomposition and microbial activity. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 43, n. 9, p. 1902-1907, 2011.
- CALLEGARI-JACQUES, S. M. **Testes não-paramétricos**. Bioestatística: Princípios e Aplicações. 1st Ed. São Paulo, Brasil: Artmed, p. 165-184, 2003.
- CANALS, R. M. et al. Soil bacterial functional diversity mirrors the loss of plant diversity by the expansion of a native tall-grass in high mountain grasslands. **Plant and Soil**, v. 445, n. 1, p. 243-257, 2019.
- CANARINI, A. et al. Ecological memory of recurrent drought modifies soil processes via changes in soil microbial community. **Nature Communications**, v. 12, n. 1, p. 1-14, 2021.
- ČAPEK, P. et al. Coupling the resource stoichiometry and microbial biomass turnover to predict nutrient mineralization and immobilization in soil. **Geoderma**, v. 385, p. 114884, 2021.
- CAPPUCCINO, J. G., SHERMAN, N. **A laboratory manual in general microbiology**. 4th edition. Benjamin Commius Publication Company, California, pp. 215-224, 1996.

- CARMO, M.; DOMINGOS, T. Agricultural expansion, soil degradation, and fertilization in Portugal, 1873–1960: From history to soil and back again. **Social Science History**, v. 45, n. 4, p. 705-732, 2021.
- CARNEIRO-FILHO, A. C.; COSTA, K. **A Expansão da Soja no Cerrado. Caminhos para a ocupação territorial, uso do solo e produção sustentável**. São Paulo: Agroicone, 2016.
- CARNEY, K. M.; MATSON, P. A. The influence of tropical plant diversity and composition on soil microbial communities. **Microbial Ecology**, v. 52, n. 2, p. 226-238, 2006.
- CARNEY, K. M.; MATSON, P. A.; BOHANNAN, B. J. M. Diversity and composition of tropical soil nitrifiers across a plant diversity gradient and among land-use types. **Ecology Letters**, v. 7, n. 8, p. 684-694, 2004.
- CARTER, M. R. et al. Concepts of soil quality and their significance. **Developments in Soil Science**, v. 25, p. 1-19, 1997.
- CARTWRIGHT, J., DZANTOR, E. K., MOMEN, B. Soil microbial community profiles and functional diversity in limestone cedar glades. **Catena**, v. 147, p. 216-224, 2016.
- CARVALHAIS, L. C. et al. Linking plant nutritional status to plant-microbe interactions. **PLoS one**, v. 8, n. 7, e68555, 2013.
- CASTRO, A. P., SILVA, M. R. S. S., QUIRINO, B. F. Microbial diversity in Cerrado biome (Neotropical Savanna) soils. **PloS one**, v. 11, n. 2, e0148785, 2016.
- CAVICCHIOLI, R. et al. Scientists' warning to humanity: microorganisms and climate change. **Nature Reviews Microbiology**, v. 17, n. 9, p. 569-586, 2019.
- CHAGNON, M. et al. Risks of large-scale use of systemic insecticides to ecosystem functioning and services. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 22, n. 1, p. 119-134, 2015.
- CHANDEL, S.; HADDA, M. S.; MAHAL, A. K. Soil quality assessment through minimum data set under different land uses of submontane Punjab. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, v. 49, n. 6, p. 658-674, 2018.
- CHAUDHARY, A.; KASTNER, T. Land use biodiversity impacts embodied in international food trade. **Global Environmental Change**, v. 38, p. 195-204, 2016.
- CHEN, B. et al. Soil nitrogen dynamics and crop residues. A review. **Agronomy for sustainable development**, v. 34, n. 2, p. 429-442, 2014.
- CHEN, Y. P. et al. Phosphate solubilizing bacteria from subtropical soil and their tricalcium phosphate solubilizing abilities. **Applied Soil Ecology**, v. 34, n. 1, p. 33-41, 2006.
- CHENG, L. et al. Screening and identification of pectinolytic bacteria for ramie degumming. **Textile Research Journal**, v. 91, n. 9-10, p. 1056-1064, 2021.

- CHENG, Y. T.; ZHANG, L.; HE, S. Y. Plant-microbe interactions facing environmental challenge. **Cell Host & Microbe**, v. 26, n. 2, p. 183-192, 2019.
- CHERNI, M. et al. Soil parameters drive the diversity of *Citrus sinensis* rhizosphere microbiota which exhibits a potential in plant drought stress alleviation. **Applied Soil Ecology**, v. 135, p.182-193, 2019.
- CHODAK, M. et al. Functional diversity of soil microbial communities under Scots pine, Norway spruce, silver birch and mixed boreal forests. **Pedobiologia**, v. 58, n. 2-3, p. 81-88, 2015.
- CHOMEL, M. et al. Plant secondary metabolites: a key driver of litter decomposition and soil nutrient cycling. **Journal of Ecology**, v. 104, n. 6, p. 1527-1541, 2016.
- CHU, D. Effects of heavy metals on soil microbial community. Em: **IOP Conference Series: Earth and environmental science**. IOP Publishing, p. 012009, 2018.
- CHUNG, H. et al. Plant species richness, elevated CO₂, and atmospheric nitrogen deposition alter soil microbial community composition and function. **Global Change Biology**, v. 13, n. 5, p. 980-989, 2007.
- CLINE, L. C.; ZAK, D. R. Soil microbial communities are shaped by plant-driven changes in resource availability during secondary succession. **Ecology**, v. 96, n. 12, p. 3374-3385, 2015.
- COLLI, G. R.; VIEIRA, C. R.; DIANESE, J. C. Biodiversity and conservation of the Cerrado: recent advances and old challenges. **Biodiversity and Conservation**, v. 29, n. 5, p. 1465-1475, 2020.
- COONAN, E. C. et al. Microorganisms and nutrient stoichiometry as mediators of soil organic matter dynamics. **Nutrient Cycling in Agroecosystems**, v. 117, n. 3, p. 273-298, 2020.
- CORTEZ, J. et al. Plant traits, litter quality and decomposition in a Mediterranean old-field succession. **Plant and Soil**, v. 296, n. 1, p. 19-34, 2007.
- CORWIN, D. L. Climate change impacts on soil salinity in agricultural areas. **European Journal of Soil Science**, v. 72, n. 2, p. 842-862, 2021.
- COSTA, A. C. **Hidrologia de uma bacia experimental em caatinga conservada no semi-árido brasileiro**. 2007. 166 f. Dissertação (Mestrado em Engenharia Civil: Recursos Hídricos)-Centro de Tecnologia, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2007.
- COUTINHO L. M. O conceito de cerrado. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 1, p. 17-23, 1978.
- CUI, Y. et al. Diversity patterns of the rhizosphere and bulk soil microbial communities along an altitudinal gradient in an alpine ecosystem of the eastern Tibetan Plateau. **Geoderma**, v. 338, p. 118-127, 2019.

- CUNHA, M. G. **Efeito do uso do solo na diversidade funcional de grupos microbianos no solo**. 2022. 46 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) - Centro de Ciências, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2022.
- DATTA, R. et al. Enzymatic degradation of lignin in soil: a review. **Sustainability**, v. 9, n. 7, e1163, 2017.
- DAULAGALA, P. W. H. K. P. Chitinolytic endophytic bacteria as biocontrol agents for phytopathogenic fungi and nematode pests: a review. **Asian Journal of Research in Botany**, v. 5, p. 14-24, 2021.
- DE NOBILI, M. et al. Soil microbial biomass is triggered into activity by trace amounts of substrate. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 33, n. 9, p. 1163-1170, 2001.
- DELGADO-BAQUERIZO, M. et al. Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. **Nature Communications**, v. 7, 10541, 2016.
- DELGADO-BAQUERIZO, M. et al. Plant attributes explain the distribution of soil microbial communities in two contrasting regions of the globe. **New Phytologist**, v. 219, n. 2, p. 574-587, 2018.
- DENG, L. et al. Drivers of soil microbial metabolic limitation changes along a vegetation restoration gradient on the Loess Plateau, China. **Geoderma**, v. 353, p. 188-200, 2019.
- DI MUSCIANO, M. et al. Elevational patterns of plant dispersal ability in southern Europe. **Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology**, p. 1-9, 2022.
- DIGNAM, B. E. et al. Effect of land use and soil organic matter quality on the structure and function of microbial communities in pastoral soils: implications for disease suppression. **PLoS One**, v. 13, n. 5, e0196581, 2018.
- DIGNAM, B. E. et al. Effect of land use and soil organic matter quality on the structure and function of microbial communities in pastoral soils: implications for disease suppression. **PLoS One**, v. 13, n. 5, e0196581, 2018.
- DIMOVA, M. I.; YAMBORKO, N. A.; IUTYNSKA, G. O. Hexachlorobenzene effect on microbiocenoses of different soil types. **Mikrobiolohichnyi Zhurnal**, v. 82, n. 4, p. 13-22, 2020.
- DINEL, H.; SCHNITZER, M.; MEHUYS, G. R. Soil lipids: origin, nature, content, decomposition, and effect on soil physical properties. **Soil Biochemistry**, p. 397-430, 2017.
- DOBRZYŃSKI, J. et al. The reaction of cellulolytic and potentially cellulolytic spore-forming bacteria to various types of crop management and farmyard manure fertilization in bulk soil. **Agronomy**, v. 11, n. 4, p. 772, 2021.

- DORAN, J. W.; PARKIN, T. B. Defining and assessing soil quality. Em: **Defining soil quality for a sustainable environment**, Ed. J. W. Doran, D. C. Coleman, D. F. Bezdicek e B. A. Stewart, Special Publication Number 35, p. 1-21, 1994.
- DORAN, J. W.; PARKIN, T. B. Quantitative indicators of soil quality: a minimum data set. **Methods for Assessing Soil Quality**, v. 49, p. 25-37, 1997.
- DROBNIK, T. et al. Soil quality indicators—From soil functions to ecosystem services. **Ecological Indicators**, v. 94, p. 151-169, 2018.
- DROST, S. M. et al. Decomposition of mixtures of cover crop residues increases microbial functional diversity. **Geoderma**, v. 361, e114060, 2020.
- DUBEY, A. et al. Soil microbiome: a key player for conservation of soil health under changing climate. **Biodiversity and Conservation**, v. 28, n. 8, p. 2405-2429, 2019.
- EINSLE, O.; REES, D. C. Structural enzymology of nitrogenase enzymes. **Chemical Reviews**, v. 120, n. 12, p. 4969-5004, 2020.
- ELAHI, E. et al. Agricultural intensification and damages to human health in relation to agrochemicals: Application of artificial intelligence. **Land Use Policy**, v. 83, p. 461-474, 2019.
- ERLANDSON, S. et al. Soil abiotic variables are more important than Salicaceae phylogeny or habitat specialization in determining soil microbial community structure. **Molecular Ecology**, v. 27, n. 8, p. 2007-2024, 2018.
- ESCALAS, A. et al. Microbial functional diversity: From concepts to applications. **Ecology and Evolution**, v. 9, n. 20, p. 12000-12016, 2019.
- ETESAMI, H.; JEONG, B. R. Contribution of arbuscular mycorrhizal fungi, phosphate-solubilizing bacteria, and silicon to P uptake by plant: a review. **Frontiers in Plant Science**, v. 12, p. 1355, 2021.
- EZEOKOLI, O. T. et al. Structural and functional differentiation of bacterial communities in post-coal mining reclamation soils of South Africa: bioindicators of soil ecosystem restoration. **Scientific Reports**, v. 10, n. 1, p. 1-14, 2020.
- FADIJI, A. E.; AYANGBENRO, A. S.; BABALOLA, O. O. Shotgun metagenomics reveals the functional diversity of root-associated endophytic microbiomes in maize plant. **Current Plant Biology**, v. 25, p. 100195, 2021.
- FARRELL, H. L. et al. Disturbance is more important than seeding or grazing in determining soil microbial communities in a semiarid grassland. **Restoration Ecology**, v. 28, p. 335-343, 2020.
- FÁVERO, L.P. **Análise de Dados: modelos de regressão com Excel, Stata e SPSS**. 1 ed. Rio de Janeiro. Elsevier, 2015.

FERREIRA, M. J.; SILVA, H.; CUNHA, A. Siderophore-producing rhizobacteria as a promising tool for empowering plants to cope with iron limitation in saline soils: a review. **Pedosphere**, v. 29, n. 4, p. 409-420, 2019.

FERROL, N.; AZCÓN-AGUILAR, C.; PÉREZ-TIENDA, J. Arbuscular mycorrhizas as key players in sustainable plant phosphorus acquisition: An overview on the mechanisms involved. **Plant Science**, v. 280, p. 441-447, 2019.

FIALHO, C. M. T. et al. Weed Interference in Soybean Crop Affects Soil Microbial Activity and Biomass. **Planta Daninha**, v. 38, e020221853, 2020.

FICHTNER, A. et al. Effects of anthropogenic disturbances on soil microbial communities in oak forests persist for more than 100 years. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 70, p. 79-87, 2014.

FIERER, N. et al. Cross-biome metagenomic analyses of soil microbial communities and their functional attributes. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 109, n. 52, p. 21390-21395, 2012.

FIERER, N.; BRADFORD, M. A.; JACKSON, R. B. Toward an ecological classification of soil bacteria. **Ecology**, v. 88, n. 6, p. 1354-1364, 2007.

FLORES, B. M. et al. Soil erosion as a resilience drain in disturbed tropical forests. **Plant and Soil**, v. 450, n. 1, p. 11-25, 2020.

FLORES, L. M. A.; ZANETTE, L. R. S.; ARAUJO, F. S.. Effects of habitat simplification on assemblages of cavity nesting bees and wasps in a semiarid neotropical conservation area. **Biodiversity And Conservation**, v. 27, n. 2, p.311-328, 2017.

FLORES-NÚÑEZ, V. M. et al. Comparison of plant growth-promoting rhizobacteria in a pine forest soil and an agricultural soil. **Soil Research**, v. 56, n. 4, p. 346-355, 2018.

FONTAINE, S.; MARIOTTI, A.; ABBADIE, L. The priming effect of organic matter: a question of microbial competition? **Soil Biology and Biochemistry**, v. 35, n. 6, p. 837-843, 2003.

FREY, S. D. Mycorrhizal fungi as mediators of soil organic matter dynamics. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 50, n. 1, 2019.

GADAGI, R. S.; SA, T. New isolation method for microorganisms solubilizing iron and aluminum phosphates using dyes. **Soil Science and Plant Nutrition**, v. 48, n. 4, p. 615-618, 2002.

GARCIA-PAUSAS, J.; PATERSON, E. Microbial community abundance and structure are determinants of soil organic matter mineralization in the presence of labile carbon. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 43, n. 8, p. 1705-1713, 2011.

GE, Z. et al. Analysis on metabolic functions of stored rice microbial communities by BIOLOG ECO microplates. **Frontiers in microbiology**, v. 9, e1375, 2018.

GMACH, M. R. et al. Soil organic matter dynamics and land-use change on Oxisols in the Cerrado, Brazil. **Geoderma Regional**, v. 14, e00178, 2018.

GOMEZ, E. J.; DELGADO, J. A.; GONZALEZ, J. M. Environmental factors affect the response of microbial extracellular enzyme activity in soils when determined as a function of water availability and temperature. **Ecology and Evolution**, v. 10, n. 18, p. 10105-10115, 2020.

GOMEZ, E., FERRERAS, L., TORESANI, S. Soil bacterial functional diversity as influenced by organic amendment application. **Bioresource Technology**, v. 97, n.13, p. 1484-1489, 2006.

GORLACH-LIRA, K.; COUTINHO, H. D. M. Population dynamics and extracellular enzymes activity of mesophilic and thermophilic bacteria isolated from semi-arid soil of northeastern Brazil. **Brazilian Journal of Microbiology**, v. 38, n. 1, p. 135-141, 2007.

GOROVTSOV, A. et al. Ecological evaluation of polymetallic soil quality: the applicability of culture-dependent methods of bacterial communities studying. **Journal of Soils and Sediments**, v. 19, n. 8, p. 3127-3138, 2019.

GRAHAM, E. B. et al. Microbes as engines of ecosystem function: when does community structure enhance predictions of ecosystem processes?. **Frontiers in microbiology**, v. 7, 2016.

GRECCHI, R. C. et al. Land use and land cover changes in the Brazilian Cerrado: A multidisciplinary approach to assess the impacts of agricultural expansion. **Applied Geography**, v. 55, p. 300-312, 2014.

GREGORUTTI, V. C.; CAVIGLIA, O. P. Impact of crop aerial and root biomass inputs on soil nitrifiers and cellulolytic microorganisms. **Soil and Tillage Research**, v. 191, p. 85-97, 2019.

GRIME, J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **The American Naturalist**, v. 111, n. 982, p. 1169-1194, 1977.

GUERRA, C. A. et al. Tracking, targeting, and conserving soil biodiversity. **Science**, v. 371, n. 6526, p. 239-241, 2021.

GUERRERO-CHAVEZ, A. C. et al. Diesel impacts on functional bacterial groups and collembolans during phytoremediation in a mesocosm system. **Water, Air, & Soil Pollution**, v. 231, n. 10, p. 1-15, 2020.

GUO, X. et al. Effects of land use change on the composition of soil microbial communities in a managed subtropical forest. **Forest Ecology and Management**, v. 373, p. 93-99, 2016.

GUO, Y. et al. Natural revegetation of a semiarid habitat alters taxonomic and functional diversity of soil microbial communities. **Science of the Total Environment**, v. 635, p. 598-606, 2018.

GUO, Z. et al. Correction: Effects of long-term fertilization on soil organic carbon mineralization and microbial community structure. **Plos One**, v. 14, n. 4, p. e0216006, 2019.

GUOYONG, Y. A. N. et al. Long-time precipitation reduction and nitrogen deposition increase alter soil nitrogen dynamic by influencing soil bacterial communities and functional groups. **Pedosphere**, v. 30, n. 3, p. 363-377, 2020.

HAEGEMAN, B. et al. Robust estimation of microbial diversity in theory and in practice. **The ISME Journal**, v. 7, n. 6, p. 1092-1101, 2013.

HAILEGNAW, N. S. et al. Mutual relationships of biochar and soil pH, CEC, and exchangeable base cations in a model laboratory experiment. **Journal of Soils and Sediments**, v. 19, n. 5, p. 2405-2416, 2019.

HAMDALI, H. et al. Isolation and characterization of rock phosphate solubilizing actinobacteria from a Togolese phosphate mine. **African Journal of Biotechnology**, v. 11, n. 2, p. 312-320, 2012.

HAN, L. L. et al. Multiple factors drive the abundance and diversity of the diazotrophic community in typical farmland soils of China. **FEMS Microbiology Ecology**, 95(8), f113, 2019.

HARTMANN, M. et al. Resistance and resilience of the forest soil microbiome to logging-associated compaction. **The ISME Journal**, v. 8, n. 1, p. 226-244, 2014.

HARWANI, D. The great plate count anomaly and the unculturable bacteria. **Microbiology**, v. 2, n. 9, p. 350-1, 2013.

HE, L. et al. Global biogeography of fungal and bacterial biomass carbon in topsoil. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 151, e108024, 2020.

HE, W. et al. Effects of predominant tree species mixing on lignin and cellulose degradation during leaf litter decomposition in the Three Gorges Reservoir, China. **Forests**, v. 10, n. 4, p. 360, 2019.

HEIP, C. H.; HERMAN, P. M.; SOETAERT, K. Indices of diversity and evenness. **Oceanis**, v. 24, n. 4, p. 61-88, 1998.

HEMMAT-JOU, M. H. et al. Analysis of microbial communities in heavy metals-contaminated soils using the metagenomic approach. **Ecotoxicology**, v. 27, n. 9, p. 1281-1291, 2018.

HENDRICKS, C. W., DOYLE, J. D., HUGLEY, B. A new solid medium for enumerating cellulose-utilizing bacteria in soil. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 61, n. 5, p. 2016-2019, 1995.

HENG, G. et al. Mycosphere Essays 4. Mycorrhizal-associated nutrient dynamics in key ecosystems and their response to a changing environment. **Mycosphere**, v. 7, n. 2, p. 190-203, 2016.

- HENNERON, L. et al. Rhizosphere control of soil nitrogen cycling: a key component of plant economic strategies. **New Phytologist**, v. 228, n. 4, p. 1269-1282, 2020.
- HERNÁNDEZ, D. R.; LIZARAZO, L. M. Bacterias heterotrofas y oligotróficas en zonas conservadas e intervenidas del páramo de La Cortadera, Boyacá, Colombia. **Revista UDCA Actualidad & Divulgación Científica**, v. 18, n. 2, p. 475-483, 2015.
- HEROLD, N. et al. Soil property and management effects on grassland microbial communities across a latitudinal gradient in Germany. **Applied soil ecology**, v. 73, p. 41-50, 2014.
- HOLLISTER, E. B. et al. Shifts in microbial community structure along an ecological gradient of hypersaline soils and sediments. **The ISME Journal**, v. 4, n. 6, p. 829-838, 2010.
- HOU, E. et al. Effects of climate on soil phosphorus cycle and availability in natural terrestrial ecosystems. **Global Change Biology**, v. 24, n. 8, p. 3344-3356, 2018.
- HU, L. et al. Root exudate metabolites drive plant-soil feedbacks on growth and defense by shaping the rhizosphere microbiota. **Nature communications**, v. 9, n. 1, p. 1-13, 2018.
- HU, Y. et al. Soil organic carbon and soil structure are driving microbial abundance and community composition across the arid and semi-arid grasslands in northern China. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 77, p. 51-57, 2014.
- HUGOUVIEUX-COTTE-PATTAT, N.; CONDEMINE, G.; SHEVCHIK, V. E. Bacterial pectate lyases, structural and functional diversity. **Environmental Microbiology Reports**, v. 6, n. 5, p. 427-440, 2014.
- HUI, C. et al. Chitin degradation and the temporary response of bacterial chitinolytic communities to chitin amendment in soil under different fertilization regimes. **Science of the Total Environment**, v. 705, e136003, 2020.
- HUI, M. L. Y. et al. The extremophilic actinobacteria: From microbes to medicine. **Antibiotics**, v. 10, n. 6, e682, 2021.
- HUNKE, P. et al. The Brazilian Cerrado: assessment of water and soil degradation in catchments under intensive agricultural use. **Ecohydrology**, v. 8, n. 6, p. 1154-1180, 2015.
- HUTCHINS, D. A. et al. Climate change microbiology—problems and perspectives. **Nature Reviews Microbiology**, v. 17, n. 6, p. 391-396, 2019.
- IBDF - Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal. **Plano de Manejo: Parque Nacional de Sete Cidades**. Brasília, Fundação Brasileira para a Conservação da Natureza. 1979.
- IBE, I. J. et al. Effects of cassava mill effluent on some groups of soil bacteria and soil enzymes. **International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences**, v. 3, n. 10, p. 284-289, 2014.

ICMBIO - Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. 2019. PARNA de Ubajara. 2019. Disponível em:
<http://www.icmbio.gov.br/portal/images/stories/imgs/unidades/conservacao/encarte5_u.pdf>.
Acesso em: 18 jul.2022.

IMRAN, A. et al. Diazotrophs for lowering nitrogen pollution crises: looking deep into the roots. **Frontiers in Microbiology**, v. 12, e637815, 2021.

INMET - Instituto Nacional de Meteorologia. Banco de Dados Meteorológicos para Ensino e Pesquisa - BDMEP. 2018. Disponível em:
<http://www.inmet.gov.br/projetos/rede/pesquisa/form_mapas_c_diario.php>. Acesso em: 18 nov. 2018.

IPECE - Instituto de Pesquisa e Estratégia Econômica do Ceará. 2017. Perfil municipal: Ubajara. Disponível em:
<https://www.ipece.ce.gov.br/wpcontent/uploads/sites/45/2018/09/Ubajara_2017.pdf>. Acesso em: 5 jul. 2022

ISOBE, K. et al. Consequences of microbial diversity in forest nitrogen cycling: diverse ammonifiers and specialized ammonia oxidizers. **The ISME Journal**, v. 14, n. 1, p. 12-25, 2020.

JACOMINE, P. K. T. et al. Levantamento exploratório de solos do estado do Piauí (escala 1: 1000), **Boletim de Pesquisa**, v. 36, n. 18, 1986.

JANSSON, J. K.; HOFMOCKEL, K. S. Soil microbiomes and climate change. **Nature Reviews Microbiology**, v. 18, n. 1, p. 35-46, 2020.

JARAMILLO, P. A. P. et al. Isolation of lipolytic bacteria from Colombian Andean soils: A target for bioprospecting. **Journal of Microbiology, Biotechnology and Food Sciences**, v. 2021, p. 1250-1256, 2017.

JIA, P. et al. Plant diversity enhances the reclamation of degraded lands by stimulating plant–soil feedbacks. **Journal of Applied Ecology**, v. 57, n. 7, p. 1258-1270, 2020.

JIAO, S.; LU, Y. Abundant fungi adapt to broader environmental gradients than rare fungi in agricultural fields. **Global Change Biology**, v. 26, n. 8, p. 4506-4520, 2020.

JOG, R. et al. Mechanism of phosphate solubilization and antifungal activity of *Streptomyces* spp. isolated from wheat roots and rhizosphere and their application in improving plant growth. **Microbiology**, v. 160, n. 4, p. 778-788, 2014.

JONIEC, J. Indicators of microbial activity in the assessment of soil condition subjected to several years of reclamation. **Ecological Indicators**, v. 98, p. 686-693, 2019.

JOSE, P. A.; MAHARSHI, A.; JHA, B. Actinobacteria in natural products research: Progress and prospects. **Microbiological Research**, v. 246, p. 126708, 2021.

- JOUFFRET, V. et al. Increasing the power of interpretation for soil metaproteomics data. **Microbiome**, v. 9, n. 1, p. 1-15, 2021.
- KABAŁA, C.; ŁABAZ, B.. Relationships between soil pH and base saturation—conclusions for Polish and international soil classifications. **Soil Science Annual**, v. 69, n. 4, p. 206-214, 2018.
- KALAYU, G. Phosphate solubilizing microorganisms: promising approach as biofertilizers. **International Journal of Agronomy**, v. 2019, e4917256, 2019.
- KAMAU, J. W. et al. Occurrence of pectinolytic bacteria causing blackleg and soft rot of potato in Kenya. **Journal of Plant Pathology**, v. 101, n. 3, p. 689-694, 2019.
- KANDELER, F., KAMPICHLER, C., HORAK, O. Influence of heavy metals on the functional diversity of soil microbial communities. **Biology and Fertility of Soils**, v. 23, n. 3, p. 299-306, 1996.
- KANG, E. et al. Soil pH and nutrients shape the vertical distribution of microbial communities in an alpine wetland. **Science of the Total Environment**, v. 774, e145780, 2021.
- KANNAN, N. **Laboratory manual in general microbiology**. Palani Paramount Publication, Palani, pp. 67-72, 1996.
- KARLEN, D. L.; DITZLER, C. A.; ANDREWS, S. S. Soil quality: why and how? **Geoderma**, v. 114, n. 3-4, p. 145-156, 2003.
- KARPAGAM, T., NAGALAKSHMI, P. K. Isolation and characterization of phosphate solubilizing microbes from agricultural soil. **International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences**, v. 3, n. 3, p. 601-614, 2014.
- KAUR, R.; KAUR, S. Variation in the phosphate solubilizing bacteria from virgin and the agricultural soils of Punjab. **Current Microbiology**, v. 77, n. 9, p. 2118-2127, 2020.
- KAVITHA, R.; BHUVANESWARI, V. Assessment of polyethylene degradation by biosurfactant producing ligninolytic bacterium. **Biodegradation**, v. 32, n. 5, p. 531-549, 2021.
- KENNEDY, A. C., SMITH, K. L. Soil microbial diversity and the sustainability of agricultural soils. **Plant and Soil**, v. 170, n. 1, p. 75-86, 1996.
- KIM, J. M. et al. Soil pH and electrical conductivity are key edaphic factors shaping bacterial communities of greenhouse soils in Korea. **Journal of Microbiology**, v. 54, n. 12, p. 838-845, 2016.
- KOECHLI, C. et al. Assessing fungal contributions to cellulose degradation in soil by using high-throughput stable isotope probing. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 130, p. 150-158, 2019.
- KOEGEL-KNABNER, I.; RUMPEL, C. Advances in molecular approaches for understanding soil organic matter composition, origin, and turnover: a historical overview. **Advances in Agronomy**, v. 149, p. 1-48, 2018.

KOIRALA, A.; BRÖZEL, V. S. Phylogeny of Nitrogenase Structural and Assembly Components Reveals New Insights into the Origin and Distribution of Nitrogen Fixation across Bacteria and Archaea. **Microorganisms**, v. 9, n. 8, p. 1662, 2021.

KOPITTKE, P. M. et al. Soil and the intensification of agriculture for global food security. **Environment International**, v. 132, e105078, 2019.

KOSMAN, E.; SCHEINER, S. M.; GREGORIUS, H. Severe limitations of the FEve metric of functional evenness and some alternative metrics. **Ecology and Evolution**, v. 11, n. 1, p. 123-132, 2021.

KOUZUMA, A.; KATO, S.; WATANABE, K. Microbial interspecies interactions: recent findings in syntrophic consortia. **Frontiers in Microbiology**, v. 6, n. 477, 2015.

KRAMER, J.; ÖZKAYA, Ö.; KÜMMERLI, R. Bacterial siderophores in community and host interactions. **Nature Reviews Microbiology**, v. 18, n. 3, p. 152-163, 2020.

KRAUSE, S. et al. Trait-based approaches for understanding microbial biodiversity and ecosystem functioning. **Frontiers in Microbiology**, v. 5, 2014.

KUYPERS, M. M.; MARCHANT, H. K.; KARTAL, B. The microbial nitrogen-cycling network. **Nature Reviews Microbiology**, v. 16, n. 5, p. 263-276, 2018.

LACOMBE-HARVEY, M.; BRZEZINSKI, R. BEAULIEU, C. Chitinolytic functions in actinobacteria: ecology, enzymes, and evolution. **Applied Microbiology and Biotechnology**, v. 102, n. 17, p. 7219-7230, 2018.

LAMBERS, H. Phosphorus acquisition and utilization in plants. **Annual Review of Plant Biology**, v. 73, p. 11-126, 2022.

LANGE, M. et al. Biotic and abiotic properties mediating plant diversity effects on soil microbial communities in an experimental grassland. **PloSone**, v. 9, n. 5, e96182, 2014.

LAURETO, L. M. O., CIANCIARUSO, M. V., SAMIA, D. S. M. Functional diversity: an overview of its history and applicability. **Natureza & Conservação**, v. 13, n. 2, p. 112-116, 2015.

LAW, J. W. F. et al. The rising of “modern actinobacteria” era. **Progress In Microbes & Molecular Biology**, v. 3, n. 1, e0000064, 2020.

LEFF, J. W. et al. Consistent responses of soil microbial communities to elevated nutrient inputs in grasslands across the globe. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 35, p. 10967-10972, 2015.

LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. Complex ecological data sets. Em: **Developments in environmental modelling**. Elsevier, p. 1-57, 2012.

- LEMANOWICZ, J. Dynamics of phosphorus content and the activity of phosphatase in forest soil in the sustained nitrogen compounds emissions zone. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 25, n. 33, p. 33773-33782, 2018.
- LEMOS, J. R.; MEGURO, M. Estudo fitossociológico de uma área de Caatinga na Estação Ecológica (ESEC) de Aiuaba, Ceará, Brasil. **Biotemas**, v. 28, n. 2, p. 39–50, 2015.
- LEWIN, G. R. et al. (2016). Evolution and ecology of Actinobacteria and their bioenergy applications. **Annual Review of Microbiology**, v. 70, n. 235, 2016.
- LI, L. J. et al. Soil microbial biomass size and soil carbon influence the priming effect from carbon inputs depending on nitrogen availability. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 119, p. 41-49, 2018.
- LIANG, S., GROSSMAN, J., SHI, W. Soil microbial responses to winter legume cover crop management during organic transition. **European Journal of Soil Biology**, v. 65, p. 15-22, 2014.
- LIU, X. et al. Changes in soil labile and recalcitrant carbon pools after land-use change in a semi-arid agro-pastoral ecotone in Central Asia. **Ecological Indicators**, v. 110, e105925, 2020.
- LLADÓ, S.; LÓPEZ-MONDÉJAR, R.; BALDRIAN, P. Drivers of microbial community structure in forest soils. **Applied Microbiology and Biotechnology**, v. 102, n. 10, p. 4331-4338, 2018.
- LOCEY, K. J.; LENNON, J. T. Scaling laws predict global microbial diversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 113, n. 21, p. 5970-5975, 2016.
- LÓPEZ-MONDÉJAR, R. et al. Cellulose and hemicellulose decomposition by forest soil bacteria proceeds by the action of structurally variable enzymatic systems. **Scientific Reports**, v. 6, 25279, 2016.
- LOUCA, S. et al. Function and functional redundancy in microbial systems. **Nature Ecology & Evolution**, v. 2, n. 6, p. 936-943, 2018.
- LUCAS, J. M.; MCBRIDE, S. G.; STRICKLAND, M. S. Trophic level mediates soil microbial community composition and function. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 143, p. 107756, 2020.
- LUETZENBURG, G. et al. Climate and land use change effects on soil erosion in two small agricultural catchment systems Fugnitz–Austria, Can Revull–Spain. **Science of the Total Environment**, v. 704, p. 135389, 2020.
- LUO, L.; MENG, H.; GU, J. Microbial extracellular enzymes in biogeochemical cycling of ecosystems. **Journal of Environmental Management**, v. 197, p. 539-549, 2017.
- MA, Y.; DIAS, M. C.; FREITAS, H. Drought and salinity stress responses and microbe-induced tolerance in plants. **Frontiers in Plant Science**, v. 11, p. 591911, 2020.

MACARTHUR, R. H., WILSON, E. O. **The theory of island biogeography**. Princeton, NJ, 1967.

MAGURRAN, A. E. Diversity indices and species abundance models. Em: **Ecological diversity and its measurement**. Springer, Dordrecht, p. 2-45, 1988.

MAIKHURI, R. K.; RAO, K. S. Soil quality and soil health: A review. **International Journal of Ecology and Environmental Sciences**, v. 38, n. 1, p. 19-37, 2012.

MALIK, M. S. et al. Biological control of fungal pathogens of tomato (*Lycopersicon esculentum*) by chitinolytic bacterial strains. **Journal of Basic Microbiology**, v. 62, n. 1, p. 48-62, 2022.

MALONEY, P. E.; VAN BRUGGEN, A. H. C.; HU, S. Bacterial community structure in relation to the carbon environments in lettuce and tomato rhizospheres and in bulk soil. **Microbial Ecology**, v. 34, n. 2, p. 109-117, 1997.

MANTOVANI, W. et al. conservação da Biodiversidade no Domínio da Caatinga. Em: **Pesquisas em Unidades de Conservação no Domínio da Caatinga, Subsídios à Gestão**. Edições UFC, Fortaleza, p. 81-124, 2017.

MARINARI, S. et al. Soil development and microbial functional diversity: proposal for a methodological approach. **Geoderma**, v. 192, p. 437-445, 2013.

MARON, P. A. et al. High microbial diversity promotes soil ecosystem functioning. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 84, n. 9, e02738-17, 2018.

MARON, P. A. et al. Metaproteomics: a new approach for studying functional microbial ecology. **Microbial Ecology**, v. 53, n. 3, p. 486-493, 2007.

MARQUES, A., et al. Increasing impacts of land use on biodiversity and carbon sequestration driven by population and economic growth. **Nature Ecology & Evolution**, v. 3, n. 4, p. 628-637, 2019.

MARTIN, M. F.; OKPO, E. A.; ANDY, I. E. Microbial amylases: A review. **World News of Natural Sciences**, v. 22, 2019.

MARTINY, A. C. High proportions of bacteria are culturable across major biomes. **The ISME Journal**, v. 13, n. 8, p. 2125-2128, 2019.

MATSUMOTO, L. S. et al. Interactions among functional groups in the cycling of, carbon, nitrogen and phosphorus in the rhizosphere of three successional species of tropical woody trees. **Applied Soil Ecology**, v. 28, n. 1, p. 57-65, 2005.

MATUOKA, M. A. et al. Effects of anthropogenic disturbances on bird functional diversity: A global meta-analysis. **Ecological Indicators**, v. 116, e106471, 2020.

MCFEETERS, R. F.; HANKIN, L.; LACY, G. H. Pectinolytic and pectolytic microorganisms. Em: **Compendium of methods for the microbiological examination of foods**. 4th ed. Washington, DC: American Public Health Association, p. 195-199, 2001.

MENDES, J.M.; SANTOS, F.A. Diagnóstico do meio natural em unidades de conservação: o caso do parque nacional de Sete Cidades (Piauí). **Revista CC&T/UECE do Centro de Ciência e Tecnologia da Universidade Estadual do Ceará**. v. 1, n.3, p. 78-89, 2019

MENG, C. et al. Global meta-analysis on the responses of soil extracellular enzyme activities to warming. **Science of the Total Environment**, v. 705, e135992, 2020.

MENSHAWY, M. N. et al. Isolation and molecular identification of cellulose/hemicellulose degrading bacteria from agricultural compost and determination of their hydrolytic potential. **South African Journal of Botany**, v. 149, p. 617-621, 2022.

MIRZA, B. S. et al. Response of free-living nitrogen-fixing microorganisms to land use change in the Amazon rainforest. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 80, n. 1, p. 281-288, 2014.

MMA - MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE, Catálogo de imagens de satélite RapidEye do Ministério do Meio Ambiente, Geo Catálogo M. M. A. 2018. Disponível em: <http://geocatalogo.mma.gov.br/> (acesso em 1 nov. 2018).

MMA - MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE, Catálogo de imagens de satélite do Ministério do Meio Ambiente, Geo Catálogo M. M. A. 2020. Disponível em: <http://geocatalogo.mma.gov.br/> (acesso em 5 fev. 2021).

MOHAMMADIPANAH, F., WINK, J. Actinobacteria from arid and desert habitats: diversity and biological activity. **Frontiers in microbiology**, v. 6, 1541, 2016.

MORADI, M. et al. Screening and isolation of powerful amylolytic bacterial strains. **International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences**, v. 3, n. 2, p. 758-768, 2014.

MORAES, M. C. P.; MELLO, K.; TOPPA, R. H. Protected areas and agricultural expansion: Biodiversity conservation versus economic growth in the Southeast of Brazil. **Journal of Environmental Management**, v. 188, p. 73-84, 2017.

MORRIS, B. E. et al. Microbial syntrophy: interaction for the common good. **FEMS microbiology reviews**, v. 37, n. 3, p. 384-406, 2013.

MOSCATELLI, M. C. et al. Assessment of soil microbial functional diversity: land use and soil properties affect CLPP-MicroResp and enzymes responses. **Pedobiologia**, v. 66, p. 36-42, 2018.

MUÑOZ-ROJAS, M. et al. Soil quality indicators to assess functionality of restored soils in degraded semiarid ecosystems. **Restoration Ecology**, v. 24, n. S2, 2016.

MUÑOZ-ROJAS, M. Soil quality indicators: critical tools in ecosystem restoration. **Current Opinion in Environmental Science & Health**, v. 5, p. 47-52, 2018.

NABIOLLAHI, K. et al. Assessing the effects of slope gradient and land use change on soil quality degradation through digital mapping of soil quality indices and soil loss rate. **Geoderma**, v. 318, p. 16-28, 2018.

NACKE, H. et al. Land use type significantly affects microbial gene transcription in soil. **Microbial Ecology**, v. 67, n. 4, p. 919-930, 2014.

NAIK, K. et al. Plant growth promoting microbes: Potential link to sustainable agriculture and environment. **Biocatalysis and Agricultural Biotechnology**, v. 21, p. 101326, 2019.

NAIR, A. et al. Effect of soil quality on xylanase activity of xylanolytic bacteria. **International Journal of Environmental Sciences**, v. 5, n. 4, p. 203-210, 2016.

NAIR, A., NGOUAJIO, M. Soil microbial biomass, functional microbial diversity, and nematode community structure as affected by cover crops and compost in an organic vegetable production system. **Applied Soil Ecology**, v. 58, p. 45-55, 2012.

NANNIPIERI, P. et al. Recommendations for soil microbiome analyses. **Biology and Fertility of Soils**, v. 55, n. 8, p. 765-766, 2019.

NAYAK, S. K. et al. Chitinase producing soil bacteria: prospects and applications. Em: **Frontiers in soil and Environmental Microbiology**. CRC Press, p. 289-298, 2020.

NAYLOR, D. et al. Soil microbiomes under climate change and implications for carbon cycling. **Annual Review of Environment and Resources**, v. 45, n 1, p. 29-59, 2020.

NÈBLE, S. et al. Dynamics of phosphatase activities in a cork oak litter (*Quercus suber* L.) following sewage sludge application. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 39, n. 11, p. 2735-2742, 2007.

NEINA, D. The role of soil pH in plant nutrition and soil remediation. **Applied and Environmental Soil Science**, v. 2019, e5794869, 2019.

NENDEL, C.; HU, Y.; LAKES, T. Land-use change and land degradation on the Mongolian Plateau from 1975 to 2015—A case study from Xilingol, China. **Land Degradation & Development**, v. 29, n. 6, p. 1595-1606, 2018.

NEWBOLD, T. Future effects of climate and land-use change on terrestrial vertebrate community diversity under different scenarios. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 285, n. 1881, p. 20180792, 2018.

NIE, Y. et al. Ammonium nitrogen content is a dominant predictor of bacterial community composition in an acidic forest soil with exogenous nitrogen enrichment. **Science of the Total Environment**, v. 624, p. 407-415, 2018.

NIJS, E. A. et al. Soil microbial moisture dependences and responses to drying–rewetting: the legacy of 18 years drought. **Global Change Biology**, v. 25, n. 3, p. 1005-1015, 2019.

NIMISHA, P.; MOKSHA, S.; GANGWANE, A. K. Amylase activity of starch degrading bacteria isolated from soil. **International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences**, v. 8, n. 4, 2019.

NORBY, R. J.; IVERSEN, C. M. Nitrogen uptake, distribution, turnover, and efficiency of use in a CO₂-enriched sweetgum forest. **Ecology**, v. 87, n. 1, p. 5-14, 2006.

NORTCLIFF, S. Standardization of soil quality attributes. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 88, n. 2, p. 161-168, 2002.

NOTTINGHAM, A. T. et al. Nutrient limitations to bacterial and fungal growth during cellulose decomposition in tropical forest soils. **Biology and Fertility of Soils**, v. 54, n. 2, p. 219-228, 2018.

NOUIOUI, I. et al. Genome-based taxonomic classification of the phylum Actinobacteria. **Frontiers in Microbiology**, p. 2007, 2018.

OSZUST, K.; FRĄC, M. First report on the microbial communities of the wild and planted raspberry rhizosphere—A statement on the taxa, processes and a new indicator of functional diversity. **Ecological Indicators**, v. 121, p. 107117, 2021.

OYEDEJI, O. et al. Isolation and screening of xylanolytic fungi from soil of botanical garden: xylanase production from *Aspergillus flavus* and *Trichoderma viride*. **Journal of Microbiological Research**, v. 8, n. 1, p. 9-18, 2018.

PAHARI, A. et al. Bacterial siderophore as a plant growth promoter. Em: **Microbial biotechnology** Springer, Singapore, p. 163-180, 2018.

PARK, M. et al. Isolation and characterization of diazotrophic growth promoting bacteria from rhizosphere of agricultural crops of Korea. **Microbiological Research**, v. 160, n. 2, p. 127-133, 2005.

PARKER, C. A. Non-symbiotic nitrogen-fixing bacteria in soil. **Journal of Soil Science**, v. 8, p. 48–59, 1957.

PASCAULT, N. et al. Stimulation of different functional groups of bacteria by various plant residues as a driver of soil priming effect. **Ecosystems**, v. 16, n. 5, p. 810-822, 2013.

PASTORE, G.; KERNCHEN, S.; SPOHN, M. Microbial solubilization of silicon and phosphorus from bedrock in relation to abundance of phosphorus-solubilizing bacteria in temperate forest soils. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 151, p. 108050, 2020.

PATRA, A. K. et al. Effects of grazing on microbial functional groups involved in soil N dynamics. **Ecological Monographs**, v. 75, n. 1, p. 65-80, 2005.

- PAUL, R. et al. Phosphorus dynamics and solubilizing microorganisms in acid soils under different land uses of Lesser Himalayas of India. **Agroforestry Systems**, v. 92, n. 2, p. 449-461, 2018.
- PAULA, F. S. et al. Land use change alters functional gene diversity, composition and abundance in Amazon forest soil microbial communities. **Molecular Ecology**, v. 23, p. 2988–2999, 2014.
- PENN, C. J.; CAMBERATO, J. J. A critical review on soil chemical processes that control how soil pH affects phosphorus availability to plants. **Agriculture**, v. 9, n. 6, p. 120, 2019.
- PEREIRA, P. et al. Soil ecosystem services, sustainability, valuation and management. **Current Opinion in Environmental Science & Health**, v. 5, p. 7-13, 2018.
- PIKOVSKAYA, R. I. Mobilization of phosphorus in soil connection with the vital activity of some microbial species. **Mikrobiologiya**, v. 17, p. 362-370, 1948.
- PINHEIRO, L. F. et al. Diversidade de lianas e trepadeiras do Parque Nacional de Ubajara, Ceará, Brasil. **Revista Brasileira de Geografia Física**, v.13, n. 4, p. 1675-1687, 2020.
- POWELL, J. R., WELSH, A., HALLIN, S. Microbial functional diversity enhances predictive models linking environmental parameters to ecosystem properties. **Ecology**, v. 96, n. 7, p. 1985-1993, 2015.
- POWERS, R. P.; JETZ, W. Global habitat loss and extinction risk of terrestrial vertebrates under future land-use-change scenarios. **Nature Climate Change**, v. 9, n. 4, p. 323-329, 2019.
- PRAMANIK, P., KIM, P. J. Evaluating changes in cellulolytic bacterial population to explain methane emissions from air-dried and composted manure treated rice paddy soils. **Science of the Total Environment**, v. 470, p. 1307-1312, 2014.
- PRĂVĂLIE, R. Exploring the multiple land degradation pathways across the planet. **Earth-Science Reviews**, v. 220, p. 103689, 2021.
- PREECE, C.; PEÑUELAS, J. A return to the wild: root exudates and food security. **Trends in Plant Science**, v. 25, n. 1, p. 14-21, 2020.
- PRIETZEL, J. et al. Half a century of Scots pine forest ecosystem monitoring reveals long-term effects of atmospheric deposition and climate change. **Global Change Biology**, v. 26, n. 10, p. 5796-5815, 2020.
- PROCÓPIO, L.; BARRETO, C. The soil microbiomes of the Brazilian Cerrado. **Journal of Soils and Sediments**, v. 21, n. 6, p. 2327-2342, 2021.
- QI, D. et al. Soil pH is the primary factor correlating with soil microbiome in karst rocky desertification regions in the Wushan County, Chongqing, China. **Frontiers in Microbiology**, v. 9, e1027, 2018b.

- QI, Y. et al. Response of soil physical, chemical and microbial biomass properties to land use changes in fixed desertified land. **Catena**, v. 160, p. 339-344, 2018a.
- QIAN, H. et al. Effects of soil residual plastic film on soil microbial community structure and fertility. **Water, Air, & Soil Pollution**, v. 229, n. 8, p. 1-11, 2018.
- QIN, S. et al. Actinobacteria in special and extreme habitats: diversity, function roles and environmental adaptations. **Frontiers in Microbiology**, v. 10, p. 944, 2019.
- QING, W. A. N. G et al. Research progress on the effect of soil fumigation on soil nitrogen cycles and functional microorganisms. **Chinese Journal of Pesticide Science**, v. 23, n. 6, p. 1063-1072, 2021.
- QUADROS, P. D. et al. Coal mining practices reduce the microbial biomass, richness and diversity of soil. **Applied Soil Ecology**, v. 98, p. 195-203, 2016.
- QUEIROZ, T. **Economia piauiense da pecuária ao extrativismo**. Editora Gráfica da UFPI, 2006.
- RAM, L., KAUR, K., SHARMA, S. Screening isolation and characterization of cellulase producing microorganisms from soil. **International Journal of Pharmaceutical Science Invention**, v. 3, n. 3, p. 12-18, 2014.
- RAMAKRISHNAN, S. et al. Silvopastoral system for resilience of key soil health indicators in semi-arid environment. **Archives of Agronomy and Soil Science**, v. 67, n. 13, p. 1834-1847, 2021.
- RAMESH, T. et al. Soil organic carbon dynamics: Impact of land use changes and management practices: A review. **Advances in Agronomy**, v. 156, p. 1-107, 2019.
- RAMETTE, A. Multivariate analyses in microbial ecology. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 62, n. 2, p. 142-160, 2007.
- RAMIN, K. I.; ALLISON, S. D. Bacterial tradeoffs in growth rate and extracellular enzymes. **Frontiers in Microbiology**, v. 10, p. 2956, 2019.
- RAMOS, K. A. **Impacto das alterações de usos do solo na diversidade funcional bacteriana**. 2021. 60 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) - Centro de Ciências, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2021.
- RAMPELOTTO, P. H. et al. Changes in diversity, abundance, and structure of soil bacterial communities in Brazilian Savanna under different land use systems. **Microbial Ecology**, v. 66, n. 3, p. 593-607, 2013.
- RATZKE, C.; GORE, J. Modifying and reacting to the environmental pH can drive bacterial interactions. **PLoS Biology**, v. 16, n. 3, p. e2004248, 2018.

RAVEN, J. A. Interactions between nitrogen and phosphorus metabolism. **Annual Plant Reviews online**, p. 187-214, 2018.

RAWAT, P. et al. Phosphate-solubilizing microorganisms: mechanism and their role in phosphate solubilization and uptake. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, v. 21, n. 1, p. 49-68, 2021.

REN, C. et al. Responses of soil total microbial biomass and community compositions to rainfall reductions. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 116, p. 4-10, 2018.

RESHMY, R. et al. Microbial valorization of lignin: Prospects and challenges. **Bioresource Technology**, v. 344, e126240, 2022.

RICOTTA, C. On parametric evenness measures. **Journal of Theoretical Biology**, v. 222, n. 2, p. 189-197, 2003.

RODRIGUES, G. R. et al. Unraveling the xylanolytic potential of *Acidobacteria* bacterium AB60 from Cerrado soils. **FEMS Microbiology Letters**, v. 367, n. 18, 2020.

RODRÍGUEZ-ECHEVERRY, J, et al. Impact of land-use change on biodiversity and ecosystem services in the Chilean temperate forests. **Landscape Ecology**, v. 33, n. 3, p. 439-453, 2018.

ROLFE, S. A.; GRIFFITHS, J.; TON, J. Crying out for help with root exudates: adaptive mechanisms by which stressed plants assemble health-promoting soil microbiomes. **Current Opinion in Microbiology**, v. 49, p. 73-82, 2019.

ROMEU, E. et al. Atividade lipolítica in vitro de actinobactérias em gradiente de pH, salinidade e temperatura. **Enciclopédia Biosfera**, v. 18, n. 38, p. 114-126, 2021.

RONQUIM, C. C. **Conceitos de fertilidade do solo e manejo adequado para as regiões tropicais**. Campinas, SP: Embrapa Monitoramento por Satélite, 26 p. 2010.

SAH, S.; SINGH, R. Siderophore: Structural and functional characterization—A comprehensive review. **Agriculture (Pol'nohospodárstvo)**, v. 61, n. 3, p. 97-114, 2015.

SAHU, A. K. et al. Isolation and characterization of lipolytic bacteria from oil contaminated soil from petrol bunk at southeast Bangalore. **Asian Journal of Pharmaceutical Research and Development**, v. 7, n. 2, p. 30-34, 2019.

SALAM, N. et al. Update on the classification of higher ranks in the phylum Actinobacteria. **International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology**, v. 70, n. 2, p. 1331-1355, 2020.

SALEEM, M.; HU, J.; JOUSSET, A. More than the sum of its parts: microbiome biodiversity as a driver of plant growth and soil health. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 50, p. 145-168, 2019.

- SALWAN, R.; SHARMA, V. Molecular and biotechnological aspects of secondary metabolites in actinobacteria. **Microbiological Research**, v. 231, p. 126374, 2020.
- SÁNCHEZ-MORENO, S. et al. Abundance, diversity and connectance of soil food web channels along environmental gradients in an agricultural landscape. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 43, n. 12, p. 2374-2383, 2011.
- SANO, E. E. et al. Cerrado ecoregions: A spatial framework to assess and prioritize Brazilian savanna environmental diversity for conservation. **Journal of Environmental Management**, v. 232, p. 818-828, 2019.
- SANTI, C., BOGUSZ, D., FRANCHE, C. Biological nitrogen fixation in non-legume plants. **Annals of botany**, v. 111, n. 5, p. 743-767, 2013.
- SANTINONI, I. et al. Effect of transgenic soybean on functional groups of microorganisms in the rhizosphere in soil microcosm. **Agronomy Science and Biotechnology**, v. 5, n. 1, p.11-11, 2019.
- SANTOS, F. L. A.; NASCIMENTO, F. R. Geomorfologia como critério para identificação de classes de solos e unidades fitogeográficas no Planalto da Ibiapaba - noroeste do Ceará. **Revista da Casa da Geografia de Sobral (RCGS)**, v. 21, n. 2, p. 136-155, 2019.
- SANTOYO, G. et al. The role of abiotic factors modulating the plant-microbe-soil interactions: toward sustainable agriculture. A review. **Spanish Journal of Agricultural Research**, v. 15, n. 1, p. 1-15, 2017.
- SAPKOTA, T. B. et al. Fifteen years of no till increase soil organic matter, microbial biomass and arthropod diversity in cover crop-based arable cropping systems. **Agronomy for Sustainable Development**, v. 32, n. 4, p. 853-863, 2012.
- SCHENK, H. J. Root competition: beyond resource depletion. **Journal of Ecology**, v. 94, n. 4, p. 725-739, 2006.
- SCHIMEL, J. P., SCHAEFFER, S. M. Microbial control over carbon cycling in soil. **Frontiers in Microbiology**. v. 3, n. 348, 2012.
- SCHINK, B. Synergistic interactions in the microbial world. **Antonie Van Leeuwenhoek**, v. 81, p. 257-261, 2002.
- SCHRIJVER, A. et al. Tree species traits cause divergence in soil acidification during four decades of postagricultural forest development. **Global Change Biology**, v. 18, n. 3, p. 1127-1140, 2012.
- SENGUPTA, A. et al. Efficacies of freshly isolated phosphate solubilising bacteria (PSB) on growth promotion in groundnut (*Arachis hypogaea* L.) upon commonly used PSB biofertilizers in eastern India. **Legume Research-An International Journal**, v. 43, n. 5, p. 658-664, 2020.

SERNA-CHAVEZ, H. M.; FIERER, N.; VAN BODEGOM, P. M. Global drivers and patterns of microbial abundance in soil. **Global Ecology and Biogeography**, v. 22, n. 10, p. 1162-1172, 2013.

SHADE, A. et al. Fundamentals of microbial community resistance and resilience. **Frontiers in Microbiology**, v. 3, n. 417, 2012.

SHAHRAJABIAN, M. H. et al. Sustainable agriculture systems in vegetable production using chitin and chitosan as plant biostimulants. **Biomolecules**, v. 11, n. 6, p. 819, 2021.

SHARMA, S., KUMAR, V., TRIPATHI, R. B. Isolation of phosphate solubilizing microorganism (PSMs) from soil. **Journal of microbiology and Biotechnology Research**, v. 1, n. 2, p. 90-95, 2017.

SHEN, W. et al. Land use intensification affects soil microbial populations, functional diversity and related suppressiveness of cucumber *Fusarium* wilt in China's Yangtze River Delta. **Plant and Soil**, v. 306, n. 1, p. 117-127, 2008.

SHRESTHA, S. et al. Screening and Molecular Identification of Novel Pectinolytic Bacteria from Forest Soil. **Fermentation**, v. 7, n. 1, p. 40, 2021.

SILABAN, S.; MARIKA, D. B.; SIMORANGKIR, M. Isolation and characterization of

SILVA, J. M. et al. Microbiological Attributes of a Cohesive Yellow Latosol Under Different Land Use Systems. **Journal of Agricultural Studies**, v. 8, n. 4, p. 696-711, 2020.

SILVA, M. S. et al. Brazilian Cerrado soil actinobacteria ecology. **BioMed Research International**, v. 2013, 2013.

SILVEIRA, A. P. et al. Flora and annual distribution of flowers and fruits in the Ubajara National Park, Ceará, Brazil. **Floresta e Ambiente**, v. 27, 2020.

SIMS, J. T.; CUNNINGHAM, S. D.; SUMNER, M. E. Assessing soil quality for environmental purposes: roles and challenges for soil scientists. **Journal of Environmental Quality**, v. 26, n. 1, p. 20-25, 1997.

SINGH, B. K. et al. Impact of biotic and abiotic interaction on soil microbial communities and functions: A field study. **Applied Soil Ecology**, v. 41, n. 3, p. 239-248, 2009.

SINGH, B. K. et al. Loss of microbial diversity in soils is coincident with reductions in some specialized functions. **Environmental Microbiology**, v. 16, p. 2408–2420, 2014.

SOARES, F. L. et al. Cellulolytic bacteria from soils in harsh environments. **World Journal of Microbiology and Biotechnology**, v. 28, n. 5, p. 2195-2203, 2012.

SOARES-FILHO, B. et al. Cracking Brazil's forest code. **Science**, v. 344, n. 6182, p. 363-364, 2014.

- SOFO, A.; RICCIUTI, P. A standardized method for estimating the functional diversity of soil bacterial community by Biolog® EcoPlates™ assay—The case study of a sustainable olive orchard. **Applied Sciences**, v. 9, n. 19, p. 4035, 2019.
- SOKOL, N. W. et al. Life and death in the soil microbiome: How ecological processes influence biogeochemistry. **Nature Reviews Microbiology**, v. 20, p. 415–430, 2022.
- SOLEIMANI, A. et al. Influence of land use and land cover change on soil organic carbon and microbial activity in the forests of northern Iran. **Catena**, v. 177, p. 227-237, 2019.
- SOUMARE, A. et al. Exploiting biological nitrogen fixation: a route towards a sustainable agriculture. **Plants**, v. 9, n. 8, p. 1011, 2020.
- STACHOWICZ, J. J. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities: positive interactions play a critical, but underappreciated, role in ecological communities by reducing physical or biotic stresses in existing habitats and by creating new habitats on which many species depend. **Bioscience**, v. 51, n. 3, p. 235-246, 2001.
- STEVENSON, A., HALLSWORTH, J. E. Water and temperature relations of soil Actinobacteria. **Environmental microbiology reports**, v. 6, n. 6, p. 744-755, 2014.
- STOMEIO, F. et al. Abiotic factors influence microbial diversity in permanently cold soil horizons of a maritime-associated Antarctic Dry Valley. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 82, n. 2, p. 326-340, 2012.
- SUCHITHRA, M. S.; PAI, M. L. Improving the prediction accuracy of soil nutrient classification by optimizing extreme learning machine parameters. **Information Processing in Agriculture**, v. 7, n. 1, p. 72-82, 2020.
- SUMARSIH, S. et al. Characterization and Lipase Production of *Micrococcus sp.* L69 Isolated from Palm Oil-contaminated Soil. **Asian Journal of Water, Environment and Pollution**, v. 17, n. 3, p. 77-80, 2020.
- SUN, T. et al. Soil properties rather than climate and ecosystem type control the vertical variations of soil organic carbon, microbial carbon, and microbial quotient. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 148, e107905, 2020.
- SUN, W.; SHAHRAJABIAN, M. H.; CHENG, Q. Nitrogen fixation and diazotrophs—a review. **Romanian Biotechnology Letters**, v. 26, n. 4, p. 2834-2845, 2021.
- SZOBOSZLAY, M. et al. Impact of land-use change and soil organic carbon quality on microbial diversity in soils across Europe. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 93, n. 12, p. fix146, 2017.
- TAMBURINI, G. et al. Agricultural diversification promotes multiple ecosystem services without compromising yield. **Science advances**, v. 6, n. 45, e1715, 2020.

- TANG, A. et al. Potential PGPR properties of cellulolytic, nitrogen-fixing, phosphate-solubilizing bacteria in rehabilitated tropical forest soil. **Microorganisms**, v. 8, n. 3, p. 442, 2020b.
- TANG, M. et al. Elevational is the main factor controlling the soil microbial community structure in alpine tundra of the Changbai Mountain. **Scientific Reports**, v. 10, n. 1, p. 1-15, 2020a.
- TEIXEIRA, P. C. et al. **Manual de métodos de análise de solo**. Rio de Janeiro, v. 4, 2017
- THAPA, S. et al. Microbial cellulolytic enzymes: diversity and biotechnology with reference to lignocellulosic biomass degradation. **Reviews in Environmental Science and Bio/Technology**, v. 19, n. 3, p. 621-648, 2020.
- THEVENOT, M.; DIGNAC, M.; RUMPEL, C. Fate of lignins in soils: a review. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 42, n. 8, p. 1200-1211, 2010.
- THIRUPPATHI, K. et al. Evaluation of textile dye degrading potential of ligninolytic bacterial consortia. **Environmental Challenges**, v. 4, e100078, 2021.
- THOMSON, B. C. et al. Soil conditions and land use intensification effects on soil microbial communities across a range of European field sites. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 88, p. 403-413, 2015.
- TISCHLER, D.; VAN BERKEL, W. J. H.; FRAAIJE, M. W. Actinobacteria, a source of biocatalytic tools. **Frontiers in Microbiology**, v. 10, p. 800, 2019.
- TIWARI, S. et al. Land use change: A key ecological disturbance declines soil microbial biomass in dry tropical uplands. **Journal of Environmental Management**, v. 242, p. 1-10, 2019.
- TORSVIK, V., ØVREÅS, L. Microbial diversity and function in soil: from genes to ecosystems. **Current Opinion in Microbiology**, v. 5, n. 3, p. 240-245, 2002.
- TUMANE, P. M. et al. Production of pectinase enzyme by pectinolytic bacteria isolated from fruit waste dumping soil samples. **International Journal of Research and Analytical Reviews**, v. 5, n. 3, p. 826-835, 2018.
- VAN BERGEIJK, D. A. et al. Ecology and genomics of Actinobacteria: new concepts for natural product discovery. **Nature Reviews Microbiology**, v. 18, n. 10, p. 546-558, 2020.
- VAN LEEUWEN, J. P. et al. Modeling of soil functions for assessing soil quality: Soil biodiversity and habitat provisioning. **Frontiers in Environmental Science**, v. 7, p. 113, 2019.
- VELDKAMP, E. et al. Deforestation and reforestation impacts on soils in the tropics. **Nature Reviews Earth & Environment**, v. 1, n. 11, p. 590-605, 2020.
- VENTER, O. et al. Sixteen years of change in the global terrestrial human footprint and implications for biodiversity conservation. **Nature Communications**, v. 7, n. 1, p. 1-11, 2016.

- VERMA, D.; KUMAR, R.; SATYANARAYANA, T. Diversity in xylan-degrading prokaryotes and xylanolytic enzymes and their bioprospects. Em: **Microbial diversity in ecosystem sustainability and biotechnological applications**. Springer, Singapore, p. 325-373, 2019.
- VIVES-PERIS, V. et al. Root exudates: from plant to rhizosphere and beyond. **Plant Cell Reports**, v. 39, n. 1, p. 3-17, 2020.
- VRIES, F. T. et al. Abiotic drivers and plant traits explain landscape-scale patterns in soil microbial communities. **Ecology letters**, v. 15, n. 11, p. 1230-1239, 2012.
- WAGG, C. et al. Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 111, n. 14, p. 5266-5270, 2014.
- WANG, C. et al. Land-use change has a greater effect on soil diazotrophic community structure than the plant rhizosphere in acidic ferralsols in southern China. **Plant and Soil**, v. 462, n. 1, p. 445-458, 2021b.
- WANG, C. Y. et al. Soil pH is the primary factor driving the distribution and function of microorganisms in farmland soils in northeastern China. **Annals of Microbiology**, v. 69, n. 13, p. 1461-1473, 2019.
- WANG, H. et al. Pathogen biocontrol using plant growth-promoting bacteria (PGPR): Role of bacterial diversity. **Microorganisms**, v. 9, n. 9, p. 1988, 2021a.
- WANG, Q. et al. Effects of nitrogen and phosphorus inputs on soil bacterial abundance, diversity, and community composition in Chinese fir plantations. **Frontiers in Microbiology**, v. 9, e1543, 2018b.
- WANG, S. et al. Higher precipitation strengthens the microbial interactions in semi-arid grassland soils. **Global Ecology and Biogeography**, v. 27, n. 5, p. 570-580, 2018a.
- WANG, W.; LIANG, C. Enhancing the compost maturation of swine manure and rice straw by applying bioaugmentation. **Scientific Reports**, v. 11, n. 1, p. 1-11, 2021.
- WANG, X. B. et al. A Drying-Rewetting Cycle Imposes More Important Shifts on Soil Microbial Communities than Does Reduced Precipitation. **Msystems**, v. 7, n. 4, e00247, 2022.
- WANG, Y. et al. The diversity of microbial community and function varied in response to different agricultural residues composting. **Science of the Total Environment**, v. 715, e136983, 2020.
- WANI, F. S. et al. Assessment of soil microbial status under different land use systems in North Western Zone of Kashmir. **International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences**, v. 7, n. 8, p. 266, 2018.

- WEIHRAUCH, C.; WEBER, C. J. Phosphorus enrichment in floodplain subsoils as a potential source of freshwater eutrophication. **Science of the Total Environment**, v. 747, p. 141213, 2020.
- WESSÉN, E.; HALLIN, S. Abundance of archaeal and bacterial ammonia oxidizers—possible bioindicator for soil monitoring. **Ecological Indicators**, v. 11, n. 6, p. 1696-1698, 2011.
- WILHELM, R. C. et al. Bacterial contributions to delignification and lignocellulose degradation in forest soils with metagenomic and quantitative stable isotope probing. **The ISME Journal**, v. 13, n. 2, p. 413-429, 2019.
- WILSON, P.W.; KNIGHT, S.C. **Experiments in bacterial physiology**. Burgess, Minneapolis, USA, 1952.
- WINOGRADSKY, S. Surla microflora autochtone de la terre arable. **Comptes rendus hebdomadaires des seances de l'Academie des Sciences (Paris) D**, v. 178, p. 1236-1239, 1924.
- WIRYAWAN, A. et al. Changes in Essential Soil Nutrients and Soil Disturbance Directly Affected Soil Microbial Community Structure: A Metagenomic Approach. **Journal of Ecological Engineering**, v. 23, n. 7, p. 238-245, 2022.
- WIYONO, S. et al. Abundance of soil microbes, endophytic fungi and blast disease of paddy rice with three pest management practices. **Biodiversitas**, v. 21, n. 9, p. 4234-4239, 2020.
- WU, Z. et al. Soil acidification and factors controlling topsoil pH shift of cropland in central China from 2008 to 2018. **Geoderma**, v. 408, e115586, 2022.
- XIAO, D. et al. Soil organic carbon mineralization with fresh organic substrate and inorganic carbon additions in a red soil is controlled by fungal diversity along a pH gradient. **Geoderma**, v. 321, p. 79-89, 2018.
- XIE, H. et al. A bibliometric analysis on land degradation: Current status, development, and future directions. **Land**, v. 9, n. 1, p. 28, 2020.
- XU, Z. et al. The variations in soil microbial communities, enzyme activities and their relationships with soil organic matter decomposition along the northern slope of Changbai Mountain. **Applied Soil Ecology**, v. 86, p. 19-29, 2015.
- XUE, P. et al. Soil properties drive microbial community structure in a large scale transect in South Eastern Australia. **Scientific Reports**, v. 8, n. 1, p. 1-11, 2018.
- YADAV, A. N. et al. Actinobacteria from rhizosphere: molecular diversity, distributions, and potential biotechnological applications. Em: **New and future developments in microbial biotechnology and bioengineering**. Elsevier, p. 13-41, 2018

YAN, J. et al. Land use indirectly affects the cycling of multiple nutrients by altering the diazotrophic community in black soil. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, v. 102, n. 9, p. 3788-3795, 2022.

YANDIGERI, M. S. et al. Drought-tolerant endophytic actinobacteria promote growth of wheat (*Triticum aestivum*) under water stress conditions. **Plant Growth Regulation**, v. 68, n. 3, p. 411-420, 2012.

YANG, G. et al. How soil biota drive ecosystem stability. **Trends in Plant Science**, v. 23, n. 12, p. 1057-1067, 2018.

YANG, X. et al. Differential responses of soil bacteria and fungi to altered precipitation in a meadow steppe. **Geoderma**, v. 384, e114812, 2021.

YANG, X. et al. Temperature and precipitation drive elevational patterns of microbial beta diversity in alpine grasslands. **Microbial Ecology**, p. 1-13, 2021.

YIN, L. et al. Rhizosphere priming effects on soil carbon and nitrogen dynamics among tree species with and without intraspecific competition. **New Phytologist**, v. 218, n. 3, p. 1036-1048, 2018.

YOU, Y. et al. Relating microbial community structure to functioning in forest soil organic carbon transformation and turnover. **Ecology and Evolution**, v. 4, n. 5, p. 633-647, 2014.

YU, J. I. A.; WHALEN, J. K. A new perspective on functional redundancy and phylogenetic niche conservatism in soil microbial communities. **Pedosphere**, v. 30, n. 1, p. 18-24, 2020.

YU, S. et al. Changes in seasonal precipitation distribution but not annual amount affect litter decomposition in a secondary tropical forest. **Ecology and Evolution**, v. 9, n. 19, p. 11344-11352, 2019.

ZAK, J. C., WILLIG, M. R., MOORHEAD, D. L., WILDMAN, H. G. Functional diversity of microbial communities: a quantitative approach. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 26, n. 9, p. 1101-1108, 1994.

ZENG, Q.; AN, S.; LIU, Y. Soil bacterial community response to vegetation succession after fencing in the grassland of China. **Science of the Total Environment**, v. 609, p. 2-10, 2017.

ZHALNINA, K. et al. Soil pH determines microbial diversity and composition in the park grass experiment. **Microbial Ecology**, v. 69, n. 2, p. 395-406, 2015.

ZHANG, K. et al. A sustainable approach for efficient conversion of lignin into biodiesel accompanied by biological pretreatment of corn straw. **Energy Conversion and Management**, v. 199, p. 111928, 2019.

ZHANG, K. et al. Interactive effects of soil pH and substrate quality on microbial utilization. **European Journal of Soil Biology**, v. 96, p. 103151, 2020.

ZHANG, Q. et al. Alterations in soil microbial community composition and biomass following agricultural land use change. **Scientific Reports**, v. 6, n. 1, p. 1-10, 2016.

ZHANG, T.; CHEN, H. Y. H.; RUAN, H. Global negative effects of nitrogen deposition on soil microbes. **The ISME Journal**, v. 12, n. 7, p. 1817-1825, 2018.

ZHANG, X. et al. Effects of raised-bed planting for enhanced summer maize yield on rhizosphere soil microbial functional groups and enzyme activity in Henan Province, China. **Field Crops Research**, v. 130, p. 28-37, 2012.

ZHANG, Z. et al. Do warming-induced changes in quantity and stoichiometry of root exudation promote soil N transformations via stimulation of soil nitrifiers, denitrifiers and ammonifiers? **European Journal of Soil Biology**, v. 74, p. 60-68, 2016.

ZHAO, C. et al. Soil microbial community composition and respiration along an experimental precipitation gradient in a semiarid steppe. **Scientific Reports**, v. 6, p. 24317, 2016.

ZHAO, F. Z. et al. Changes of soil microbial and enzyme activities are linked to soil C, N and P stoichiometry in afforested ecosystems. **Forest Ecology and Management**, v. 427, p. 289-295, 2018.

ZHENG, H. et al. Network analysis and subsequent culturing reveal keystone taxa involved in microbial litter decomposition dynamics. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 157, p. 108230, 2021.

ZHOU, X. et al. Soil microbial community structure and diversity are largely influenced by soil pH and nutrient quality in 78-year-old tree plantations. **Biogeosciences**, v. 14, n. 8, p. 2101-2111, 2017.

ZHOU, Z.; WANG, C.; LUO, Y. Meta-analysis of the impacts of global change factors on soil microbial diversity and functionality. **Nature Communications**, v. 11, n. 1, p. 1-10, 2020.

ZHU, B. et al. Rhizosphere priming effects on soil carbon and nitrogen mineralization. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 76, p. 183-192, 2014.

ZHU, Q. et al. The contribution of atmospheric deposition and forest harvesting to forest soil acidification in China since 1980. **Atmospheric Environment**, v. 146, p. 215-222, 2016.

ZHU, T. et al. Nitrogen mineralization, immobilization turnover, heterotrophic nitrification, and microbial groups in acid forest soils of subtropical China. **Biology and Fertility of Soils**, v. 49, n. 3, p. 323-331, 2013.

APÊNDICE A - LISTA DAS PARCELAS AMOSTRAIS, COORDENADAS GEOGRÁFICAS, LOCAIS DE COLETA E CLASSES DE USO DO SOLO.

Parcela	Coordenadas	Local	Uso	Parcela	Coordenadas	Local	Uso	Parcela	Coordenadas	Local	Uso	Parcela	Coordenadas	Local	Uso
PRE12	-4.1355 -41.7015	7CI	1	PRE45	-6.7371 -40.2711	AIU	1	PRE50	-3.6867 -40.9237	UBJ1	1	S104	-3.8580 -40.9083	UBJ2	3
PRE22	-4.1158 -41.7284	7CI	1	PRE98	-6.6340 -40.1988	AIU	1	PRE60	-3.8318 -40.8889	UBJ1	1	S107	-3.8736 -40.9271	UBJ2	3
PRE30	-4.0817 -41.7440	7CI	1	PRE116	-6.7220 -40.2290	AIU	1	PRE70	-3.8296 -40.8875	UBJ1	1	A51	-3.6681 -40.9000	UBJ1	4
PRE37	-4.0839 -41.7027	7CI	1	PRE156	-6.6605 -40.1693	AIU	1	PRE80	-3.7195 -40.9282	UBJ2	1	A55	-3.6663 -40.8870	UBJ1	4
C14	-4.1606 -41.7139	7CI	2	C49	-6.7492 -40.2770	AIU	2	PRE90	-3.7875 -40.8995	UBJ2	1	A61	-3.7357 -40.8724	UBJ1	4
C17	-4.1913 -41.7185	7CI	2	C61	-6.7786 -40.2684	AIU	2	PRE100	-3.8534 -40.8866	UBJ2	1	A64	-3.7253 -40.8530	UBJ1	4
C24	-4.1320 -41.7454	7CI	2	C83	-6.5970 -40.2033	AIU	2	C52	-3.6794 -40.9081	UBJ1	2	A71	-3.8247 -40.8735	UBJ1	4
C27	-4.1410 -41.7770	7CI	2	C86	-6.6056 -40.2028	AIU	2	C57	-3.6692 -40.8766	UBJ1	2	A74	-3.8176 -40.8347	UBJ1	4
C32	-4.0733 -41.7641	7CI	2	C128	-6.7364 -40.2182	AIU	2	C62	-3.7386 -40.8765	UBJ1	2	A81	-3.7204 -40.9469	UBJ2	4
C35	-4.0619 -41.7820	7CI	2	C144	-6.7527 -40.1941	AIU	2	C65	-3.7301 -40.8435	UBJ1	2	A85	-3.7352 -40.9719	UBJ2	4
C39	-4.0633 -41.6855	7CI	2	C160	-6.6729 -40.1539	AIU	2	C72	-3.8179 -40.8604	UBJ1	2	A92	-3.7944 -40.9225	UBJ2	4
C42	-4.0331 -41.6667	7CI	2	C170	-6.6934 -40.1408	AIU	2	C75	-3.8105 -40.8399	UBJ1	2	A95	-3.8025 -40.9510	UBJ2	4
S15	-4.1608 -41.7041	7CI	3	S52	-6.7565 -40.2698	AIU	3	C82	-3.7294 -40.9466	UBJ2	2	A102	-3.8643 -40.8994	UBJ2	4
S18	-4.1932 -41.7092	7CI	3	S69	-6.7874 -40.2642	AIU	3	C87	-3.7284 -40.9695	UBJ2	2	A105	-3.8726 -40.9324	UBJ2	4
S21	-4.1303 -41.7593	7CI	3	S76	-6.5905 -40.1977	AIU	3	C93	-3.7941 -40.9160	UBJ2	2				
S28	-4.1333 -41.7728	7CI	3	S91	-6.6123 -40.2055	AIU	3	C97	-3.7928 -40.9426	UBJ2	2				
S33	-4.0752 -41.7630	7CI	3	S121	-6.7281 -40.2081	AIU	3	C103	-3.8673 -40.9135	UBJ2	2				
S36	-4.0552 -41.7905	7CI	3	S140	-6.7602 -40.1965	AIU	3	C106	-3.8645 -40.9388	UBJ2	2				
S40	-4.0591 -41.6820	7CI	3	S158	-6.6749 -40.1599	AIU	3	S53	-3.6712 -40.9103	UBJ1	3				
S43	-4.0440 -41.6626	7CI	3	S168	-6.6982 -40.1457	AIU	3	S58	-3.6655 -40.8814	UBJ1	3				
A13	-4.1657 -41.7134	7CI	4	A56	-6.7603 -40.2760	AIU	4	S63	-3.7412 -40.8817	UBJ1	3				
A16	-4.1846 -41.7173	7CI	4	A68	-6.7908 -40.2709	AIU	4	S66	-3.7338 -40.8480	UBJ1	3				
A23	-4.1326 -41.7564	7CI	4	A78	-6.5876 -40.1943	AIU	4	S73	-3.8185 -40.8685	UBJ1	3				
A26	-4.1299 -41.7771	7CI	4	A89	-6.6201 -40.2028	AIU	4	S77	-3.8129 -40.8456	UBJ1	3				
A31	-4.0733 -41.7594	7CI	4	A122	-6.7280 -40.2125	AIU	4	S84	-3.7266 -40.9563	UBJ2	3				
A34	-4.0617 -41.7739	7CI	4	A149	-6.7577 -40.2003	AIU	4	S88	-3.7308 -40.9675	UBJ2	3				
A38	-4.0700 -41.6796	7CI	4	A155	-6.6693 -40.1598	AIU	4	S94	-3.7870 -40.9231	UBJ2	3				
A41	-4.0450 -41.6683	7CI	4	A180	-6.7113 -40.1404	AIU	4	S99	-3.8047 -40.9439	UBJ2	3				

Locais - 7CI: Sete Cidades. AIU: Aiuaba. UBJ1: Ubajara abaixo 500 m de altitude. UBJ2: Ubajara acima 800 m de altitude.

Classes de uso - 1: Área protegida. 2: Área conservada. 3: Área secundária. 4: Área de agricultura.

Fonte: elaborada pelo autor.

**APÊNDICE B - LOCALIDADES, TIPOS DE CULTURA NAS PARCELAS AGRÍCOLAS,
E BIOMA DAS MATAS NATIVAS.**

Local	Parcela	Tipo de cultura utilizada	Vegetação nativa
Aiuaba	A56	Milho e feijão	Caatinga
	A68	Milho e feijão	
	A78	Milho e feijão	
	A89	Milho e feijão	
	A122	Milho e feijão	
	A149	Milho e feijão	
	A155	Milho e feijão	
	A180	Milho e feijão	
Sete cidades	A13	Milho, feijao, maxixe e abobora	Cerrado
	A16	Milho e Feijao	
	A23	Milho, feijão e abóbora	
	A26	Milho, feijão e abóbora	
	A31	Milho e Feijao	
	A34	Milho, feijão e mandioca	
	A38	Milho e Feijao	
	A41	Milho e Feijao	
Ubajara (abaixo 500 m)	A51	Milho, feijao, arroz da terra e mandioca	Caatinga
	A55	Milho e feijao	
	A61	Frutíferas (cultivo irrigado)	
	A64	Milho e feijao	
	A71	Milho e arroz da terra	
Ubajara (acima 800 m)	A74	Milho, feijao e mandioca	Mata Úmida
	A81	Banana	
	A85	Banana	
	A92	Maracujá e chuchu	
	A95	Pimentão e batata-doce	
	A102	Maracujá e hortaliças	
A105	Mandioca		

Fonte: elaborada pelo autor.

APÊNDICE C - DESCRIÇÃO DAS CLASSES DE USO DO SOLO.

Classe de uso	Descrição
Protegida	Vegetação nativa em estágio avançado de sucessão ecológica dentro da Unidade de Conservação
Conservada	Vegetação nativa em estágio avançado de sucessão ecológica fora da Unidade de Conservação
Secundária	Vegetação nativa em estágio intermediário de sucessão ecológica fora da Unidade de Conservação
Agricultura	Áreas de cultivo agrícola

Fonte: elaborada pelo autor.

APÊNDICE D – TABELA COM AS MÉDIAS DAS ABUNDÂNCIAS BACTERIANAS E PARÂMETROS QUÍMICOS DO SOLO POR CLASSES DE USO ENTRE AS LOCALIDADES.

	Grupos bacterianos							Parâmetros químicos do solo											
	Uso	AMIL	CEL	DIAZ	PSLB	ACTN	H'	pH	CE	C	N	K	P	Ca	Mg	C/N	CTC	SB	V (%)
AUIUBA	1	6.36	6.53	6.96	6.05	6.95	1.11	5.61	1201.48	16.39	16.03	0.52	6.35	5.11	2.15	1.13	9.58	8.10	81.76
	2	6.47	6.57	6.82	6.11	6.74	1.24	5.64	1176.69	12.60	11.44	0.55	6.36	4.29	1.81	1.13	7.53	6.99	90.61
	3	6.25	6.48	6.71	5.90	6.62	1.17	5.89	330.41	9.80	9.89	0.42	9.70	2.86	1.14	1.44	5.21	4.82	90.03
	4	6.25	6.40	6.57	6.12	6.62	1.09	5.69	532.94	6.78	6.01	0.41	7.04	2.48	1.11	1.28	4.62	4.28	91.65
7 CIDADES	1	5.77	5.64	6.02	5.89	6.01	1.46	4.76	676.51	14.75	3.51	0.07	5.46	0.90	0.69	3.79	7.48	1.73	22.93
	2	5.58	5.64	5.98	5.77	6.05	1.47	4.72	767.18	10.34	2.56	0.07	5.81	0.42	0.41	4.12	9.20	0.95	11.12
	3	5.82	5.99	6.07	5.85	6.27	1.44	4.76	613.90	6.87	1.53	0.07	5.48	0.42	0.35	10.83	7.77	0.90	11.54
	4	6.42	6.34	6.57	6.35	6.70	1.44	5.37	921.73	9.83	3.11	0.11	17.64	1.66	1.02	3.31	6.98	2.85	45.15
UBAJARA 1	1	6.59	6.45	6.69	6.46	6.84	1.39	5.61	814.87	43.33	14.85	0.40	15.07	4.07	1.90	4.08	9.85	6.45	65.56
	2	6.06	6.44	6.42	6.25	6.69	1.33	5.09	380.67	27.46	8.93	0.30	7.38	1.13	1.01	3.12	6.72	2.52	37.55
	3	6.06	6.50	6.61	6.26	6.74	1.32	5.10	375.13	22.94	8.20	0.23	5.39	0.99	1.00	3.02	5.50	2.30	39.38
	4	6.47	6.64	6.79	6.54	7.00	1.41	5.46	270.40	24.38	10.83	0.39	17.08	2.05	1.10	2.26	6.60	3.66	53.08
UBAJARA 2	1	4.96	5.04	5.50	5.22	5.90	0.98	4.16	2200.33	26.54	11.32	0.63	4.49	0.76	0.46	2.35	9.84	1.97	20.21
	2	5.35	5.53	6.23	5.80	6.46	1.18	4.69	1145.45	25.00	11.28	0.32	6.30	0.74	0.73	2.23	7.80	1.90	24.81
	3	6.08	6.32	6.48	5.98	6.66	1.35	5.19	546.17	19.09	8.85	0.46	10.94	1.00	0.66	2.17	6.10	2.23	36.68
	4	5.99	6.28	6.45	6.02	6.61	1.36	5.19	1629.83	14.70	9.52	1.04	17.18	1.65	0.68	1.69	6.31	3.51	54.15

AMIL: amilolíticas. CEL: celulolíticas. DIAZ: diazotróficas de vida livre. PSLB: solubilizadoras de fosfato. ACT: actinobactérias. H': índice de equabilidade (Shannon). 1: protegida. 2: conservada. 3: secundária. 4: agrícola.

Fonte: elaborada pelo autor.

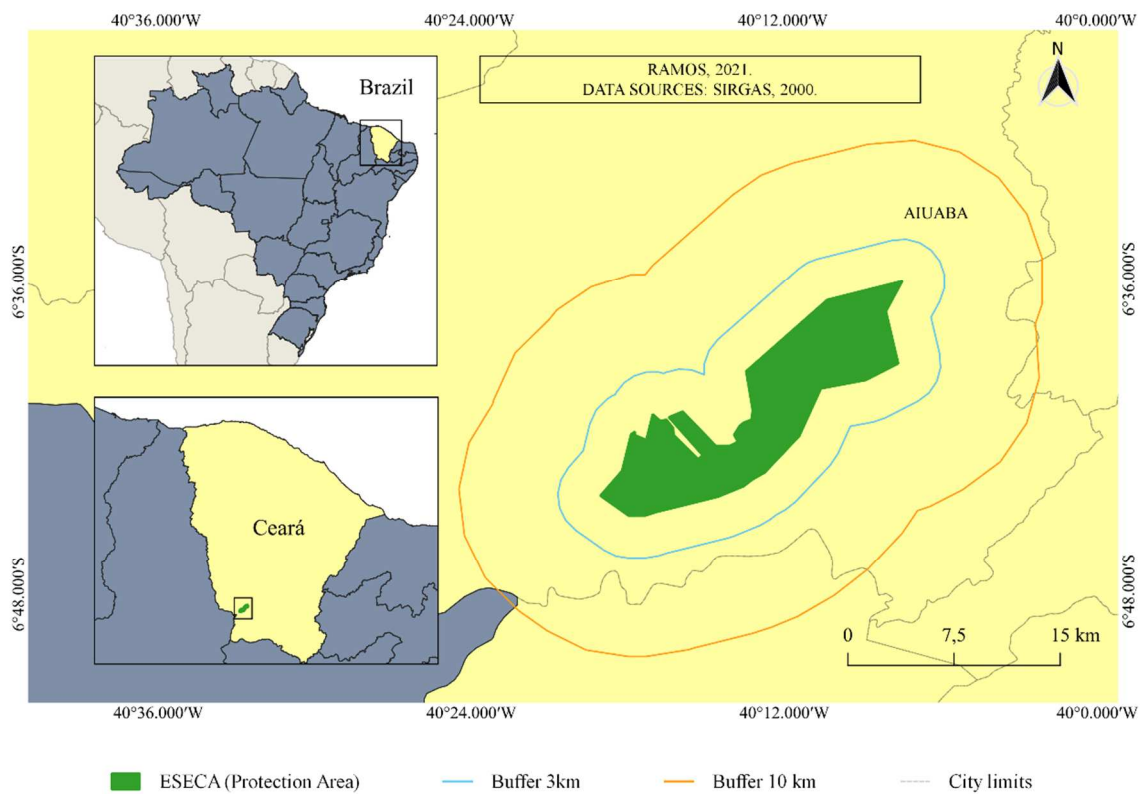
**APÊNDICE E – MATRIZ DOS COEFICIENTES ANGULARES DAS ANÁLISES DE REGRESSÃO LINEAR
CONTEMPLANDO AS CLASSES DE USO DO SOLO, OS GRUPOS BACTERIANOS E AS QUATRO LOCALIDADES
ESTUDADAS.**

	AIUABA				SETE CIDADES				UBAJARA 1				UBAJARA 2					
	Protected	Conserved	Secondary	Agriculture	Protected	Conserved	Secondary	Agriculture	Protected	Conserved	Secondary	Agriculture	Protected	Conserved	Secondary	Agriculture		
	0	0.328	0	0.316	0	0	0.679	0.476	0.683	0	0.473	0.404	0.556	0	0.610	0.585	Soil Organic Carbon	Amylolytic
	0.49	0.464	0.567	0.404	0	0.259	0.483	0	0	0	0.412	0.494	0.543	0	0.482	0.484		Cellulolytic
	0	0.353	0.493	0	0	0	0.607	0	0	0	0	0.582	0.758	0	0.401	0.383		Diazotrophic
	0	0	0.317	0	0	0.352	0.268	0	0	0	0	0.605	0	0	0	0		P - solubilizers
	0	0	0.519	0.501	0	0	0.697	0	0	0	0	0.473	0.754	0	0.434	0.597	Actinobacteria	
	0.447	0	0.389	0.298	0	0	0.296	0.616	0.729	0.605	0.481	0.411	0	0	0.581	0	Nitrogen	Amylolytic
	0.771	0	0.369	0.377	0	0.316	0.517	0	0	0.458	0	0.644	0	0	0.509	0		Cellulolytic
	0.501	0.474	0	0	0	0	0.601	0.535	0.522	0.439	0	0.594	0	0	0.386	0		Diazotrophic
	0	0.433	0.479	0	0	0.298	-0.31	0.447	0	0.629	0	0.512	0	0	0	0.399		P - solubilizers
	0.626	0.386	0.373	0.525	0.361	0	0.474	0.616	0.448	0.664	0.466	0.541	0.753	0	0.426	0.294	Actinobacteria	
	0	0	0	0	0	0	0	0.274	0.635	0.401	0	0.431	0	0.678	0	0	Phosphorus	Amylolytic
	0	0.388	0	0.389	0	0	0.311	0.396	0	0.391	0	0.776	0	0.641	0	0		Cellulolytic
	0	0	0.389	0	0	0	0.325	0	0	0.382	0	0.59	0.716	0	0.555	0		Diazotrophic
	0	0	0	0.289	-0.490	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.458	0		P - solubilizers
	0	0.552	0	0	-0.51	0	0.238	0	0	0	0	0.587	0.786	0	0.344	0.477	Actinobacteria	

Células com valor zero significam ausência de interação entre as variáveis ($p > 0,05$).

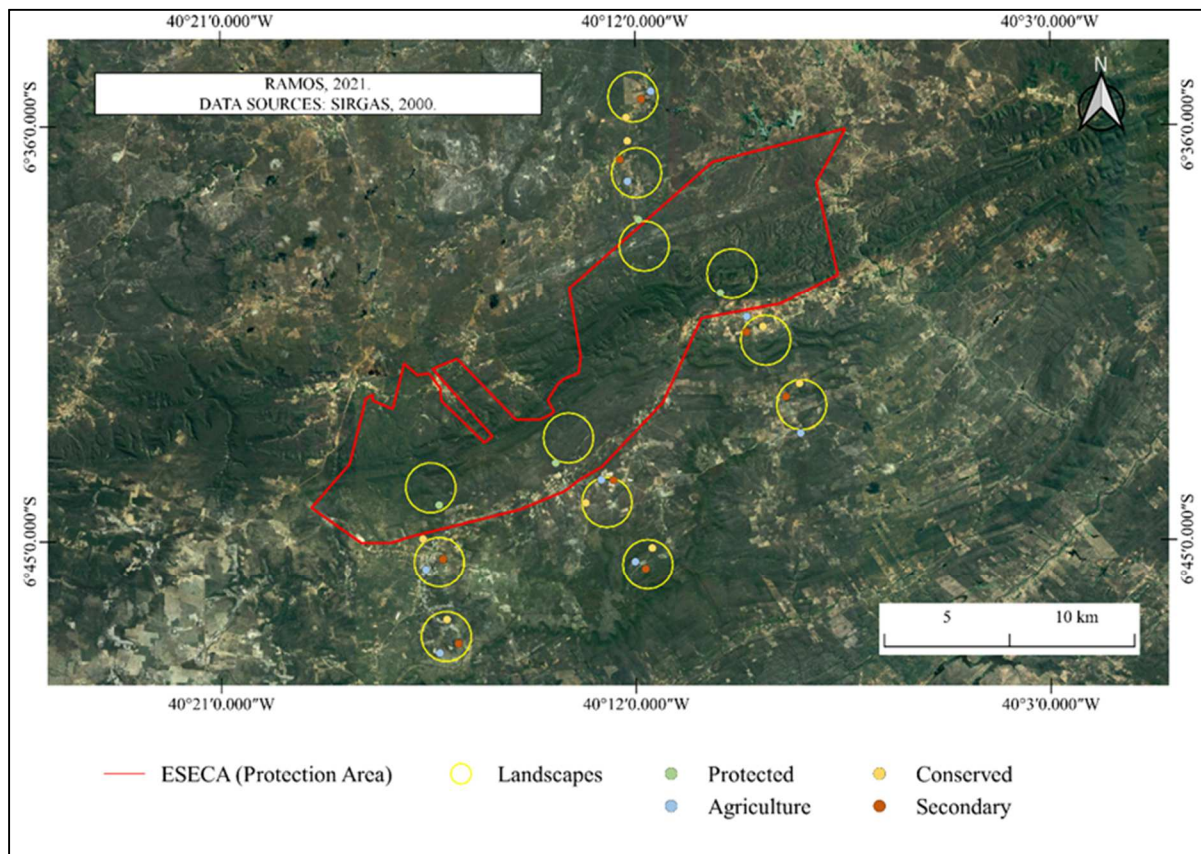
Fonte: elaborada pelo autor.

ANEXO A - MAPA DE LOCALIZAÇÃO DA ESTAÇÃO ECOLÓGICA DE AIUABA E REGIÃO DE ENTORNO.



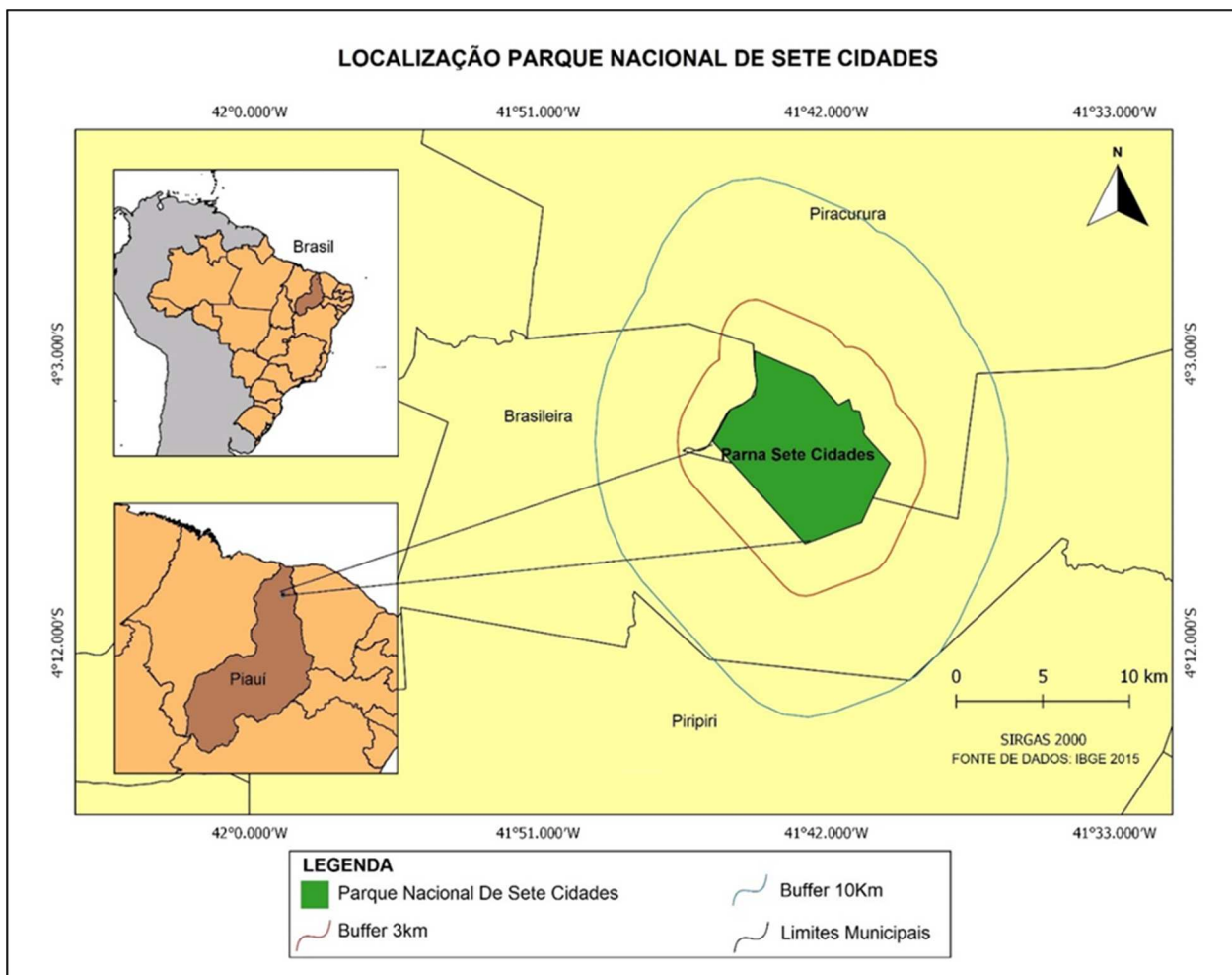
Fonte: Ramos, 2021.

**ANEXO B - MAPA DO DELINEAMENTO AMOSTRAL REALIZADO NA ESTAÇÃO
ECOLÓGICA DE AIUABA E ZONA DE ENTORNO.**



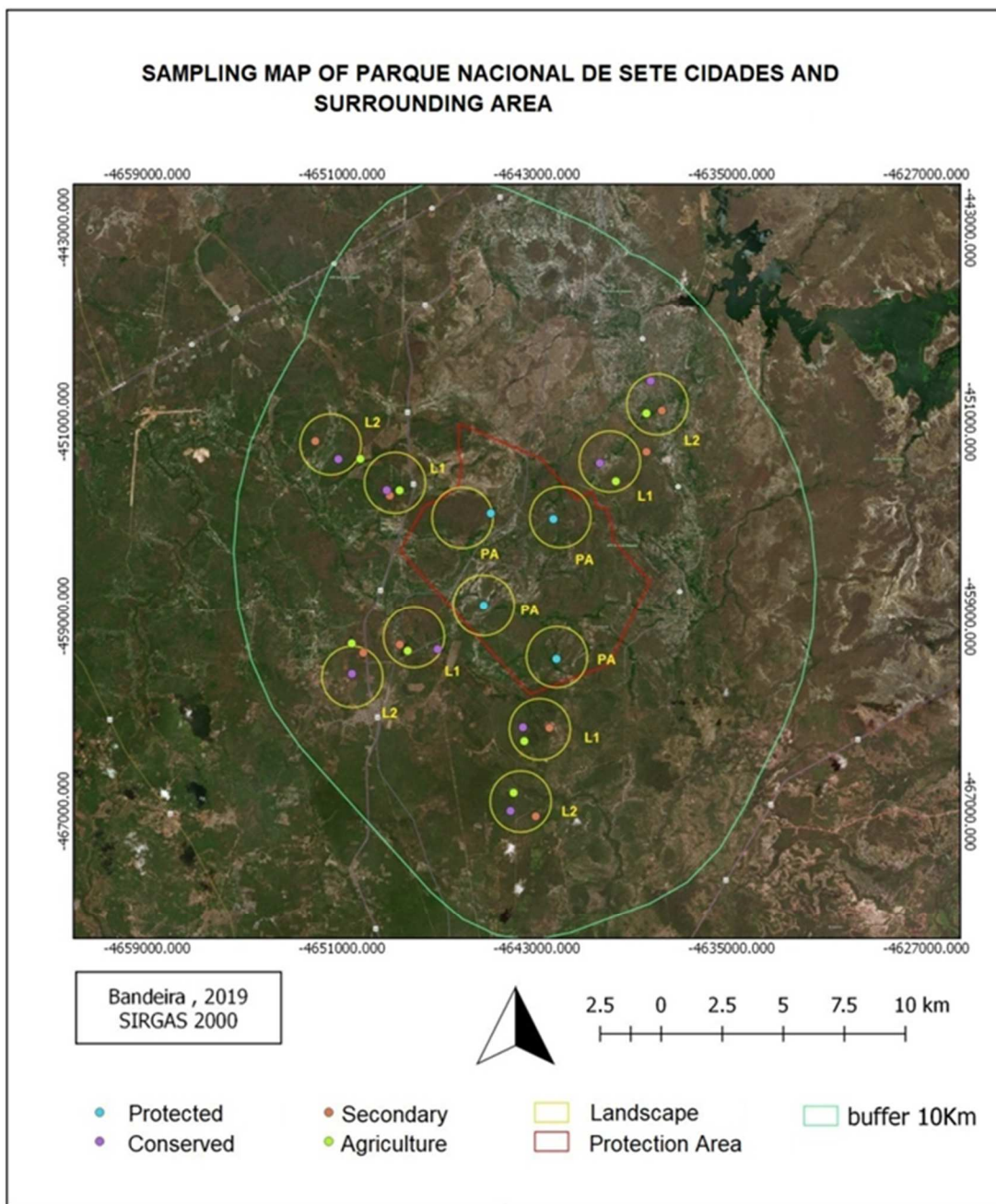
Fonte: Ramos, 2021.

ANEXO C - MAPA DE LOCALIZAÇÃO DO PARQUE NACIONAL DE SETE CIDADES E REGIÃO DE ENTORNO.



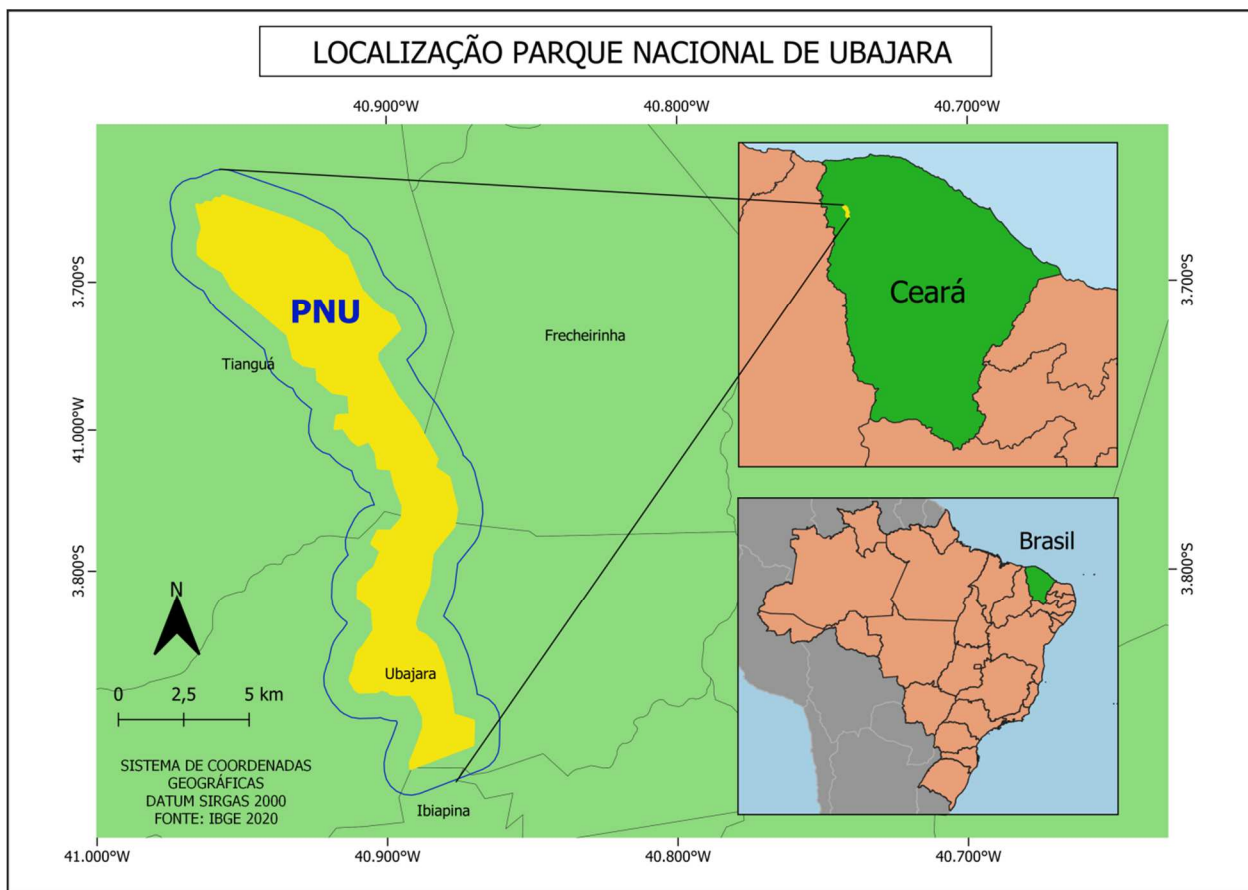
Fonte: Bandeira, 2020.

ANEXO D - MAPA DO DELINEAMENTO AMOSTRAL NO PARQUE NACIONAL DE SETE CIDADES E REGIÃO DE ENTORNO.



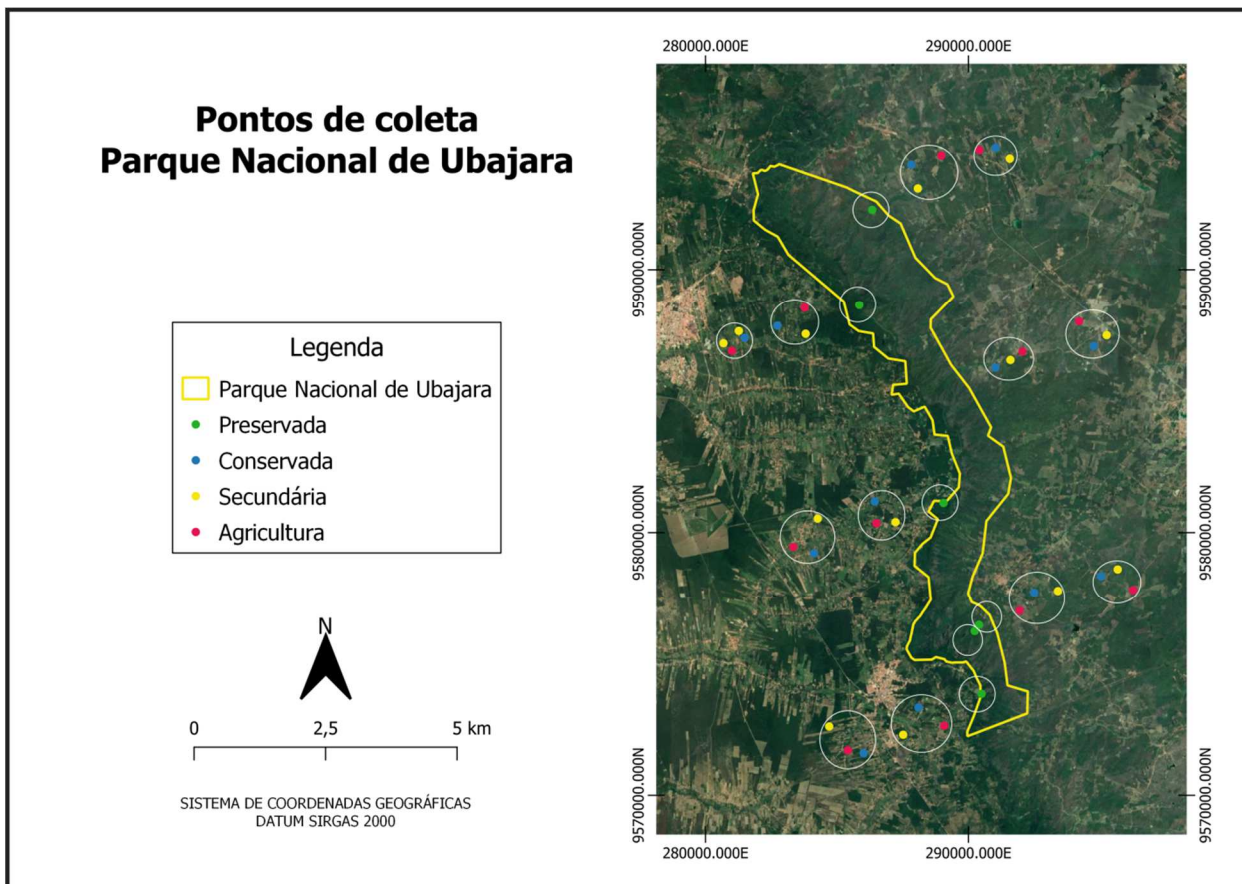
Fonte: Bandeira, 2020.

ANEXO E - MAPA DE LOCALIZAÇÃO DO PARQUE NACIONAL DE UBAJARA E REGIÃO DE ENTORNO.



Fonte: Cunha, 2022.

ANEXO F - MAPA DO DELINEAMENTO AMOSTRAL DO PARQUE NACIONAL DE UBAJARA E ZONA DE ENTORNO.



Fonte: Cunha, 2022.