



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS DO SOLO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIA DO SOLO

ELANE BEZERRA DA SILVA

MICROBIOMA ASSOCIADO A PLANTAS DE CARNAÚBA (*Copernicia prunifera*):
ECOLOGIA E APLICAÇÕES BIOTECNOLÓGICAS

FORTALEZA

2026

ELANE BEZERRA DA SILVA

MICROBIOMA ASSOCIADO À PLANTAS DE CARNAÚBA (*Copernicia prunifera*):
ECOLOGIA E APLICAÇÕES BIOTECNOLÓGICAS

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciência do Solo da Universidade Federal do Ceará, como parte dos requisitos à obtenção do título de Doutora em Ciência do Solo. Área de concentração: Química, fertilidade e biologia do solo.

Orientador: Prof. Dr. Arthur Prudêncio de Araujo Pereira

FORTALEZA

2026

ELANE BEZERRA DA SILVA

MICROBIOMA ASSOCIADO A PLANTAS DE CARNAÚBA (*Copernicia prunifera*):
ECOLOGIA E APLICAÇÕES BIOTECNOLÓGICAS

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciência do Solo da Universidade Federal do Ceará, como parte dos requisitos à obtenção do título de Doutora em Ciência do Solo. Área de concentração: Química, fertilidade e biologia do solo.

Aprovada em: 27 /04/2026.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Arthur Prudêncio de Araujo Pereira (Orientador)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dr. Kaio Graculo Vieira Garcia
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Profª. Dra. Vânia M. M. Melo
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Dra. Vanessa Nessner Kavamura Noguchi
Rothamsted Research (RRes)

Profª. Dra. Giselle Gomes Monteiro Fracetto
Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE)

À Deus, à minha mãe e irmã. Dedico este trabalho.

AGRADECIMENTOS

À Deus por ter me concedido força e coragem quando foi mais necessário.

À minha mãe Eliane e minha irmã Elaine pelo incentivo e apoio incondicional.

À Universidade Federal do Ceará, ao Centro de Ciências Agrárias e ao Departamento de Ciência do Solo pela oportunidade de realização do curso de pós-graduação.

Ao corpo docente do Departamento de Ciência do Solo, pela máxima dedicação e excelência no exercício de suas funções.

Aos secretários José Edilson Dote e Marilene Bezerra Acioly por sempre com simpatia e bom humor ajudarem com as questões burocráticas durante o curso.

Ao professor Dr. Arthur Prudêncio, pela ótima orientação e pela valiosa contribuição para minha formação acadêmica.

À incrível Vanessa Kavamura, pela generosidade em compartilhar conhecimentos, pelo acolhimento e pela atenção e carinho.

Ao Dr. Kaio Gráculo, pelo auxílio durante as análises laboratoriais, pelas valiosas conversas e por aceitar integrar a banca de avaliação.

Às Profas. Dras. Giselle Fracetto e Vânia Melo, por aceitarem participar da banca avaliadora e pelas valiosas contribuições para este trabalho.

À Pontes Indústria e à agrônoma responsável Larissa Gomes pelo apoio e disponibilização da área para a realização deste estudo.

À Rothamsted Research pela disponibilização da estrutura e do suporte necessários para a realização das análises de dados.

Aos inesquecíveis amigos que fiz durante o doutorado-sanduíche.

À querida amiga Monique por todo incentivo, apoio, amizade e carinho.

Ao eterno Francisco Helison (Lero), que me incentivou a entrar na vida acadêmica e que, lá de cima, ainda ilumina e inspira meus caminhos.

Aos afáveis Guile e Lola, pela companhia, carinho e momentos de leveza.

Aos dedicados Matheus e Murilo pelas conversas e ajudas durante as análises laboratoriais.

Ao Grupo de Pesquisa em Microbiologia e Biotecnologia do Solo – GEMBioS.

Aos colegas Jarlane, Luan, Raylane, Sávio, Ícaro, Miguel e Alberto pela ajuda e momentos compartilhados ao longo desses anos.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pelo apoio e pela concessão da bolsa de estudos.

À Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico (FUNCAP) pelo suporte financeiro para realização do presente trabalho.

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

Como posso ficar de pé neste chão todos os dias e não sentir seu poder? Como posso viver minha vida pisando nesta coisa e não me maravilhar com ela? (Logan, W. B., 1995).

RESUMO

A carnaúba (*Copernicia prunifera*), palmeira endêmica do semiárido brasileiro, possui elevada relevância ecológica, social e econômica, sendo amplamente explorada para a extração de cera. Apesar de sua importância, ainda são limitados os estudos que abordam o funcionamento microbiano do solo e o potencial funcional do microbioma associado a essa palmeira, especialmente sob diferentes condições de manejo e regimes hídricos. Nesse contexto, este estudo teve como objetivo investigar como o manejo de extração foliar e a variação no regime hídrico influenciam a atividade enzimática do solo, a estrutura da comunidade bacteriana e o potencial funcional de microrganismos associados à carnaúba. Inicialmente, uma análise bibliométrica realizada na base Web of Science (2007–2022; 658 publicações) revelou um crescimento expressivo das publicações a partir de 2014, com pico entre 2019 e 2021, centralizado majoritariamente nas propriedades e aplicações industriais da cera de carnaúba. O estudo confirmou que pesquisas integrando a palmeira às ciências do solo ainda são incipientes, validando a necessidade das investigações experimentais conduzidas neste trabalho. O estudo foi conduzido em áreas de ocorrência natural de carnaúba no semiárido do Ceará, no município de Caucaia, selecionadas com base na combinação de dois fatores principais: presença ou ausência de manejo por extração de folhas e diferentes regimes hídricos do solo (alagadas e não alagadas). A avaliação da atividade enzimática e das relações estequiométricas evidenciou que o regime hídrico exerce um forte controle sobre a dinâmica do solo, reduzindo o carbono orgânico total, o carbono da biomassa microbiana e as atividades da β -glicosidase, arilsulfatase e fosfatase ácida nas áreas alagadas, enquanto a atividade da urease foi favorecida pela saturação hídrica. O manejo extrativista atuou como um fator atenuante dessas variações, reduzindo a variabilidade da estequiometria enzimática (relação C:P) e promovendo maior estabilidade funcional, embora o aporte de biomassa residual tenha intensificado a limitação microbiana por fósforo nas áreas manejadas. Em nível molecular, o sequenciamento de amplicons do gene 16S rRNA revelou que o manejo e o regime hídrico atuam como filtros ambientais interdependentes, explicando 43,1% da variação total da comunidade bacteriana. A interação entre o manejo e o alagamento sazonal promoveu uma redução significativa na riqueza (Chao1) e na diversidade (Shannon e Simpson), resultando em redes de coocorrência menos complexas, dominadas por táxons especialistas e grupos tolerantes ao estresse (como o filo Bacillota). Em contrapartida, as áreas não manejadas e não alagadas sustentaram microbiomas mais ricos, estáveis e com maior

proporção de bactérias generalistas. A predição funcional (FAPROTAX) confirmou que as áreas preservadas favorecem funções associadas à fototrofia e fixação de nitrogênio, enquanto o manejo associado ao alagamento intensificou processos anaeróbios e a ciclagem de enxofre. Além disso, a investigação do bacterioma cultivável evidenciou que a carnaúba abriga bactérias com potencial promotor de crescimento vegetal, especialmente nos compartimentos radiculares e rizosféricos. Foram identificadas funções como fixação biológica de nitrogênio, solubilização de fósforo e potássio, produção de ácido indol acético e exopolissacarídeos, com variações associadas às condições de manejo e disponibilidade hídrica. De maneira integrada, os achados desta tese indicam que o manejo de extração de folhas, quando associado às variações hídricas naturais, não compromete a funcionalidade microbiana dos carnaubais e pode contribuir para a estabilidade de processos ecológicos edáficos. Contudo, o alagamento sazonal exerce a influência mais pronunciada sobre o microbioma, atuando como um filtro crítico que requer monitoramento espacial e temporal para garantir a sustentabilidade do extrativismo. Além disso, a identificação de bactérias nativas multifuncionais abre perspectivas promissoras para o desenvolvimento de bioinsumos adaptados às condições edafoclimáticas do semiárido, estabelecendo bases sólidas para futuras validações moleculares e ensaios de campo voltados à valorização biotecnológica dos ecossistemas de carnaubais.

Palavras-chave: ecologia microbiana do solo; estequiometria enzimática; sequenciamento 16S rRNA; bactérias promotoras de crescimento vegetal; semiárido brasileiro.

ABSTRACT

Carnauba (*Copernicia prunifera*), an endemic palm tree of the Brazilian semi-arid region, holds high ecological, social, and economic relevance, being widely exploited for wax extraction. Despite its importance, studies addressing soil microbial functioning and the functional potential of the microbiome associated with this palm tree are still limited, especially under different management conditions and water regimes. In this context, this study aimed to investigate how leaf extraction management and variation in the soil water regime influence soil enzymatic activity, bacterial community structure, and the functional potential of microorganisms associated with carnauba. Initially, a bibliometric analysis performed on the Web of Science database (2007–2022; 658 publications) revealed a significant growth in publications starting from 2014, peaking between 2019 and 2021, mostly focused on the properties and industrial applications of carnauba wax. The study confirmed that research integrating this palm tree into soil sciences is still incipient, validating the need for the experimental investigations conducted in this work. The study was carried out in natural occurrence areas of carnauba in the semi-arid region of Ceará, in the municipality of Caucaia, selected based on the combination of two main factors: the presence or absence of leaf extraction management and different soil water regimes (flooded and unflooded). The evaluation of enzymatic activity and stoichiometric relationships showed that the water regime exerts strong control over soil dynamics, reducing total organic carbon, microbial biomass carbon, and the activities of β -glucosidase, arylsulfatase, and acid phosphatase in flooded areas, while urease activity was favored by water saturation. Extractivist management acted as a mitigating factor for these variations, reducing the variability of enzymatic stoichiometry (C:P ratio) and promoting greater functional stability, although the input of residual biomass intensified microbial phosphorus limitation in managed areas. At the molecular level, 16S rRNA gene amplicon sequencing revealed that management and water regime act as interdependent environmental filters, explaining 43.1% of the total variation in the bacterial community. The interaction between management and seasonal flooding promoted a significant reduction in richness (Chao1) and diversity (Shannon and Simpson), resulting in less complex co-occurrence networks dominated by specialist taxa and stress-tolerant groups (such as the Bacillota phylum). In contrast, unmanaged and unflooded areas sustained richer, more stable microbiomes with a higher proportion of generalist bacteria. Functional prediction (FAPROTAX) confirmed that preserved areas favor functions associated with phototrophy and nitrogen fixation, while management combined with

flooding intensified anaerobic processes and sulfur cycling. Furthermore, the investigation of the culturable bacteriome showed that carnauba harbors bacteria with plant growth-promoting potential, especially in root and rhizospheric compartments. Functions such as biological nitrogen fixation, phosphorus and potassium solubilization, and the production of indoleacetic acid and exopolysaccharides were identified, with variations associated with management conditions and water availability. Integrated, the findings of this thesis indicate that leaf extraction management, when associated with natural water variations, does not compromise the microbial functionality of carnauba lands and can contribute to the stability of soil ecological processes. However, seasonal flooding exerts the most pronounced influence on the microbiome, acting as a critical filter that requires spatial and temporal monitoring to ensure the sustainability of extractivism. In addition, the identification of multifunctional native bacteria opens promising perspectives for the development of bioinputs adapted to the edaphoclimatic conditions of the semi-arid region, establishing solid bases for future molecular validations and field trials aimed at the biotechnological valorization of carnauba ecosystems.

Keywords: soil microbial ecology; enzymatic stoichiometry; 16S rRNA sequencing; plant growth-promoting bacteria; brazilian semi-arid.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1	– Carnaúba (<i>Copernicia prunifera</i>) em Caucaia, Ceará, Brasil.....	26
Figura 2	– Quantidade de artigos publicados na base de dados Web of science usando as palavras-chaves “copernicia” e “carnauba”, de 2007 a 2022.....	54
Figura 3	– Rede de co-ocorrência de palavras-chave para o campo de pesquisa “carnaúba” e “copernicia” no período de 2007 a 2022.....	64
Figura 4	– Rede de co-ocorrência de palavras-chave para o campo de pesquisa “carnaúba” e “copernicia” em quatro diferentes períodos (A) 2007 a 2011, (B) 2012 a 2016 e (C) 2017 a 2022.....	66
Figura 5	– Rede de co-ocorrência de palavras-chave para o campo de pesquisa “carnaúba” e “copernicia” de trabalhos brasileiros de 2007 a 2022(A). Rede de co-ocorrência de palavras-chave para o campo de pesquisa “carnaúba” e “copernicia” de trabalhos brasileiros ao longo do período de 2007 a 2022 (B).....	67
Figura 6	– Rede de co-ocorrência de palavras-chave para o campo de pesquisa “carnaúba”, “copernicia” e “solo” entre 2007 e 2022.....	70
Figura 7	– Mapa de localização do município de Caucaia, no estado de Ceará, Brasil e das áreas selecionadas para o estudo, indicando os pontos amostrados dentro dos limites municipais.....	82
Figura 8	– Representação esquemática dos tratamentos experimentais avaliados em áreas de carnaubais, considerando a combinação entre manejo de extração de folhas e regime hídrico do solo. (A) Área manejada sob condição alagada (Manejado + Alagado); (B) área manejada sob condição não alagada (Manejado + Não alagado); (C) área não manejada sob condição alagada (Não manejado + Alagado); e (D) área não manejada sob condição não alagada (Não manejado + Não alagado). O manejo é caracterizado pela presença de atividade antrópica de extração de folhas, enquanto o regime hídrico distingue áreas sujeitas ou não ao alagamento.	84
Figura 9	– Atividade enzimática extracelular do solo relacionada a C (A), N (B), S (C e D) e P (E e F) em quatro áreas de carnaubais, sob dois tipos de manejo de extração de folhas (manejado e não manejado) e dois regimes	

hídricos do solo (alagado e não alagado). Barras representam médias $\pm$ erro padrão. Letras indicam diferenças estatísticas pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Quando houve interação significativa manejo $\times$ regime hídrico, as comparações foram realizadas entre os tratamentos combinados ($n = 6$), com letras maiúsculas indicando diferenças entre os níveis de manejo dentro de uma mesma condição e letras minúsculas indicando diferenças entre os níveis de regime hídrico. Quando apenas efeitos isolados foram significativos, as comparações foram realizadas dentro do fator significativo ($n = 12$), com letras minúsculas indicando diferenças entre níveis do fator. F = teste F, ** = $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; ns = não significativo).....

90

Figura 10 – Estequiometria de enzimas extracelulares do solo em quatro áreas de carnaubais, sob dois tipos de manejo de extração de folhas (manejado e não manejado) e dois regimes hídricos do solo (alagado e não alagado): C:N (A), C:P (B), N:P (C e D). Barras representam médias $\pm$ erro padrão. Letras indicam diferenças estatísticas pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Quando houve interação significativa manejo $\times$ regime hídrico, as comparações foram realizadas entre os tratamentos combinados ($n = 6$), com letras maiúsculas indicando diferenças entre os níveis de manejo dentro de uma mesma condição e letras minúsculas indicando diferenças entre os níveis de regime hídrico. Quando apenas efeitos isolados foram significativos, as comparações foram realizadas dentro do fator significativo ($n = 12$), com letras minúsculas indicando diferenças entre níveis do fator. F = teste F, ** = $p < 0,01$, * = $p < 0,05$, ns = não significativo).....

91

Figura 11 – (A) Carbono da biomassa microbiana (CBM) e (B) carbono orgânico total do solo (COT) em quatro áreas de carnaubais, sob dois tipos de regimes hídricos do solo (alagado e não alagado). Barras representam médias $\pm$ erro padrão ($n = 12$). Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os níveis do regime hídrico, pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). F = teste F, ** = $p < 0,01$, * = $p < 0,05$, ns = não significativo).....

92

- Figura 12 – Matriz de correlação de Pearson (r) entre os atributos do solo de quatro diferentes áreas de carnaubais sob dois tipos de manejos de extração de folhas (manejado e não manejado) e dois tipos de regimes hídricos do solo (alagado e não alagado). Onde: CTC – capacidade de troca de cátions; PST – porcentagem de sódio trocável; V% - saturação por bases; P – fósforo; S – enxofre; Ca – cálcio; K – potássio; CBM – carbono da biomassa microbiana; COT – carbono orgânico total do solo; BG – atividade β -glicosidase; AP – atividade fosfatase ácida; AS - atividade arilsulfatase; U -atividade urease; C:N, C:P e N:P – estequiometria enzimática..... 93
- Figura 13 – Análise de componentes principais (PCA) de atributos do solo de quatro diferentes áreas de carnaubais sob dois tipos de manejos de extração de folhas (manejado e não manejado) e dois tipos de regimes hídricos do solo (alagado e não alagado). Onde: PST – porcentagem de sódio trocável; V% - saturação por bases; BG – atividade β -glicosidase; AP – atividade fosfatase ácida; AS - atividade arilsulfatase..... 94
- Figura 14 – Diversidade beta das comunidades microbianas do solo de carnaubais sob dois tipos de manejo de extração de folhas (manejado e não manejado) e dois regimes hídricos do solo (alagado e não alagado)..... 116
- Figura 15 – Índices de diversidade alfa da comunidade microbiana do solo de carnaubais sob dois tipos de manejo de extração de folhas (manejado e não manejado) e dois regimes hídricos do solo (alagado e não alagado). (A) Riqueza estimada (Chao1) para as combinações entre manejo e condição hídrica Letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre os níveis de manejo, enquanto letras minúsculas indicam diferenças significativas entre os níveis de regime hídrico, conforme o teste de Tukey ($p < 0,05$). (B) Índice de Shannon comparando áreas manejadas e não manejadas e (C) áreas alagadas e não alagadas. (D) Índice de Simpson comparando áreas manejadas e não manejadas e (E) áreas alagadas e não alagadas. Asteriscos indicam níveis de significância estatística (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$)..... 116
- Figura 16 – Composição taxonômica da comunidade microbiana do solo de carnaubais sob dois tipos de manejo de extração de folhas (manejado e

não manejado) e dois regimes hídricos do solo (alagado e não alagado). Abundância relativa (%) dos principais grupos microbianos em nível de (A) filo, (B) classe e (C) ordem em quatro áreas de carnaubais, sob dois tipos de manejo de extração de folhas (manejado e não manejado) e dois regimes hídricos do solo (alagado e não alagado). Os valores representam a proporção relativa dos táxons em relação ao total de sequências obtidas em cada tratamento..... 118

Figura 17 – Análise discriminante linear (LEfSe) identificando os táxons diferencialmente abundantes entre os tratamentos. As barras representam o escore de LDA (log10) estimando o tamanho do efeito de cada táxon. Apenas os táxons com diferenças significativas ($p < 0,05$, teste de Kruskal–Wallis) e $LDA > 2,0$ são apresentados. As cores indicam os grupos nos quais os táxons foram mais abundantes. O gráfico apresenta os táxons enriquecidos em cada tratamento no nível taxonômico de Família (A) e Gênero (B)..... 120

Figura 18 – Predição funcional microbiana baseada em FAPROTAX. O mapa de calor apresenta o perfil funcional predito das comunidades microbianas com base na anotação FAPROTAX, construída a partir da atribuição taxonômica das ASVs..... 121

Figura 19 – Redes de coocorrência microbiana do solo organizadas por filo de áreas em carnaubais submetidas a diferentes manejos e regimes hídricos. As redes representam as interações entre os táxons bacterianos e/ou fúngicos nos tratamentos: (A) Solo Manejado + Alagado, (B) Solo Manejado + Não alagado, (C) Solo Não manejado + Alagado, (D) Solo Manejado e Não alagado..... 123

Figura 20 – Ocupação de nicho. A análise foi conduzida com nível de significância de $\alpha = 0,05$, utilizando dados previamente normalizados por abundância relativa. Cada ponto representa uma ASV, posicionada conforme sua abundância proporcional nos tratamentos comparados..... 124

Figura 21 – Densidade bacteriana cultivada a partir de amostras de folhas (A), raízes (B), solo (C) e solo rizosférico (D) de carnaúbas de quatro diferentes áreas. As barras indicam o desvio padrão das médias obtidas para repetições..... 150

- Figura 22 – Exemplos representativos da classificação da formação de película em meio semissólido NFb utilizada para avaliar qualitativamente a fixação biológica de nitrogênio em condição assimbiótica. (A) ausência de formação de película (-); (B) baixa formação (+); (C) formação moderada (++); (D) intensa formação de película (+++). 151
- Figura 23 – Solubilização de fosfato inorgânico por isolados bacterianos cultivados em meio sólido Pikovskaya, evidenciando a capacidade de solubilização de fósforo inorgânico. Observam-se os isolados IF-1 e IF-15 (isolados de folhas de carnaúba) e IR-9 e IR-16 (isolados de raízes de carnaúba). 154
- Figura 24 – Solubilização de potássio por isolados bacterianos cultivados em meio sólido Pikovskaya, evidenciando a capacidade de solubilização de potássio. Observam-se os isolados IR-4 e IR-20 (isolados de raízes de carnaúba) e IZ-5 e IZ-18 (isolados de solo rizosférico de carnaúba). 156
- Figura 25 – Produção de Ácido Indol Acético (AIA, $\mu\text{g mL}^{-1}$) em diferentes materiais fonte (folhas, raízes, solo e solo rizosférico) de carnaúbas sob diferentes condições de manejo e regime hídrico. As barras representam média $\pm$ desvio padrão. Letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre tratamentos dentro de cada material fonte, enquanto letras minúsculas indicam diferenças entre os materiais fonte dentro de cada tratamento, conforme teste de comparação de médias ($p \leq 0,05$). ns = não significativo; *** $p \leq 0,001$. 156
- Figura 26 – Exemplos de isolados bacterianos cultivados em meio sólido TSA 10% com Vermelho Congo, evidenciando a capacidade de produção de EPS. Observam-se os isolados IR-3 e IR-14 (isolados de raízes de carnaúba) e IZ-1 e IZ-19 (isolados de solo rizosférico de carnaúba). 159

LISTA DE TABELAS

Tabela 1	– Resumo da fonte e seleção de dados obtidas da base de dados Web of science usando as palavras-chaves “copernicia” e “carnauba”, de 2007 a 2022.....	52
Tabela 2	– Resumo da fonte e seleção de dados obtidas da base de dados Web of science usando as palavras-chaves “copernicia”, “carnauba” e “solo”, de 2007 a 2022.....	53
Tabela 3	– As 10 publicações mais importantes selecionadas da base de dados Web of science usando as palavras-chaves “copernicia” e “carnauba”, de 2007 a 2022.....	56
Tabela 4	– Os 10 autores mais relevantes selecionados da base de dados Web of science usando as palavras-chaves “copernicia” e “carnauba”, de 2007 a 2022.....	59
Tabela 5	– Top 10 de periódicos mais importantes selecionados da base de dados Web of science usando as palavras-chaves “copernicia” e “carnauba”, de 2007 a 2022.....	60
Tabela 6	– Top 10 de instituições mais importantes selecionados da base de dados Web of science usando as palavras-chaves “copernicia” e “carnauba”, de 2007 a 2022.....	61
Tabela 7	– Top 10 de países mais importantes selecionados na base de dados Web of science usando as palavras-chaves “copernicia” e “carnauba”, de 2007 a 2022.....	62
Tabela 8	– As 10 publicações mais citadas selecionadas da base de dados Web of Science usando as palavras-chave “copernicia”, “carnauba” e “solo”, de 2007 a 2022.....	68
Tabela 9	– Caracterização química e granulométrica do solo (profundidade de 0 a 10 cm) em quatro áreas distintas de carnaubais com diferentes práticas de manejo de extração de folhas e regimes hídricos do solo.....	83
Tabela 10	– Vetores A (ângulo) e L (adimensional) da estequiometria de enzimas extracelulares do solo de quatro diferentes áreas de carnaubais sob dois tipos de manejos de extração de folhas (manejado e não manejado) e dois tipos de regimes hídricos do solo (alagado e não alagado). As	

	médias seguidas pela mesma letra não diferiram significativamente de acordo com o teste de Tukey ($p \leq 0,05$). Letras maiúsculas são usadas para comparar tipos de manejos, enquanto letras minúsculas são usadas para comparar regimes hídricos do solo, $n = 6$	91
Tabela 11	– Correlações entre variáveis e componentes e variabilidade explicada pelos eixos na análise de componentes principais (PCA) de atributos do solo de quatro diferentes áreas de carnaubais sob dois tipos de manejos de extração de folhas (manejado e não manejado) e dois tipos de regimes hídricos do solo (alagado e não alagado).....	94
Tabela 12	– Tabela de componentes para 1000 mL (1 Litro) de meio NFb semi-sólido.....	146
Tabela 13	– Avaliação qualitativa da formação de película por isolados bacterianos em meio semissólido NFB, expressa por escala ordinal de intensidade: (–) ausência de formação; (+) baixa formação; (++) formação moderada; (+++) intensa formação de película. IF = isolados de folhas; IR = isolados de raízes; IS = isolados de solo; IZ = isolados de solo rizosférico.....	152
Tabela 14	– Eficiência da solubilização de fosfato inorgânico em meio sólido Pikovskaya indicada pelo índice de solubilização (IS-P) calculado pela razão entre a média dos diâmetros dos halos e a média dos diâmetros das colônias de cada isolado após 3 dias de incubação. Médias obtidas de três repetições.....	153
Tabela 15	– Eficiência da solubilização de potássio em meio sólido Aleksandrov indicada pelo índice de solubilização (IS-K) calculado pela razão entre a média dos diâmetros dos halos e a média dos diâmetros das colônias de cada isolado após 3 dias de incubação. Médias obtidas de três repetições.....	155
Tabela 16	– Produção de Ácido Indol Acético (AIA), em $\mu\text{g mL}^{-1}$, por isolados microbianos obtidos de folhas, raízes, solo e rizosfera (IZ) em áreas de carnaúba sob diferentes condições de manejo de extração de folhas (manejado e não manejado) e regime hídrico do solo (alagado e não alagado). Os valores correspondem à média de três repetições para cada isolado dentro de cada tratamento.....	157

Tabela 17 – Avaliação qualitativa da produção de exopolissacarídeos (EPS) por isolados bacterianos provenientes de folhas (IF), raízes (IR), solo (IS) e solo rizosférico (IZ) de carnaúba sob diferentes condições de manejo de extração de folhas e regime hídrico do solo, utilizando meio contendo vermelho Congo. A produção de EPS foi determinada visualmente com base na alteração da coloração e morfologia das colônias no meio de cultura, sendo classificada como positiva (+) ou negativa (-).....	159
---	-----

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL.....	22
2	REVISÃO DE LITERATURA	25
2.1	Carnaúba: importância econômica, social e ecológica.....	25
2.2	Influência do regime hídrico e do manejo extrativista vegetal nas propriedades biológicas do solo.....	27
2.2.1	<i>Regime hídrico e suas implicações nas propriedades físico-químicas do solo.</i>	27
2.2.2	<i>Regime hídrico e suas implicações nas propriedades biológicas do solo.....</i>	31
2.2.3	<i>Manejo extrativista vegetal e suas implicações nas propriedades físico-químicas do solo.....</i>	32
2.2.4	<i>Manejo extrativista vegetal e suas implicações nas propriedades biológicas do solo.....</i>	34
2.3	Abordagens para estudo do microbioma do solo.....	35
2.3.1	<i>Atividade enzimática como indicador funcional da qualidade do solo.....</i>	35
2.3.2	<i>Análise da comunidade bacteriana por ferramentas moleculares.....</i>	37
2.3.3	<i>Isolamento e potencial funcional de bactérias promotoras de crescimento vegetal.....</i>	39
3	CONHECIMENTO ATUAL SOBRE CARNAÚBA: ESTÁGIO ATUAL, TENDÊNCIAS E PERSPECTIVAS FUTURAS.....	48
3.1	Introdução.....	50
3.2	Material e métodos.....	52
3.3	Resultados e discussões.....	54
3.4	Conclusões.....	73
4	ATIVIDADE ENZIMÁTICA E ESTEQUIOMETRIA DO SOLO EM CARNAUBAIS NATIVOS SUBMETIDOS A DIFERENTES SISTEMAS DE MANEJO E REGIME HÍDRICO NO SEMIÁRIDO BRASILEIRO....	78
4.1	Introdução.....	80
4.2	Material e métodos.....	82
4.2.1	<i>Área de Estudo.....</i>	82
4.2.2	<i>Design experimental.....</i>	83
4.2.3	<i>Coleta de amostras de solo.....</i>	85
4.2.4	<i>Carbono da biomassa microbiana e Carbono orgânico total do Solo.....</i>	85

4.2.5	<i>Atividade Enzimática</i>	86
4.2.6	<i>Estequiometria enzimática</i>	86
4.2.7	<i>Análise estatística</i>	87
4.3	Resultados	89
4.4	Discussão	96
4.5	Conclusões	101
5	ANÁLISE DAS COMUNIDADES BACTERIANAS DO SOLO ASSOCIADAS À CARNAÚBA (<i>Copernicia prunifera</i>)	106
5.1	Introdução	109
5.2	Material e métodos	111
5.2.1	<i>Área de estudo</i>	111
5.2.2	<i>Design experimental</i>	111
5.2.3	<i>Coleta de amostras de solo</i>	112
5.2.4	<i>Extração de DNA e sequenciamento de DNA</i>	112
5.2.5	<i>Análise de dados</i>	113
5.3	Resultados	116
5.4	Discussão	125
5.5	Conclusões	132
6	ISOLAMENTO E CARACTERIZAÇÃO DE BACTÉRIAS ASSOCIADAS À PLANTAS DE CARNAÚBA (<i>Copernicia prunifera</i>) COM POTENCIAL PARA PROMOÇÃO DO CRESCIMENTO VEGETAL	138
6.1	Introdução	140
6.2	Material e métodos	142
6.2.1	<i>Área de estudo</i>	142
6.2.2	<i>Design experimental</i>	142
6.2.3	<i>Coleta de amostras</i>	143
6.2.4	<i>Isolamento de bactérias a partir de amostras de folhas, raízes, solo e solo rizosférico de Carnaúba</i>	143
6.2.4.1	<i>Folhas e raízes</i>	143
6.2.4.2	<i>Solo e solo rizosférico</i>	144
6.2.5	<i>Preservação e armazenamento</i>	145
6.2.6	<i>Triagem de bactérias promotoras de crescimento vegetal</i>	145

6.2.6.1	<i>Fixação de nitrogênio de modo assimbiótico em meio livre de nitrogênio.....</i>	145
6.2.6.2	<i>Solubilização de Fosfato inorgânico.....</i>	146
6.2.6.3	<i>Solubilização de Potássio.....</i>	147
6.2.6.4	<i>Produção de Ácido Indol Acético.....</i>	147
6.2.6.5	<i>Produção de Exopolissacarídeos.....</i>	148
6.3	Resultados.....	150
6.3.1	<i>Abundância de bactérias cultivadas.....</i>	150
6.3.2	<i>Fixação de nitrogênio de modo assimbiótico em meio livre de nitrogênio.....</i>	151
6.3.3	<i>Solubilização de Fosfato inorgânico.....</i>	152
6.3.4	<i>Solubilização de Potássio.....</i>	154
6.3.5	<i>Produção de Ácido Indol Acético (AIA)</i>	156
6.3.6	<i>Produção de Exopolissacarídeos (EPS)</i>	158
6.3.7	<i>Seleção de isolados com melhor desempenho.....</i>	160
6.4	Discussão.....	161
6.5	Conclusões.....	166
7	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	171
	REFERÊNCIAS.....	174
	APÊNDICE A - CLASSIFICAÇÃO QUALITATIVA DO POTENCIAL FUNCIONAL DOS ISOLADOS BACTERIANOS DE CARNAÚBA.....	194

1 INTRODUÇÃO GERAL

A carnaúba (*Copernicia prunifera* [Miller] HE Moore), palmeira endêmica do semiárido brasileiro, pertencente à família Arecaceae, tem sido historicamente utilizada como fonte de renda devido à sua importância econômica, cultural e ambiental. Trata-se de uma planta altamente versátil: seus frutos servem de alimento para animais, seu caule pode ser utilizado na construção de casas devido à sua resistência e durabilidade, e suas raízes fasciculadas possuem propriedades medicinais; as folhas são utilizadas para confecção de artefatos, forragem e cobertura de abrigos para pessoas e animais, sendo um dos seus usos mais importantes o pó cerífero extraído das folhas (Almeida *et al.*, 2021). Além de sua relevância econômica, os carnaubais desempenham papel ecológico importante na manutenção da biodiversidade e no funcionamento dos ecossistemas associados às zonas úmidas e ambientes semiáridos do Nordeste brasileiro (Ferreira; Nunes; Gomes, 2013).

O processamento do pó cerífero resulta no principal e mais valioso produto obtido da carnaúba: a cera, que é considerada uma das ceras naturais mais valiosas do mundo e amplamente utilizada nas indústrias alimentícia, cosmética, farmacêutica e automotiva. A extração do pó cerífero de suas folhas é uma atividade extrativa responsável pela subsistência de diversas comunidades rurais durante o período de seca, que se estende de julho a dezembro (Almeida *et al.*, 2021). Entretanto, a intensidade e a frequência da extração das folhas podem influenciar diferentes componentes do ecossistema, incluindo a estrutura da vegetação, o aporte de resíduos orgânicos ao solo e os processos ecológicos que ocorrem no ambiente edáfico (Bas; Sáez; Sáez, 2024).

O manejo associado à extração das folhas pode alterar a quantidade de material vegetal que retorna ao solo na forma de serapilheira, influenciando diretamente a dinâmica da matéria orgânica e a disponibilidade de nutrientes (Zukswert; Prescott, 2017). Mudanças nesses processos podem repercutir na atividade biológica do solo, uma vez que a decomposição da matéria orgânica e a ciclagem de nutrientes dependem fortemente da atividade de microrganismos (Zhou *et al.* 2024). Outro fator ambiental importante nos carnaubais é o regime hídrico do solo. É comum observar vastas extensões de carnaubais em planícies alagáveis, especialmente próximas a vales fluviais. O ecossistema dessas áreas é marcado pela sazonalidade, alternando entre meses de submersão e fases críticas de déficit hídrico no período de seca (Arruda; Calbo, 2004). Essas variações influenciam diretamente as condições físico-químicas do solo, especialmente a disponibilidade de oxigênio, o potencial redox e a dinâmica de nutrientes. Como consequência, alterações no regime hídrico podem

modificar a atividade microbiana e os processos biogeoquímicos que ocorrem no solo (Shah; Shah; Shah, 2021).

Os microbiomas do solo impulsionam funções essenciais em agroecossistemas, determinando a fertilidade do solo, a produtividade das culturas e a tolerância ao estresse. O microbioma está intrinsecamente ligado à estrutura do solo, como agregação e conectividade dos poros, pois essa estrutura regula o fluxo de água, oxigênio e nutrientes pelo sistema (Hartmann; Six, 2023). A microbiota edáfica também participa de diferentes interações com as plantas, contribuindo para a disponibilidade de nutrientes e para a estabilidade dos sistemas ecológicos. Portanto, alterações no ambiente do solo, provocadas por fatores como manejo da vegetação ou mudanças nas condições hídricas do solo, podem influenciar e modular significativamente a estrutura e a atividade das comunidades microbianas (Chauhan *et al.*, 2023).

Analisar a influência desses fatores sobre o microbioma do solo é fundamental para compreender a dinâmica microbiana e seu papel no funcionamento do ecossistema. Entre as diferentes formas de avaliar a atividade biológica do solo, a análise da atividade enzimática tem sido amplamente utilizada como indicador funcional dos processos microbianos (Caldwell, 2005). As enzimas do solo atuam como catalisadores de reações envolvidas nos ciclos biogeoquímicos, especialmente nos ciclos do carbono, nitrogênio e fósforo, expressando diretamente a resposta da comunidade microbiana do solo às suas necessidades metabólicas e à disponibilidade de nutrientes. Assim, a mensuração da atividade enzimática é capaz de aumentar o conhecimento sobre as relações entre a disponibilidade de recursos, a estrutura e a função da comunidade microbiana e os processos ecossistêmicos (Caldwell, 2005).

Além das análises de atividades enzimáticas, o avanço das técnicas moleculares tem possibilitado investigar com maior precisão a diversidade e a estrutura das comunidades microbianas presentes no solo (Hirsch; Mauchline; Clark, 2005). Ferramentas moleculares avançadas e mais abrangentes, baseadas na análise de ácidos nucleicos (DNA e RNA) extraídos diretamente do solo, são agora utilizadas para avaliar a biodiversidade do ambiente do solo, sem a necessidade de cultivar microrganismos previamente, acelerando e ampliando o conhecimento sobre a composição e a distribuição das comunidades microbianas em diferentes ambientes (Wydro, 2022). Paralelamente às ferramentas moleculares, o isolamento e a caracterização de bactérias do solo ainda continuam sendo estratégias importantes para investigar o potencial funcional dos microrganismos presentes no ambiente. O cultivo de

isolados bacterianos permite avaliar características fisiológicas e metabólicas específicas, bem como identificar microrganismos com potencial para promover o crescimento vegetal ou atuar em processos de ciclagem de nutrientes (Lugtenberg; Kamilova, 2009). Portanto, a integração de técnicas de estudos é fundamental para fornecer uma visão mais abrangente da diversidade e do funcionamento do microbioma do solo e sua modulação por fatores ambientais.

Diante desse contexto, torna-se indispensável a realização de estudos sobre a diversidade microbiana do solo associada à carnaúba, especialmente em carnaubais submetidos ao manejo de extração de folhas e a variações no regime hídrico do solo. Apesar da relevância econômica, social e ambiental desses ecossistemas, ainda são limitadas as pesquisas que investigam de forma integrada os efeitos desses fatores sobre o microbioma do solo e seus processos funcionais. A compreensão dessas interações é fundamental para ampliar o conhecimento sobre o funcionamento biológico dos carnaubais e para subsidiar estratégias de manejo mais sustentáveis. Assim, este trabalho buscou compreender a ecologia do microbioma associado às plantas de carnaúba, avaliando a influência do manejo de extração de folhas e do regime hídrico do solo sobre a atividade enzimática, avaliação da comunidade microbiana não cultivável (sequenciamento do gene 16S rRNA) e o potencial funcional de bactérias isoladas com características de promoção de crescimento vegetal.

Esta tese está estruturada em cinco capítulos sequenciais. O Capítulo 2 apresenta a revisão de literatura, fundamentando teoricamente os principais conceitos sobre o microbioma do solo, as abordagens metodológicas para seu estudo e a influência do regime hídrico e do manejo extrativista sobre as propriedades biológicas edáficas no semiárido. O Capítulo 3 traz o levantamento bibliométrico sobre os estudos envolvendo a carnaúba, mapeando o panorama global de publicações, as tendências de pesquisa, as redes de palavras-chave e as lacunas científicas estratégicas na área.

Os capítulos seguintes apresentam os dados experimentais obtidos neste estudo. O Capítulo 4 aborda a dinâmica bioquímica do ecossistema, avaliando as atividades de enzimas extracelulares do solo, a estequiometria coenzimática e as limitações nutricionais microbianas. O Capítulo 5 avança para a caracterização molecular do sistema, investigando a estrutura, a diversidade e as redes de coocorrência das comunidades bacterianas totais via sequenciamento do gene 16S rRNA. Por fim, o Capítulo 6 traz a vertente biotecnológica do trabalho, tratando do isolamento, da estimativa de densidade e da triagem funcional de bactérias cultiváveis com potencial para a promoção do crescimento vegetal.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Carnaúba: importância econômica, social e ecológica

A carnaúba é uma palmeira pertencente ao gênero *Copernicia*, um grupo de plantas que tem ocorrência em várias regiões do mundo como América do Sul, África Equatorial e Ásia meridional. Na América do Sul pode-se encontrar as espécies *Copernicia tectorum* na Venezuela e *Copernicia alba* na Bolívia, no Paraguai e no Brasil. A espécie *Copernicia prunifera* é observada apenas no Brasil e tem ocorrência nas regiões Nordeste (especialmente nos estados do Ceará, Piauí e Rio Grande do Norte), Centro-Oeste e Norte, nos vales dos rios nos biomas Caatinga e Cerrado (Rodrigues *et al.*, 2013). A proteção legal da carnaúba no território cearense foi consolidada em 2004, quando o Decreto-Lei nº 27.413 a elevou à categoria de símbolo estadual. De acordo com o texto normativo, qualquer supressão ou poda dessa palmeira depende, obrigatoriamente, de prévio consentimento das instâncias ambientais competentes (CEARÁ, 2004).

A *Copernicia prunifera* possui porte variável entre 7 e 15 metros, com uma média de tronco de 15 a 25 cm de diâmetro, tem crescimento lento e alcança maturidade produtiva apenas aos 10 anos de idade. Essa espécie é altamente resistente à ausência prolongada de água e inundações permanentes (Arruda; Calbo, 2004) (Figura 2.1). Suas folhas têm formato de leque, com segmentos rígidos, divididas até a metade da lâmina, com cobertura cerosa nas duas faces (Lorenzi *et al.* 1996; Mobin; Cavalcanti, 2000). Essa camada de cera atua como um mecanismo de defesa contra microrganismos nocivos e minimiza a desidratação foliar. Tal característica decorre, possivelmente, do processo adaptativo da espécie à sobrevivência em biomas de clima árido (Mesquita; Coelho; Montenegro, 2005).

Devido suas múltiplas formas de aproveitamento, a carnaubeira possui grande relevância econômica, social e ambiental nas regiões onde ocorre. No campo econômico, a exploração desta palmeira envolve atividades que utilizam as folhas, caule, fibra, fruto e raízes para a fabricação de diversos produtos (Carvalho; Gomes, 2009). O principal deles é a cera obtida através da extração e processamento do pó cerífero que recobre as folhas, sendo componente de produtos diversos (Ximenes; Crispim; Braga, 2019). Em 2021 a produção de cera alcançou cerca de 640 toneladas, com valor de produção superior a 278 milhões de reais. O município cearense de Granja foi o maior produtor de cera daquele ano (IBGE, 2021).

O uso da palha de carnaúba na produção de itens como bolsas, chapéus e coberturas residenciais persiste há séculos como uma herança cultural. Essa atividade

laborativa atravessa gerações, consolidando-se como uma prática secular que guarda métodos específicos de trabalho manuais e tradicionais. (Carvalho; Gomes, 2009).

Figura 1 – Carnaúba (*Copernicia prunifera*) em Caucaia, Ceará, Brasil.



Fonte: Elaborada pela Autora.

No âmbito social, a carnaúba apresenta relevância na criação de postos de trabalho em áreas rurais (Costa; Gomes, 2016). No Nordeste brasileiro, o extrativismo dessa palmeira é uma atividade geralmente desenvolvida por grupos de baixa renda (Carvalho; Gomes, 2009). Entre julho e dezembro, a carnaúba torna-se o centro da atividade extrativista para a obtenção do pó. Como esse intervalo coincide com a seca severa, que paralisa o cultivo agrícola tradicional, o aproveitamento da palmeira surge como uma fonte vital de sustento e ocupação para as famílias que dependem da terra (Carvalho; Gomes, 2009).

As áreas de carnaubais nativos são fundamentais na proteção e manutenção da diversidade e dos recursos naturais dos ambientes (Silva *et al.*, 2019), contribui para a conservação dos solos evitando a erosão e o assoreamento dos rios. Além disso, seus frutos servem de alimento para alguns animais como morcegos e porcos (Associação Caatinga, 2019). Nas regiões semiáridas, os carnaubais ocupam predominantemente os vales fluviais, caracterizados por vastos terrenos sujeitos a cheias sazonais. O regime hídrico local impõe

períodos de submersão que duram meses, seguidos por severos ciclos de seca. Tal alternância sugere que a espécie desenvolveu mecanismos fisiológicos específicos para tolerar a diminuição do oxigênio no solo decorrente do excesso de água no substrato (Holanda *et al.*, 2011).

A presença de solos halomórficos nesses ecossistemas confere à carnaubeira o papel de bioindicadora de sais. Devido a essa característica, a espécie é empregada na restauração de terrenos degradados pelo excesso de salinização, problema comum em áreas do semiárido sob irrigação intensiva (Holanda *et al.*, 2011). Contudo, embora a *C. prunifera* habite esses meios, sua capacidade de suportar o estresse salino é apenas intermediária, ficando abaixo dos patamares de tolerância observados em diversas dicotiledôneas (Holanda *et al.*, 2011). Ao investigar a fase inicial de crescimento da carnaúba, verificou-se que a exposição a teores de NaCl a partir de 75 mM compromete severamente a espécie. De acordo com o estudo de Holanda *et al.* (2011), esse nível de salinidade provoca um decréscimo de aproximadamente 50% tanto na viabilidade das plântulas quanto no acúmulo de biomassa. Outro importante papel ambiental vem da bagana, subproduto da produção de cera de carnaúba. A bagana de carnaúba possui um revestimento ceroso que reflete a radiação solar, funcionando como um agente protetor contra a radiação, o que contribui para a redução da evapotranspiração (Jetter; Kunst, 2008). A disposição desse resíduo no solo favorece a manutenção da umidade do solo, principalmente em períodos de seca prolongada e atenua a amplitude térmica do solo (Nascimento *et al.*, 2021), além de aumentar o teor de carbono orgânico do solo (Gonçalves *et al.*, 2019). A bagana possui alto teor de lignina e grupos químicos que contribuem diretamente para a resistência desse resíduo à decomposição (Gomes *et al.*, 2009), contribuindo para a formação de uma serapilheira densa quando esses resíduos são continuamente adicionados ao solo. Nesse sentido, é possível que a bagana de carnaúba aplicada sucessivamente afete a composição e a diversidade dos organismos edáficos (Nunes *et al.*, 2022).

2.2 Influência do regime hídrico e do manejo extrativista vegetal nas propriedades biológicas do solo

2.2.1 Regime hídrico e suas implicações nas propriedades físico-químicas do solo

As inundações periódicas criam condições anaeróbicas no solo que alteram profundamente os processos físicos e químicos do solo (Duan *et al.*, 2025), essas alterações

podem ser tanto benéficas quanto prejudiciais aos ambientes. Os benefícios incluem a reposição de nutrientes do solo e matéria orgânica e o fornecimento de água para uso de plantas e animais. Os impactos negativos das inundações (especialmente em inundações maiores e contínuas) incluem a erosão do solo e a destruição da vegetação existente (Rayburg; Neave; Thompson-Laing, 2023).

Quando se trata de estrutura e agregação do solo, as inundações sazonais são consideradas fatores de perturbação intensos (Garssen *et al.*, 2017). A duração do alagamento controla a disponibilidade de oxigênio no solo e, conseqüentemente, a intensidade das condições anaeróbicas. Essas condições afetam diretamente a dinâmica da matéria orgânica e as reações redox envolvendo óxidos de ferro e alumínio, processos que desempenham papel fundamental na formação dos agentes cimentantes responsáveis pela estrutura e pela agregação do solo. Inundações prolongadas promovem a compactação e dispersão do solo, reduzindo o espaço poroso e prejudicando sua estrutura. A ruptura dos agregados do solo pode aumentar a erosão e o transporte de sedimentos durante eventos de alagamento, contribuindo para a sedimentação em corpos d'água e a degradação de ecossistemas aquáticos (Rupngam; Messiga, 2024).

Os eventos de inundação também podem induzir mudanças na textura do solo. A deposição de sedimentos em áreas baixas pode resultar no acúmulo de partículas finas e matéria orgânica. Em contrapartida, a erosão do solo e o transporte de sedimentos podem levar à perda da camada superficial e à redistribuição de partículas grossas, afetando os gradientes de textura do solo e a morfologia do relevo (Rupngam; Messiga, 2024). Segundo Sarkar *et al.* (2018), as mudanças na textura do solo causadas pelas inundações podem influenciar a fertilidade do solo, as características de drenagem e a adequação do uso da terra, exigindo manejo cuidadoso e medidas de recuperação para restaurar a produtividade do solo e as funções ecossistêmicas (Rupngam; Messiga, 2024).

As variações no regime hídrico do solo podem influenciar diferentes propriedades físicas, especialmente aquelas relacionadas à organização e interação das partículas minerais. Nesse contexto, a textura do solo exerce papel fundamental ao controlar a proporção de areia, silte e argila, fatores que condicionam a formação e a estabilidade dos agregados. Esses agregados, por sua vez, atuam na proteção física da matéria orgânica, regulando sua decomposição e seu acúmulo no solo. Dessa forma, as características texturais estão diretamente associadas à dinâmica e à estabilidade da matéria orgânica no ambiente edáfico (Wang *et al.*, 2018).

A matéria orgânica do solo (MOS) compreende o conjunto de compostos orgânicos contendo carbono presentes no solo e derivados, direta ou indiretamente, de organismos vivos, suas frações apresentam diferenças em suas propriedades físicas e em sua estabilidade no solo e podem ser classificadas simplificadaamente como matéria orgânica particulada, associada a minerais e dissolvida (Cotrufo; Lavallée, 2022). Durante eventos de inundação, essas diferentes frações podem ser mobilizadas ou transformadas em função das alterações nas condições físicas e hidrológicas do solo. Estudos indicam que fatores como intensidade da precipitação, vazão e volume de água influenciam diretamente o transporte e a redistribuição da matéria orgânica particulada, associada a minerais e dissolvida (Oeurng; Sauvage; Sánchez-Pérez, 2010). Em particular, a matéria orgânica dissolvida tende a apresentar aumento de concentração durante eventos de cheia devido à maior lixiviação da biomassa e da matéria orgânica presente nos solos, especialmente em áreas ribeirinhas (Sao; Praise; Watanabe, 2023). Por outro lado, a diluição por águas de chuva ou subterrâneas pode reduzir sua concentração em determinados momentos do evento hidrológico (Clark; Lane; Chapman, 2008).

A dinâmica da matéria orgânica dissolvida durante períodos de inundação também pode variar em função das fontes de matéria orgânica, do uso do solo e das características do fluxo hídrico. Em períodos de alta vazão, por exemplo, pode ocorrer maior diversidade molecular, frequentemente associada a compostos derivados da degradação da lignina, resultado da intensificação da lixiviação do material orgânico do solo (Shang *et al.*, 2018). Além disso, a duração da inundação e as condições do período pós-inundação podem influenciar diretamente as trocas entre solo e água, afetando a disponibilidade e a composição da matéria orgânica dissolvida (Sao; Praise; Watanabe, 2023).

As cheias sazonais geram impactos profundos nas propriedades químicas do solo, incluindo alterações nas reações de oxi-redução, dinâmica de nutrientes, pH, teor de matéria orgânica do solo e, conseqüentemente, a fertilidade do solo. Compreender esses impactos é fundamental para o manejo da saúde do solo, a ciclagem de nutrientes e a produtividade (Rupngam; Messiga, 2024).

Entre as primeiras alterações observadas no solo sob alagamento está a restrição da difusão de gases atmosféricos nos poros do solo, o que leva à rápida depleção de oxigênio devido ao consumo por raízes, microrganismos e outros agentes redutores. Como consequência, ocorre a redução do potencial de oxirredução (Eh), estabelecendo condições anaeróbias que iniciam uma sequência de reações redox no solo (Ponnamperuma, 1984; Pezeshki; DeLaune, 2008). Com a diminuição do Eh, diferentes processos químicos passam a

ocorrer de forma sequencial, incluindo a desnitrificação e a redução de compostos contendo metais e enxofre. Nessa sequência típica de reduções, o nitrato (NO_3^-) é reduzido a N_2 , o manganês (Mn^{4+}) a Mn^{2+} , o ferro (Fe^{3+}) a Fe^{2+} e o sulfato (SO_4^{2-}) a formas reduzidas como H_2S ou HS^- , dependendo das condições de pH. Paralelamente, o metabolismo microbiano em condições anaeróbicas pode levar à formação de compostos orgânicos reduzidos, como os ácidos acético e butírico, contribuindo para alterações adicionais na química do solo (Pezeshki; DeLaune, 2008).

Essas transformações redox também influenciam diretamente o pH do solo. O alagamento pode modificar os níveis de acidez ou alcalinidade, afetando a solubilidade de nutrientes, a mobilidade de metais e a atividade microbiana. Em alguns casos, condições anaeróbicas podem favorecer a liberação de metabólitos ácidos que contribuem para a acidificação do solo; em outros, a redução de compostos minerais pode levar ao aumento do pH, aproximando-o da neutralidade (Rupngam; Messiga, 2024).

As inundações causam a perda e redistribuição de nutrientes no solo devido aos processos de lixiviação, erosão e deposição de sedimentos. Nutrientes solúveis como nitrogênio (N), fósforo (P), potássio (K) e enxofre (S) são suscetíveis à lixiviação durante eventos de inundação, resultando em depleção de nutrientes no solo e poluição da água (Khan *et al.*, 2019). As alterações no ciclo do N em solos alagados estão principalmente ligadas à diminuição das concentrações de oxigênio, ao acúmulo de amônio e à volatilização da amônia. Em planícies aluviais, a remoção de nitrato pode ser intensificada devido à alta desnitrificação quando a inundação intermitente proporciona as condições anaeróbicas necessárias (Shrestha *et al.*, 2019; Rupngam; Messiga, 2024).

As inundações mobilizam o P do solo e podem aumentar sua disponibilidade durante as primeiras semanas de alagamento, mas sua disponibilidade diminui com o tempo (Maranguit; Guillaume; Kuzyakov, 2017). O fósforo liberado de solos ácidos e anaeróbicos está intimamente associado à dissolução redutiva de fosfatos de Fe e Mn (Scalenghe *et al.*, 2012). As inundações induzem alterações na composição química do solo, afetando as concentrações de elementos, a mineralogia e as reações de oxirredução. A dissolução redutiva de minerais leva à liberação de metais-traço e elementos metaloides na solução do solo. Alterações nas condições de oxirredução do solo influenciam a especiação e a mobilidade química, impactando a fertilidade do solo e o transporte de contaminantes (Rupngam; Messiga, 2024).

O impacto das inundações nas propriedades químicas do solo tem consequências significativas para a fertilidade do solo e a produtividade agrícola. Isso ocorre porque a

lixiviação de minerais, oscilações no pH e na matéria orgânica, além de variações na forma como o fósforo se apresenta, prejudicam a nutrição vegetal e o rendimento das safras (Rupngam; Messiga, 2024).

2.2.2 Regime hídrico e suas implicações nas propriedades biológicas do solo

Os processos ecológicos que ocorrem em solos alagados, como mudanças nas condições redox e na dinâmica de nutrientes, exercem forte influência sobre a estrutura e a atividade das comunidades microbianas. Essas condições podem modificar tanto a composição taxonômica quanto as funções metabólicas desempenhadas pelos microrganismos do solo (Pezeshki; DeLaune, 2012). Considerando o papel fundamental que os microrganismos desempenham na manutenção da saúde e do funcionamento do ecossistema do solo as alterações na microbiota podem impactar a produtividade vegetal a longo prazo (Shah *et al.*, 2011; Suzuki *et al.*, 2005).

A principal consequência das inundações é a depleção de oxigênio devido à água estagnada e à deposição de sedimentos nos macroporos. Além disso, o impacto na disponibilidade de carbono e nutrientes no solo afetam diretamente o metabolismo microbiano (Rupngam; Messiga, 2024). As inundações criam condições anaeróbicas no solo, afetando o metabolismo microbiano e a ciclagem biogeoquímica de nutrientes. Microrganismos anaeróbicos utilizam aceptores alternativos de elétrons, como nitrato, sulfato e dióxido de carbono, para a produção de energia e decomposição da matéria orgânica. O metabolismo anaeróbico leva à produção de subprodutos da fermentação, como ácidos orgânicos, metano e sulfeto de hidrogênio, influenciando o pH do solo, o potencial redox e a disponibilidade de nutrientes (Rupngam; Messiga, 2024).

Os alagamentos promovem mudanças que podem ser transitórias, levando a mudanças progressivas de comunidades aeróbicas para anaeróbicas. Essas mudanças podem ser vistas como a predominância de comunidades anaeróbicas sobre as aeróbicas, e não o desaparecimento completo destas últimas. A predominância de comunidades anaeróbicas, sobre aeróbicas é marcada por alterações nas funções do solo que afetam a resiliência dos ecossistemas. Condições anaeróbicas durante inundações favorecem a proliferação de microrganismos anaeróbicos, como fermentadores, redutores de sulfato e metanogênicos (Barneze *et al.*, 2023). Além disso, algumas adaptações dos microrganismos incluem características como a formação de endósporos, a produção de osmoprotetores e estruturas

especializadas da parede celular, que aumentam a resistência e a resiliência microbiana ao estresse hidrológico (Das *et al.*, 2025).

Os períodos de alagamento do solo favorecem o aumento de táxons anaeróbicos, como *Bacillota*, *Desulfobacterota*, metanogênicos e *Geobacteraceae*, enquanto pode reduzir a abundância de grupos como *Actinomycetota* e *Pseudomonadota* após períodos prolongados de inundação. Esse processo também diminui microrganismos benéficos às plantas, como *Sphingomonas*, *Streptomyces*, *Saccharimonadia*, *Massilia* e *Flavobacterium*, conhecidos por funções como ciclagem de nutrientes, solubilização de fosfato e produção de compostos promotores de crescimento vegetal. Além disso, o alagamento pode reduzir a abundância de Chloroflexi, grupo importante na degradação da matéria orgânica e em processos de ciclagem de nutrientes no solo (Das *et al.*, 2025).

Essas alterações microbianas também se refletem na atividade enzimática do solo, um sensível indicador biológico da saúde do ecossistema. Durante eventos de inundação, a atividade enzimática pode aumentar em resposta às mudanças ambientais e ao aumento da biomassa microbiana; entretanto, a limitação de oxigênio e alterações na difusão de substratos afetam a eficiência desses processos. Além disso, condições anaeróbicas promovem mudanças na estrutura da comunidade microbiana, podendo aumentar a biomassa total de microrganismos, mas reduzir marcadores associados a bactérias aeróbias (Rupngam; Messiga, 2024). Nesse contexto, a avaliação integrada das propriedades físico-químicas do solo, da dinâmica microbiana e da atividade enzimática é essencial para compreender os processos de ciclagem de carbono e nitrogênio e o funcionamento de ecossistemas sujeitos a alagamento.

2.2.3 Manejo extrativista vegetal e suas implicações nas propriedades físico-químicas do solo

O manejo refere-se ao conjunto de práticas humanas destinadas a transformar ou manter a natureza em determinado estado, conforme objetivos específicos. No caso das plantas, esse manejo envolve ações diretas ou indiretas realizadas sobre indivíduos ou populações vegetais para favorecer a disponibilidade de características desejáveis. Em sistemas extrativistas de *Copernicia prunifera*, as estratégias de manejo incluem principalmente a coleta e a proteção de indivíduos (Almeida *et al.*, 2020). Esse manejo também é frequentemente acompanhado pela deposição de resíduos vegetais no solo, como fragmentos de folhas, talos e material particulado resultante do processamento (Amaral, 2023).

Após a deposição no solo, esses resíduos vegetais passam por processos de decomposição mediados principalmente por microrganismos e pela fauna edáfica. Esse material orgânico constitui a chamada serapilheira, composta por folhas, ramos, cascas e outros fragmentos de plantas que se acumulam na superfície do solo (Inkotte *et al.*, 2019). A ciclagem biogeoquímica em ambientes naturais depende em grande parte da serapilheira, que atua como um canal primário para a devolução de minerais à terra. Esse processo é vital para assegurar a estabilidade nutricional e a preservação da fertilidade em biomas terrestres (Inkotte *et al.*, 2019).

Durante o processo de decomposição, os resíduos vegetais liberam gradualmente nutrientes essenciais, como nitrogênio, fósforo e potássio, que podem ser reincorporados ao sistema solo-planta. Esse processo é fundamental em ambientes tropicais, onde grande parte da fertilidade do solo está associada à dinâmica da matéria orgânica e ao fluxo de nutrientes proveniente da serapilheira. Assim, a deposição e decomposição de resíduos vegetais desempenham papel central na ciclagem de nutrientes e na sustentação da produtividade dos ecossistemas naturais e manejados (Costa *et al.*, 2024).

A decomposição da serapilheira é um dos processos bioquímicos importantes em regiões áridas e semiáridas, e um componente chave da ciclagem regional de nutrientes e carbono, sendo afetada principalmente pelo clima, pela qualidade da serapilheira e pela comunidade de decompositores (Xin-Yuan *et al.*, 2013). O acúmulo de resíduos vegetais sobre a superfície do solo exerce papel importante na melhoria da estrutura edáfica. A incorporação gradual deste material orgânico favorece a formação e estabilização de agregados do solo, resultado da interação entre partículas minerais, substâncias húmicas e a atividade de microrganismos. Esse processo contribui para o aumento da porosidade, da infiltração de água e da capacidade de retenção hídrica, além de reduzir a compactação e a suscetibilidade à erosão (Six *et al.*, 2004). A camada de serapilheira também atua como uma proteção física da superfície do solo, amortecendo o impacto direto das gotas de chuva, reduzindo a perda de partículas por escoamento superficial e contribuindo para a manutenção da umidade e da estabilidade térmica do solo (Brady; Weil, 2008).

A decomposição desses resíduos também é capaz de modular as propriedades químicas do solo, promovendo o incremento da matéria orgânica e influenciando diretamente a dinâmica de nutrientes (Lal, 2015). Durante esse processo, compostos orgânicos solúveis, ácidos húmicos e fúlvicos são liberados, contribuindo para o aumento da capacidade de troca catiônica e para a retenção de nutrientes essenciais no sistema solo. Além disso, a mineralização da matéria orgânica libera gradualmente elementos como nitrogênio, fósforo e

enxofre, tornando-os disponíveis para as plantas e para os microrganismos do solo. Em ecossistemas tropicais, onde muitos solos apresentam baixa fertilidade natural, a deposição contínua de resíduos vegetais constitui um dos principais mecanismos de manutenção da fertilidade e da sustentabilidade dos sistemas vegetais, influenciando diretamente a qualidade química e biológica do solo ao longo do tempo (Lal, 2015; Brady; Weil, 2008).

2.2.4 Manejo extrativista vegetal e suas implicações nas propriedades biológicas do solo

Os microrganismos do solo, os organismos mais abundantes e diversos do planeta, desempenham múltiplas funções ecossistêmicas, como a decomposição da matéria orgânica e a fertilidade do solo (Jiao *et al.*, 2025). Os resíduos vegetais de folhagem e sistemas radiculares constituem o aporte primordial de energia para a microbiota e a microfauna edáfica. Essa biomassa é determinante para funções vitais, tais como a estocagem de carbono, o fluxo de minerais e a biodegradação de compostos orgânicos. (Jiao *et al.*, 2025). Posto isso, a dinâmica e a diversidade das comunidades microbianas do solo são fortemente influenciadas pelas condições ambientais e pelo manejo da vegetação. Alterações na cobertura vegetal ou na quantidade de resíduos orgânicos disponíveis podem modificar a estrutura e a atividade desses microrganismos (Aislabie; Eslippe; Dymond, 2013). Em sistemas extrativistas vegetais, a remoção recorrente de biomassa pode reduzir o aporte de serapilheira ao solo, afetando a disponibilidade de carbono e nutrientes utilizados pelos microrganismos como fonte de energia. Essas mudanças podem refletir diretamente nos processos de decomposição e mineralização da matéria orgânica, influenciando a ciclagem de nutrientes e a fertilidade do solo (Pajares; Bohannan, 2016).

A serapilheira representa uma das principais vias de entrada de matéria orgânica no solo e exerce papel fundamental na manutenção da atividade biológica. A decomposição desse material é conduzida principalmente por bactérias e fungos, que degradam compostos complexos como celulose e lignina, liberando nutrientes novamente para o sistema solo-planta. A diversidade microbiana está diretamente associada à eficiência desses processos, pois diferentes grupos microbianos possuem vias metabólicas específicas para a degradação de diferentes tipos de resíduos orgânicos (Ferris; Venette; Cow, 2004).

Em ambientes sujeitos ao alagamento sazonal as propriedades biológicas do solo também são podem ser influenciadas pelas variações no regime hídrico. Durante os períodos de inundação, a difusão de oxigênio no solo é drasticamente reduzida, estabelecendo condições anaeróbias que alteram a composição e o funcionamento das comunidades

microbianas. Nessas condições, microrganismos adaptados à baixa disponibilidade de oxigênio passam a predominar, promovendo processos metabólicos específicos, como desnitrificação, fermentação e redução de ferro e sulfato, os quais afetam significativamente a dinâmica do carbono e do nitrogênio no solo (Reddy; DeLaune; Inglett, 2022).

Em áreas que passam por alagamento sazonal, após o recuo das águas, ocorre a reoxigenação gradual do solo, restabelecendo condições aeróbias e promovendo mudanças rápidas na atividade microbiana. Esse pulso de oxigenação estimula a decomposição da matéria orgânica acumulada durante o período de inundação, liberando nutrientes importantes para o crescimento da vegetação. Em sistemas extrativistas localizados em áreas com alagamento sazonal, a interação entre o manejo da vegetação e as variações hidrológicas pode influenciar fortemente a estrutura das comunidades microbianas e o funcionamento dos processos biogeoquímicos do solo, afetando a sustentabilidade ecológica desses ecossistemas (Reddy; DeLaune; Inglett, 2022; Mitsch; Gosselink, 2015).

2.3 Abordagens para estudo do microbioma do solo

2.3.1 Atividade enzimática como indicador funcional da qualidade do solo

As enzimas do solo contribuem para a decomposição e transformação da matéria orgânica do solo, liberam nutrientes disponíveis para a biota e estão envolvidas nos ciclos de elementos biogênicos (Daunoras; Kačergius; Gudiukaitė, 2024). As enzimas intracelulares existem apenas dentro dos organismos, fornecendo suas atividades vitais e se degradam após a morte dos organismos, tendo quase nenhum efeito sobre o solo. Quanto às enzimas extracelulares, os organismos as liberam no ambiente, onde oxidam/hidrolisam compostos orgânicos poliméricos e, assim, controlam o equilíbrio entre a transformação de espécies estáveis e lábeis da matéria orgânica do solo (Nikitin *et al.*, 2022).

As atividades enzimáticas mudam consideravelmente mais rápido em comparação com a maioria das características físicas e químicas do solo, o que possibilita a detecção da transformação da matéria orgânica do solo em estágios iniciais. Tipicamente, as atividades de amilase, glicosidase, celulase, quitinase, fosfatase, protease e urease são detectáveis no solo. Os principais métodos utilizados para medir as atividades das enzimas empregam espectrofotometria, fluorescência e isótopos radiomarcados (Nikitin *et al.*, 2022).

A conversão de fontes de C, N, P e S em compostos solúveis é um processo importante que envolve diferentes enzimas do solo (Daunoras; Kačergius; Gudiukaitė, 2024).

Entre elas, as β -glicosidases são responsáveis principalmente pela hidrólise de derivados da glicose, participando diretamente da degradação da celulose e do ciclo do carbono, o que contribui para a disponibilização de fontes de carbono para a microbiota do solo. A atividade dessas enzimas é fortemente influenciada por fatores ambientais, como pH, umidade e teor de matéria orgânica (Daunoras; Kačergius; Gudiukaitė, 2024). A enzima urease atua no ciclo do nitrogênio ao catalisar a hidrólise da ureia, liberando íons amônio e influenciando o pH do solo. Sua atividade varia conforme condições de manejo, como fertilização orgânica e preparo do solo, além de fatores ambientais, sendo frequentemente utilizada como indicador da qualidade do solo e da dinâmica do nitrogênio em sistemas agrícolas e naturais (Daunoras; Kačergius; Gudiukaitė, 2024).

Outras enzimas importantes estão associadas à ciclagem de fósforo e enxofre no solo. As fosfatases ácidas são fundamentais para o ciclo do fósforo no trópico, atuando como catalisadoras na decomposição de monoésteres e diésteres fosfatados. Esse processo bioquímico é o que permite a transformação do estoque orgânico em fósforo prontamente disponível no solo (Daunoras; Kačergius; Gudiukaitė, 2024). Visto que a absorção vegetal prioriza as formas inorgânicas, enquanto o estoque no solo é predominantemente orgânico, a atuação enzimática torna-se vital para o suprimento nutricional. Diante da escassez desse elemento, tanto o sistema radicular quanto a microbiota elevam a liberação de fosfatases, visando converter e disponibilizar as frações retidas no substrato (Daunoras; Kačergius; Gudiukaitė, 2024). Já as arilsulfatases estão relacionadas à mineralização do enxofre orgânico, contribuindo para a regulação da disponibilidade de sulfato no solo. Sua atividade apresenta relação inversa com a concentração de sulfato solúvel e adsorvido e está fortemente associada à biomassa microbiana e aos processos de imobilização de enxofre, evidenciando seu papel relevante na dinâmica desse elemento e na saúde do solo (Daunoras; Kačergius; Gudiukaitė, 2024).

A atividade enzimática no solo é influenciada por diversos fatores ambientais e edáficos que regulam a produção, a estabilidade e a eficiência catalítica dessas biomoléculas. Entre os principais fatores estão o pH, a temperatura, a umidade do solo, o teor de matéria orgânica, a disponibilidade de substrato e as características físicas do solo, como textura e estrutura (Cadwell, 2005). O pH influencia a conformação das enzimas e a disponibilidade de nutrientes, já a temperatura regula a velocidade das reações bioquímicas e as atividades microbianas. A umidade do solo controla a difusão de substratos e enzimas no ambiente edáfico. Adicionalmente, a matéria orgânica atua como fonte de energia e substrato para os microrganismos produtores de enzimas (Cadwell, 2005). Alterações nas condições

ambientais, como estresse hídrico, condições anaeróbias ou alagamento, podem modular significativamente a atividade enzimática, uma vez que afetam diretamente a comunidade microbiana e os processos metabólicos associados a elas (Daunoras; Kačergius; Gudiukaitė, 2024).

O uso e o manejo do solo também exercem influência significativa sobre a atividade enzimática, uma vez que modificam as condições físicas, químicas e biológicas desse ambiente (Acosta-Martínez *et al.*, 2007). Em geral, solos sob vegetação natural ou sistemas de manejo conservacionista apresentam maior atividade enzimática, devido à maior disponibilidade de resíduos orgânicos e à maior diversidade microbiana (Daunoras; Kačergius; Gudiukaitė, 2024). Por outro lado, práticas que promovem a degradação do solo, como revolvimento excessivo ou remoção da cobertura vegetal, podem reduzir a atividade microbiana e comprometer processos fundamentais como a decomposição da matéria orgânica e a ciclagem de nutrientes, impactando diretamente na atividade das enzimas do solo (Acosta-Martínez *et al.*, 2007).

Sob essa perspectiva, o estudo das atividades enzimáticas consolidou-se como um recurso estratégico para diagnosticar a saúde da terra e a dinâmica dos ecossistemas. Devido à sua alta reatividade frente a oscilações no ambiente ou intervenções de manejo, essas atividades bioquímicas funcionam como métricas precisas da condição biológica e da viabilidade a longo prazo das práticas agrícolas (Luo; Meng; Gu, 2017; Nikitin *et al.*, 2022).

2.3.2 Análise da comunidade bacteriana por ferramentas moleculares

A análise de comunidades microbianas em habitats naturais, como o solo, é um dos pilares da pesquisa atual sobre o funcionamento de ecossistemas naturais. Nas abordagens microbiológicas tradicionais do solo, os dados sobre microrganismos do solo foram, historicamente, obtidos pela análise de material derivado do crescimento microbiano, ou seja, células em culturas líquidas ou colônias obtidas por plaqueamento. No entanto, tais métodos frequentemente apresentam limitações significativas, visto que apenas uma pequena fração da microbiota do solo pode ser acessada por meio de cultivo (Van Elsas; Boersma, 2011).

Para superar esses desafios, ferramentas moleculares avançadas e mais abrangentes, baseadas na análise de ácidos nucleicos (DNA e RNA) extraídos diretamente do solo, são agora utilizadas para avaliar a biodiversidade do ambiente do solo, sem a necessidade de cultivar microrganismos previamente, o que acelera os procedimentos de pesquisa. A utilização de material genético no estudo da ecologia do solo fornece a base para

examinar não apenas genes selecionados, mas também genomas completos. Essa abordagem revolucionou o conceito de determinação da diversidade microbiana e ecológica do solo, sendo atualmente a principal ferramenta de pesquisa da biologia molecular (Wydro, 2022).

As abordagens moleculares baseiam-se principalmente na extração direta de DNA do solo, seguida da amplificação de genes marcadores por meio da reação em cadeia da polimerase (PCR). A partir desse material genético é possível detectar, identificar e comparar diferentes grupos microbianos presentes no ambiente, fornecendo uma visão mais abrangente da diversidade e da estrutura das comunidades bacterianas (Torsvik; Øvreås, 2002). Entre os genes utilizados como marcadores moleculares, o gene ribossomal 16S rRNA é amplamente empregado na caracterização de comunidades bacterianas, devido à presença de regiões conservadas e variáveis que permitem tanto à amplificação universal quanto a diferenciação taxonômica entre os microrganismos. A amplificação desse gene por PCR, associada a diferentes abordagens analíticas, possibilita avaliar a composição e a diversidade das comunidades bacterianas em diferentes ambientes, incluindo solos naturais e agrícolas (Janda; Abbott, 2007).

O avanço das tecnologias de sequenciamento de nova geração (Next-Generation Sequencing – NGS) ampliou significativamente a capacidade de investigação da diversidade microbiana do solo (Mishra; Singh; Singh, 2023). Plataformas de alto rendimento, como as baseadas em sequenciamento massivo paralelo, permitem a obtenção de milhares a milhões de sequências em uma única análise, proporcionando uma caracterização mais detalhada da riqueza e da composição taxonômica das comunidades bacterianas (Knight *et al.*, 2018). Essa abordagem possibilita detectar microrganismos raros e identificar padrões de distribuição microbiana associados a diferentes condições ambientais ou sistemas de uso do solo (Caporaso *et al.*, 2012).

O intenso desenvolvimento de métodos moleculares levou à coleta de uma enorme quantidade de dados experimentais. Tanto a grande quantidade de resultados obtidos quanto os conjuntos de dados resultantes de experimentos em escala celular não podem ser utilizados sem o auxílio de tecnologia computacional avançada (Wydro, 2022). Assim, após o sequenciamento, os dados gerados são processados por meio de ferramentas bioinformáticas que realizam etapas de filtragem de qualidade, agrupamento de sequências e atribuição taxonômica com base em bancos de dados de referência. A partir dessas análises, é possível estimar diferentes métricas de diversidade microbiana, incluindo diversidade alfa, que descreve a diversidade dentro de uma amostra, e diversidade beta, que avalia diferenças na composição das comunidades entre ambientes ou tratamentos (Knight *et al.*, 2018). Essas

abordagens permitem identificar padrões na estrutura das comunidades bacterianas e compreender como fatores ambientais influenciam a distribuição e a abundância relativa dos microrganismos no solo (Knight *et al.*, 2018).

Além da caracterização taxonômica, abordagens computacionais também possibilitam inferir potenciais funções ecológicas das comunidades microbianas a partir dos dados de sequenciamento do gene 16S rRNA. Ferramentas de predição funcional permitem estimar a participação de diferentes grupos bacterianos em processos metabólicos associados aos ciclos biogeoquímicos, contribuindo para a compreensão das relações entre diversidade microbiana e funcionamento do ecossistema (Langille *et al.*, 2013). Portanto, a integração entre sequenciamento molecular e análises bioinformáticas tem se mostrado ferramenta fundamental para avaliar os impactos de mudanças ambientais, práticas de manejo e diferentes usos do solo sobre a estrutura e o funcionamento das comunidades microbianas, fornecendo informações úteis para o monitoramento da qualidade do solo e a sustentabilidade dos ecossistemas terrestres.

2.3.3 Isolamento e potencial funcional de bactérias promotoras de crescimento vegetal

As interações planta-microrganismo-solo exercem papel fundamental na transformação, mobilização e solubilização de nutrientes a partir de um reservatório limitado, e subsequentemente na absorção de nutrientes essenciais pelas plantas para que alcancem seu pleno potencial genético. Atualmente, o uso de abordagens biológicas está se tornando cada vez mais popular como um aditivo aos fertilizantes minerais para melhorar a produtividade agrícola em um sistema integrado de manejo de nutrientes. Nesse sentido, o uso bactérias promotoras do crescimento de plantas (BPCP) tem demonstrado potencial para o desenvolvimento de sistemas sustentáveis na produção agrícola. Diversas bactérias simbióticas (*Rhizobium* sp.) e não simbióticas (*Azotobacter*, *Azospirillum*, *Bacillus* e *Klebsiella* sp., etc.) estão sendo utilizadas mundialmente com o objetivo de aumentar a produtividade vegetal (Hayat *et al.*, 2010).

As bactérias promotoras de crescimento vegetal são frequentemente encontradas na rizosfera, região do solo diretamente influenciada pelas raízes das plantas e caracterizada por intensa atividade biológica. Nessa zona, a liberação de exsudatos radiculares, compostos por açúcares, aminoácidos, ácidos orgânicos e outros metabólitos, cria um ambiente rico em nutrientes que favorece o desenvolvimento e a seleção de microrganismos específicos (Mendes; Garbeva; Raaijmakers, 2013). Essa interação dinâmica entre raízes e

microrganismos contribui para a formação de comunidades bacterianas especializadas, muitas das quais estabelecem relações benéficas com as plantas, promovendo seu crescimento, auxiliando na absorção de nutrientes e atuando no controle de fatores que causam estresse vegetal (Lugtenberg; Kamilova, 2009).

O isolamento de bactérias com potencial promotor de crescimento vegetal geralmente é realizado a partir de amostras de solo, rizosfera ou tecidos vegetais, utilizando técnicas microbiológicas clássicas baseadas em diluições seriadas e cultivo em meios de cultura específicos (Glick, 2012). Apesar das diferenças entre essas bactérias, todas utilizam os mesmos mecanismos. As BPCP podem promover o crescimento das plantas diretamente e indiretamente (Glick, 2012; Vessey, 2003). As vias diretas de promoção do crescimento vegetal operam, primordialmente, ao otimizar a captação de nutrientes ou ao regular o balanço hormonal da planta. Nesse grupo, sobressaem-se a síntese de fitormônios (como o AIA, indutor da expansão radicular), a fixação biológica do nitrogênio, a solubilização de fosfatos e a secreção de sideróforos, que quelam o ferro para facilitar sua absorção. Já as vias indiretas focam na supressão de microrganismos fitopatogênicos, exercendo uma função de controle biológico que mitiga danos ao desenvolvimento das culturas (Glick, 2012; Vessey, 2003).

Por todas essas características benéficas, as BPCP têm sido amplamente investigadas quanto ao seu potencial de aplicação em sistemas agrícolas sustentáveis. Esses microrganismos podem ser utilizados como inoculantes microbianos ou bioinsumos, contribuindo para o aumento da eficiência no uso de nutrientes, melhoria do crescimento das plantas e maior tolerância a estresses bióticos e abióticos (Bhattacharyya; Jha, 2012). Além disso, a utilização de BPCP pode reduzir a dependência de fertilizantes e defensivos químicos, promovendo práticas agrícolas mais sustentáveis e ambientalmente seguras (Ramakrishna; Yadav, 2019). Nesse contexto, o isolamento e a caracterização de bactérias com potencial funcional tornam-se etapas fundamentais para a seleção de microrganismos capazes de atuar como agentes biotecnológicos no manejo do solo e na promoção do crescimento vegetal.

A integração de diferentes abordagens metodológicas tem ampliado significativamente a compreensão da dinâmica microbiana no solo. Enquanto a avaliação da atividade enzimática fornece informações sobre a saúde, funcionamento metabólico e os processos biogeoquímicos em andamento no solo, as ferramentas moleculares permitem caracterizar a estrutura e a diversidade das comunidades microbianas presentes no ambiente. Além disso, o isolamento e a caracterização funcional de microrganismos possibilitam identificar bactérias com potencial biotecnológico e compreender seus mecanismos de interação com as plantas e o solo. Assim, a combinação dessas estratégias contribui para uma

visão mais ampla e significativa da microbiota associada a plantas de carnaúba e de seu papel na manutenção da qualidade do solo, na ciclagem de nutrientes e na promoção do crescimento vegetal.

REFERÊNCIAS

- ACOSTA-MARTÍNEZ, Verónica *et al.* Enzyme activities as affected by solo properties and land use in a tropical watershed. **Applied Soil Ecology**, v. 35, n. 1, p. 35–45, 2007.
- AISLABIE, Jackie; DESLIPPE, Julie R.; DYMOND, J. Solo microbes and their contribution to solo services. In: *Ecosystem services in New Zealand: conditions and trends*. Lincoln: Manaaki Whenua Press, 2013. p. 143–161.
- ALMEILDA, José Afonso Santana *et al.* Uso, percepção e manejo local de *Copernicia prunifera* (Miller) H. E. Moore em comunidades rurais do Cerrado brasileiro. **Revista de Etnobiologia e Etnomedicina**, v. 1, p. 16, 2021.
- AMARAL, R. V. do. O manejo extrativista influencia a dinâmica do carbono e nutrientes em carnaubais nativos? 2023. Dissertação (Mestrado em Ciência do Solo) – Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2023.
- ARRUDA, G. M. T.; CALBO, M. E. R. Efeitos da inundação no crescimento, trocas gasosas e porosidade radicular da carnaúba (*Copernicia prunifera* (Mill.) H. E. Moore). **Acta Botanica Brasilica**, v. 18, p. 219–224, 2004.
- ASSOCIAÇÃO CAATINGA. **Cadeia produtiva da carnaúba: manual de boas práticas**. Fortaleza: Associação Caatinga, 2019.
- BARNEZE, Arlete S. *et al.* Plant communities can attenuate flooding induced N₂O fluxes by altering nitrogen cycling microbial communities and plant nitrogen uptake. **Solo Biology and Biochemistry**, v. 185, p. 109142, 2023.
- BAS, Tomas Gabriel; SÁEZ, Mario Luis; SÁEZ, Nicolas. Sustainable development versus extractivist deforestation in tropical, subtropical, and boreal forest ecosystems: repercussions and controversies about the mother tree and the mycorrhizal network hypothesis. **Plants**, v. 13, n. 9, p. 1231, 2024.
- BHATTACHARYYA, Pranab N.; JHA, Dhruva K. Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): emergence in agriculture. **World Journal of Microbiology and Biotechnology**, v. 28, n. 4, p. 1327–1350, 2012.
- BRADY, Nyle C.; WEIL, Ray R. **The nature and properties of solos**. Upper Saddle River: Prentice Hall, 2008.
- CALDWELL, Bruce A. **Enzyme activities as a component of solo biodiversity: a review**. **Pedobiologia**, v. 49, n. 6, p. 637–644, 2005.
- CAPORASO, J. Gregory *et al.* Ultra-high-throughput microbial community analysis on the Illumina HiSeq and MiSeq platforms. **The ISME Journal**, v. 6, n. 8, p. 1621–1624, 2012.
- CARVALHO, J. N. F.; GOMES, J. M. A. P. Pobreza, emprego e renda na economia da carnaúba. **Revista Econômica do Nordeste**, v. 40, n. 2, p. 361–378, 2009.

CEARÁ. Decreto nº 27.413, de 30 de março de 2004. Dispõe sobre a instituição da carnaúba (*Copernicia prunifera*) como árvore símbolo do Estado do Ceará e dá outras providências. Diário Oficial do Estado do Ceará, Fortaleza, 2 abr. 2004.

CHAUHAN, Poonam *et al.* Solo microbiome: diversity, benefits and interactions with plants. **Sustainability**, v. 15, n. 19, p. 14643, 2023.

CLARK, J. M.; LANE, S. N.; CHAPMAN, P. J.; ADAMSON, J. K. Link between DOC in near-surface peat and stream water in an upland catchment. **Science of the Total Environment**, v. 404, p. 308–315, 2008.

COSTA, Romario Martins *et al.* Seasonal responses of solo microbial biomass C and enzymatic activity comparing no-tillage and integrated crop-livestock systems. **European Journal of Solo Biology**, v. 121, p. 103628, 2024.

COSTA, V. L. S.; GOMES, J. M. A. Crédito e conservação ambiental no extrativismo da carnaúba (*Copernicia prunifera* (Mill.) H. E. Moore) no nordeste brasileiro no período de 2007 a 2012. **Interações**, v. 17, p. 4–14, 2016.

COTRUFO, M. Francesca; LAVALLEE, Jocelyn M. Solo organic matter formation, persistence, and functioning: a synthesis of current understanding to inform its conservation and regeneration. **Advances in Agronomy**, v. 172, p. 1–66, 2022.

DAS, A. K. *et al.* The impact of flooding on solo microbial communities and their functions: a review. **Stresses**, v. 5, n. 2, p. 30, 2025.

DAUNORAS, J.; KAČERGIUS, A.; GUDIUKAITĖ, R. Role of solo microbiota enzymes in solo health and activity changes depending on climate change and the type of solo ecosystem. **Biology**, v. 13, n. 2, p. 85, 2024.

DUAN, X. *et al.* Effects of extreme flooding on solo characteristics, solo enzyme activity, and microbial structure in Shengjin Lake. **Water**, v. 17, n. 12, p. 1789, 2025.

FERREIRA, C. S.; NUNES, J. A. R.; GOMES, R. L. F. Manejo de corte das folhas de *Copernicia prunifera* (Miller) H. E. Moore no Piauí. *Revista Caatinga*, v. 26, n. 2, p. 25–30, 2013.

FERRIS, H.; VENETTE, R. C.; SCOW, K. M. Solo management to enhance bacterivore and fungivore nematode populations and their nitrogen mineralisation function. **Applied Soil Ecology**, v. 25, n. 1, p. 19–35, 2004.

GARSSSEN, A. G. *et al.* Effects of increased flooding on riparian vegetation: field experiments simulating climate change along five European lowland streams. **Global Change Biology**, v. 23, n. 8, p. 3052–3063, 2017.

GLICK, B. R. Plant growth-promoting bacteria: mechanisms and applications. **Scientifica**, v. 2012, p. 963401, 2012.

GOMES, J. A. F. *et al.* Resíduo agroindustrial da carnaúba como fonte de volumoso para a terminação de ovinos. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 44, p. 58–67, 2009.

GONÇALVES, M. P. M.; SILVA, M. I. O.; GRUGIK, M. A.; FELICIANO, A. L. P.; SILVA, L. B. Substratos alternativos na produção de mudas de *Harpalyce brasiliana* Benth. **Oecologia Australis**, v. 23, n. 3, p. 464–472, 2019.

HARTMANN, Martin; SIX, Johan. Solo structure and microbiome functions in agroecosystems. **Nature Reviews Earth & Environment**, v. 4, n. 1, p. 4–18, 2023.

HAYAT, Rifat *et al.* Solo beneficial bacteria and their role in plant growth promotion: a review. **Annals of Microbiology**, v. 60, n. 4, p. 579–598, 2010.

HIRSCH, Penny R.; MAUCHLINE, Tim H.; CLARK, Ian M. Culture-independent molecular techniques for solo microbial ecology. **Solo Biology and Biochemistry**, v. 42, n. 6, p. 878–887, 2010.

HOLANDA, S. J.; ARAÚJO, F. S.; GALLÃO, M. I.; MEDEIROS FILHO, S. Impacto da salinidade no desenvolvimento e crescimento de mudas de *Copernicia prunifera* (Miller) H. E. Moore. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 15, p. 47–52, 2011.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA (IBGE). Produção da extração vegetal e da silvicultura 2021. Brasília: IBGE, 2021. Disponível em: https://biblioteca.ibge.gov.br/visualizacao/periodicos/74/pevs_2021_v36_informativo.pdf. Acesso em: 28 ago. 2023.

INKOTTE, Jonas *et al.* Métodos de avaliação da ciclagem de nutrientes no bioma Cerrado: uma revisão sistemática. **Ciência florestal**, v. 29, n. 2, p. 988–1003, 2019.

JANDA, J. Michael; ABBOTT, Sharon L. 16S rRNA gene sequencing for bacterial identification in the diagnostic laboratory: pluses, perils, and pitfalls. **Journal of Clinical Microbiology**, v. 45, n. 9, p. 2761–2764, 2007.

JETTER, R.; KUNST, L. Plant surface lipid biosynthetic pathways and their utility for metabolic engineering of waxes and hydrocarbon biofuels. **The Plant Journal**, v. 54, n. 4, p. 670–683, 2008.

JIAO, H. *et al.* Contrasting effects of above- and belowground litter inputs in shaping the solo microbiome worldwide. **Plant and Solo**, v. 515, p. 363–375, 2025.

KNIGHT, Rob *et al.* Best practices for analysing microbiomes. **Nature Reviews Microbiology**, v. 16, n. 7, p. 410–422, 2018.

LAL, Rattan. Restoring solo quality to mitigate solo degradation. **Sustainability**, v. 7, n. 5, p. 5875–5895, 2015.

LANGILLE, Morgan G. I. *et al.* Predictive functional profiling of microbial communities using 16S rRNA marker gene sequences. **Nature Biotechnology**, v. 31, n. 9, p. 814–821, 2013.

LOGAN, W. B. **Dirt**: the ecstatic skin of the earth. New York: Riverhead Books, 1995.

LORENZI, H.; SOUZA, H. M.; COSTA, J. T. M.; SIQUEIRA, L. S. C.; VON BREHR, N. **Palmeiras no Brasil: nativas e exóticas**. Nova Odessa: Plantarum, 1996.

LUGTENBERG, Ben; KAMILOVA, Faina. Plant-growth-promoting rhizobacteria. **Annual Review of Microbiology**, v. 63, p. 541–556, 2009.

LUO, Ling; MENG, Han; GU, Ji-Dong. Microbial extracellular enzymes in biogeochemical cycling of ecosystems. **Journal of Environmental Management**, v. 197, p. 539–549, 2017.

MARANGUIT, Deejay; GUILLAUME, Thomas; KUZYAKOV, Yakov. Effects of flooding on phosphorus and iron mobilization in highly weathered solos under different land-use types: short-term effects and mechanisms. **Catena**, v. 158, p. 161–170, 2017.

MENDES, Rodrigo; GARBEVA, Paolina; RAAIJMAKERS, Jos M. The rhizosphere microbiome: significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms. **FEMS Microbiology Reviews**, v. 37, n. 5, p. 634–663, 2013.

MESQUITA, E. F. T.; ARRUDA COELHO, F. C.; NADJA, I.; MONTENEGRO, S. Resistividade elétrica aparente do concreto autoadensável com incorporação do pó de carnaúba. In: **CONGRESSO BRASILEIRO DO CONCRETO**, 54., 2012, Maceió. Anais [...]. Maceió: Instituto Brasileiro do Concreto, 2012. p. 1–12..

MISHRA, Apurva; SINGH, Lal; SINGH, Dharmesh. Unboxing the black box—one step forward to understand the solo microbiome: a systematic review. **Microbial Ecology**, v. 85, n. 2, p. 669–683, 2023.

MITSCH, William J.; GOSSELINK, James G. **Wetlands**. Hoboken: John Wiley & Sons, 2015.

MOBIN, M.; HOLANDA, L. C. Myxomycetes on carnaubeira (*Copernicia prunifera* (Miller) H. E. Moore, Arecaceae). **Acta Botanica Brasilica**, v. 14, p. 71–75, 2000.

NASCIMENTO, C. R.; RODRIGUES, A. C.; ARRUDA, F. P.; SOUSA, R. S.; NUNES, L. A. P. L. Efeito da bagana de carnaúba nos atributos microbiológicos, umidade e temperatura do solo. **Científica**, v. 49, n. 4, p. 174–182, 2021.

NIKITIN, D. A. *et al.* Microbiological indicators of solo ecological functions: a review. **Eurasian Solo Science**, v. 55, p. 221–234, 2022.

NUNES, L. A. P. L.; SOUSA, R. S.; LUZ, E. M. S. Edaphic fauna under continuous application of carnauba bagana in a Plinthosol. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v. 17, n. 4, 2022.

OEURNIG, Chantha; SAUVAGE, Sabine; SÁNCHEZ-PÉREZ, José-Miguel. Temporal variability of nitrate transport through hydrological response during flood events within a large agricultural catchment in south-west France. **Science of the Total Environment**, v. 409, n. 1, p. 140–149, 2010.

PEZESHKI, S. R.; DELAUNE, R. D. Solo oxidation-reduction in wetlands and its impact on plant functioning. **Biology**, v. 1, n. 2, p. 196–221, 2012.

PONNAMPERUMA, F. N. Effects of flooding on solos. In: KOZLOWSKI, T. T. (ed.). **Flooding and plant growth**. Orlando: Academic Press, 1984.

RAMAKRISHNA, Wusirika; YADAV, Radheshyam; LI, Kefeng. Plant growth promoting bacteria in agriculture: two sides of a coin. **Applied Soil Ecology**, v. 138, p. 10–18, 2019.

RAYBURG, S.; NEAVE, M.; THOMPSON-LAING, J. The impact of flood frequency on the heterogeneity of floodplain surface solo properties. **Solo Systems**, v. 7, n. 3, p. 63, 2023.

REDDY, K. Ramesh; DELAUNE, Ronald D.; INGLETT, Patrick W. **Biogeochemistry of wetlands: science and applications**. Boca Raton: CRC Press, 2022.

RODRIGUES, L. C.; SILVA, A. A. D.; SILVA, R. B. D.; OLIVEIRA, A. F. M. D.; ANDRADE, L. D. H. C. Conhecimento e uso da carnaúba e da algaroba em comunidades do Sertão do Rio Grande do Norte, Nordeste do Brasil. **Revista Árvore**, v. 37, p. 451–457, 2013.

RUPNGAM, Thidarat; MESSIGA, Aimé J. Unraveling the interactions between flooding dynamics and agricultural productivity in a changing climate. **Sustainability**, v. 16, n. 14, p. 6141, 2024.

SAO, Sochan; PRAISE, Susan; WATANABE, Toru. Effect of flood duration on water-extractable dissolved organic matter in floodplain solos: a laboratory investigation. **Geoderma**, v. 432, p. 116392, 2023.

SARKAR, Binoy *et al.* Clay minerals–organic matter interactions in relation to carbon stabilization in solos. In: LAL, R.; STEWART, B. A. (ed.). **The future of solo carbon**. London: Academic Press, 2018. p. 71–86.

SCALENGHE, Riccardo *et al.* Are agricultural solos under a continental temperate climate susceptible to episodic reducing conditions and increased phosphorus leaching? **Journal of Environmental Management**, v. 97, p. 141–147, 2012.

SHAH, Vishal *et al.* Bacterial and archaeal community present in the Pine Barrens forest, Long Island, NY: exceptionally high percentage of ammonia-oxidizing bacteria. **PLoS ONE**, v. 6, n. 10, p. e26263, 2011.

SHANG, Peng *et al.* Climatic and watershed controls of dissolved organic matter variation in streams across a gradient of agricultural land use. **Science of the Total Environment**, v. 612, p. 1442–1453, 2018.

SHRESTHA, Badri Bhakta *et al.* Assessing flood disaster impacts in agriculture under climate change in the river basins of Southeast Asia. **Natural Hazards**, v. 97, n. 1, p. 157–192, 2019.

SILVA, C. M.; SOUZA, R.; CUNHA, L.; VAL, A.; MENDES, M. R. Aspectos da fenologia de *Copernicia prunifera* (Mill.) H. E. Moore no litoral do Piauí, Brasil. **Enciclopédia Biosfera**, v. 16, n. 30, 2019.

SIX, Johan *et al.* A history of research on the link between (micro)aggregates, solo biota, and solo organic matter dynamics. **Solo and Tillage Research**, v. 79, n. 1, p. 7–31, 2004.

SUZUKI, C. *et al.* Microbial indices of solo fertility. **Journal of Applied Microbiology**, v. 98, n. 5, p. 1062–1074, 2005.

TORSVIK, Vigdis; ØVREÅS, Lise. Microbial diversity and function in solo: from genes to ecosystems. **Current Opinion in Microbiology**, v. 5, n. 3, p. 240–245, 2002.

VAN ELSAS, J. D.; BOERSMA, F. G. H. A review of molecular methods to study the microbiota of solo and the mycosphere. **European Journal of Solo Biology**, v. 47, n. 2, p. 77–87, 2011.

VESSEY, J. Kevin. Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers. **Plant and Solo**, v. 255, n. 2, p. 571–586, 2003.

WANG, Yajing *et al.* The effects of reverse seasonal flooding on solo texture within the hydro-fluctuation belt in the Three Gorges Reservoir, China. **Journal of Solos and Sediments**, v. 18, n. 1, p. 109–115, 2018.

WYDRO, U. Solo microbiome study based on DNA extraction: a review. **Water**, v. 14, n. 24, p. 3999, 2022.

XIMENES, F. R. G.; CRISPIM, F. S. P.; BRAGA, P. E. T. Processos produtivos de trabalhadores rurais no extrativismo da palha de carnaúba. **Interações (Campo Grande)**, v. 20, p. 1263–1273, 2019.

XIN-YUAN, W. *et al.* Effects of environmental factors on litter decomposition in arid and semi-arid regions: A review. **Chinese Journal of Applied Ecology/Yingyong Shengtai Xuebao**, v. 24, n. 11, 2013.

ZHOU, G. *et al.* Resistance of ecosystem services to global change weakened by increasing number of environmental stressors. **Nature Geoscience**, v. 17, n. 9, p. 882–888, 2024.

ZUKSWERT, Jenna M.; PRESCOTT, Cindy E. Relationships among leaf functional traits, litter traits, and mass loss during early phases of leaf litter decomposition in 12 woody plant species. **Oecologia**, v. 185, n. 2, p. 305–316, 2017.

3 CONHECIMENTO ATUAL SOBRE CARNAÚBA: ESTÁGIO ATUAL, TENDÊNCIAS E PERSPECTIVAS FUTURAS

As informações bibliométricas apresentadas neste capítulo foram previamente publicadas na revista *Environments*, e pode ser consultado por meio do link: <https://doi.org/10.3390/environments12110437>.

RESUMO

A carnaúba é uma palmeira nativa do semiárido brasileiro que possui grande relevância econômica, social e ambiental nesta região. São plantas que possuem mecanismos adaptativos para suportar longos períodos de escassez hídrica no solo, alagamentos e salinidade. Por ser temática frequente em trabalhos científicos, este estudo teve como objetivo esclarecer e analisar o status das pesquisas envolvendo esta palmeira no período de 2007 a 2022. Os conjuntos de dados foram coletados do banco de dados central da Web of Science, totalizando 658 publicações sobre os tópicos carnaúba ou copernicia. O software bibliométrico VOSviewer foi utilizado para construção de mapas visuais de redes de co-ocorrência de palavras-chave e para analisar melhor o progresso e as linhas da pesquisa sobre o tema. A partir do ano de 2014 o número de artigos publicados sobre carnaúba aumenta, com pico entre os anos de 2019 a 2021. Nos artigos mais relevantes, o tópico mais explorado é a cera de carnaúba com pesquisas sobre suas propriedades e utilidades na cadeia de produção de alimentos. A importância desta cera também é observada nas redes de co-ocorrência de palavras-chave construídas no VOSviewer. Quando se trata de trabalhos que envolvem simultaneamente carnaúba e ciências do solo observa-se que esta temática ainda é pouco explorada. Considerando a relevância da carnaúba para conservação dos ambientes e dos solos, pesquisas que relacionam estes tópicos podem futuramente se tornar importantes hotspots de publicações sobre carnaúba.

Palavras-chave: Carnaubal; Bibliometria; Análise visual; Publicações.

ABSTRACT

Carnauba is a palm tree native to the Brazilian semiarid region with great economic, social, and environmental relevance. These plants have adaptive mechanisms to withstand long periods of soil water scarcity, flooding, and salinity. This study aimed to analyze the status of research involving this palm tree from 2007 to 2022. The datasets were collected from the Web of Science central database, totaling 658 publications on “carnauba” or “copernicia” terms. The bibliometric software VOSviewer was used to construct visual maps of keyword co-occurrence networks and to better analyze the progress and lines of research on the topic. Since 2014, the number of articles published on carnauba has increased, peaking between 2019 and 2021. In the most relevant articles, the most explored topic is carnauba wax, with research on its properties and uses in the food production chain. The importance of this wax is also observed in the keyword co-occurrence networks. Studies involving simultaneously carnauba and soil sciences remain little explored. Given the relevance of carnauba in environmental and soil conservation, future research connecting these topics could become a key area for studies on the subject.

Keywords: Carnaubal; Bibliometrics; Visual analysis; Publications.

3.1 Introdução

A carnaúba é uma palmeira pertencente ao gênero *Copernicia*, um grupo de plantas que tem ocorrência em várias regiões do mundo como América do Sul, África Equatorial e Ásia meridional. A espécie *Copernicia prunifera* é endêmica do Brasil e tem ocorrência nas regiões Nordeste, Centro-Oeste e Norte, nos vales dos rios nos biomas Caatinga e Cerrado (RODRIGUES et al., 2013).

Devido suas múltiplas formas de aproveitamento, a carnaubeira possui grande relevância econômica, social e ambiental. No campo econômico, a exploração desta palmeira envolve atividades que utilizam as folhas, caule, fibra, fruto e raízes para a fabricação de diversos produtos. O principal deles é a cera, obtida através da extração e processamento do pó cerífero, que se forma na superfície das folhas evitando a perda excessiva de água por evapotranspiração no período seco e de elevadas temperaturas (CARVALHO & GOMES, 2009). Em 2021, no Brasil, a produção de cera alcançou cerca de 640 toneladas, com valor de produção superior a 278 milhões de reais (IBGE, 2022).

As áreas de carnaubais nativos são fundamentais na proteção e manutenção da diversidade e dos recursos naturais dos ambientes (SILVA et al., 2019), contribui para a conservação dos solos evitando a erosão e o assoreamento dos rios (OLIVEIRA PAULA et. al, 2020). No semiárido, a carnaúba ocorre em áreas alagáveis com solos halomórficos, sendo consideradas plantas bioindicadoras de salinidade, além de poderem ser utilizadas para recuperar áreas degradadas com alto teor de sais (HOLANDA et al., 2011). Porém, apesar de ser uma espécie relevante para o semiárido e de ser bastante explorada em trabalhos científicos mundialmente, estudos envolvendo carnaúba e ciências do solo ainda são incipientes.

Análises bibliométricas são frequentemente utilizadas para mostrar tendências emergentes em artigos e periódicos, padrões de colaboração entre autores e instituições de pesquisa, e para explorar a estrutura intelectual de um assunto específico na literatura existente (DONTHU et. al, 2021). Essas análises são úteis para entender e mapear o conhecimento científico acumulado e as suas evoluções em campos bem estabelecidos, dando sentido a grandes volumes de dados não estruturados de forma rigorosa. Assim, estudos bibliométricos são capazes de construir bases sólidas para o avanço de um determinado tópico de maneiras novas e relevantes (DONTHU et. al, 2021).

Atualmente, as pesquisas envolvendo carnaúba (*Copernicia prunifera*) concentram-se na utilização dos produtos derivados dessa palmeira principalmente a cera que é

componente de medicamentos, cosméticos e produtos que aumentam a vida pós-colheita de frutas e verduras. Contudo, ainda se faz necessária uma revisão quantitativa abrangente e sistemática sobre os estudos que envolvem carnaúba a fim de esclarecer o contexto e a evolução das pesquisas sobre esta planta com o objetivo de ajudar pesquisadores a terem uma compreensão mais complexa do estado atual e das tendências futuras das pesquisas sobre este tema.

Neste contexto, o objetivo deste estudo foi identificar países, instituições, autores e periódicos influentes; citações, principais autores e palavras-chave de alta frequência em estudos envolvendo a carnaúba. Além disso, buscou-se uma compreensão abrangente e clara das características do estado atual da investigação, dos pontos críticos e das tendências de desenvolvimento de estudos sobre o tema.

3.2 Material e métodos

Para entender o estado atual e para traçar tendências das pesquisas que envolvem carnaúba, foram considerados trabalhos científicos presentes na plataforma de base de dados Web of Science (WoS), em seis diferentes índices de citações, publicados nos últimos 15 anos (período de 2007 a 2022) (Tabela 1). A partir dos indicadores bibliométricos obtidos, pode-se ilustrar a distribuição de publicações, periódicos mais atuantes, publicações mais citadas, autores mais importantes, instituições e países com mais destaque sobre o tema (Ding; Yang, 2022).

Os termos “carnauba” ou “copernicia” foram utilizados no campo “topic” (que inclui pesquisas no título, resumo e palavras-chave) do WoS, obtendo-se um total de 690 publicações. Trabalhos classificados nas categorias “hotelaria”, “arte”, “educação” e “humanidades” foram excluídos, em seguida, a base de dados foi filtrada por “tipos de documentos = artigos ou revisões” e “Idiomas = inglês e português”, gerando finalmente uma base de dados que inclui 658 publicações (Tabela 1).

Tabela 1 – Resumo da fonte e seleção de dados obtidas da base de dados Web of science usando as palavras-chaves “copernicia” e “carnauba”, de 2007 a 2022.

Fonte de dados	Web of Science
Índices de citação	SSCI; SCI-EXPANDED; AHCI; CPCI-S; CPCI-SSH; ESCI.
Período de pesquisa	janeiro de 2007 a dezembro de 2022
Categorias de assunto	“copernicia” ou “carnauba”
Tipos de documento	“Artigos”, "artigos de conferência", "artigos de revisão" e "artigos de dados"
Idioma	"Inglês" e "português"
Tamanho da amostra	658

Os dados foram exportados no formato de documentos de texto (.txt) para posterior processamento na plataforma VOSviewer©. O VOSviewer versão 1.8.0 411 (acessado em 18 de abril de 2023) é um software baseado em JAVA desenvolvido em 2009 por Van Eck e Waltman no Centro de Estudos Científicos e Tecnológicos (CWTS) da Universidade de Leiden, Leiden, Holanda, que tem como alvo a análise de redes visuais para dados de literatura. O agrupamento no VOSviewer é calculado com base na força da associação, e sua imagem de mapeamento de visualização é um método de apresentação de

informações em termos de pesos de co-ocorrência e força total de conexão entre os itens, que pode ser usado para entender o impacto e a força das relações entre diferentes atributos do artigo (XU et. al, 2022). Neste estudo foram utilizadas as análises de rede de co-ocorrência de palavras-chave e rede de co-ocorrência de palavras-chave ao longo do tempo, dividindo os anos de 2007 a 2022 em quatro períodos diferentes para observação de tendências.

Considerando o Brasil como nação protagonista na exploração da carnaúba, também realizamos a análise de co-ocorrência de palavras-chave rede e de co-ocorrência de palavras-chave ao longo do tempo somente para trabalhos no país. Ainda com o objetivo de analisar a situação de publicações que relacionam diretamente carnaúba e ciências do solo, também foi feita uma busca na base de dados Web of Science utilizando os termos “copernicia”, “carnaúba” e “solo” no campo de pesquisa tópicos (título, resumo e palavras-chave). A rede de co-ocorrência de palavras-chave também foi gerada no VOSviewer (Tabela 2).

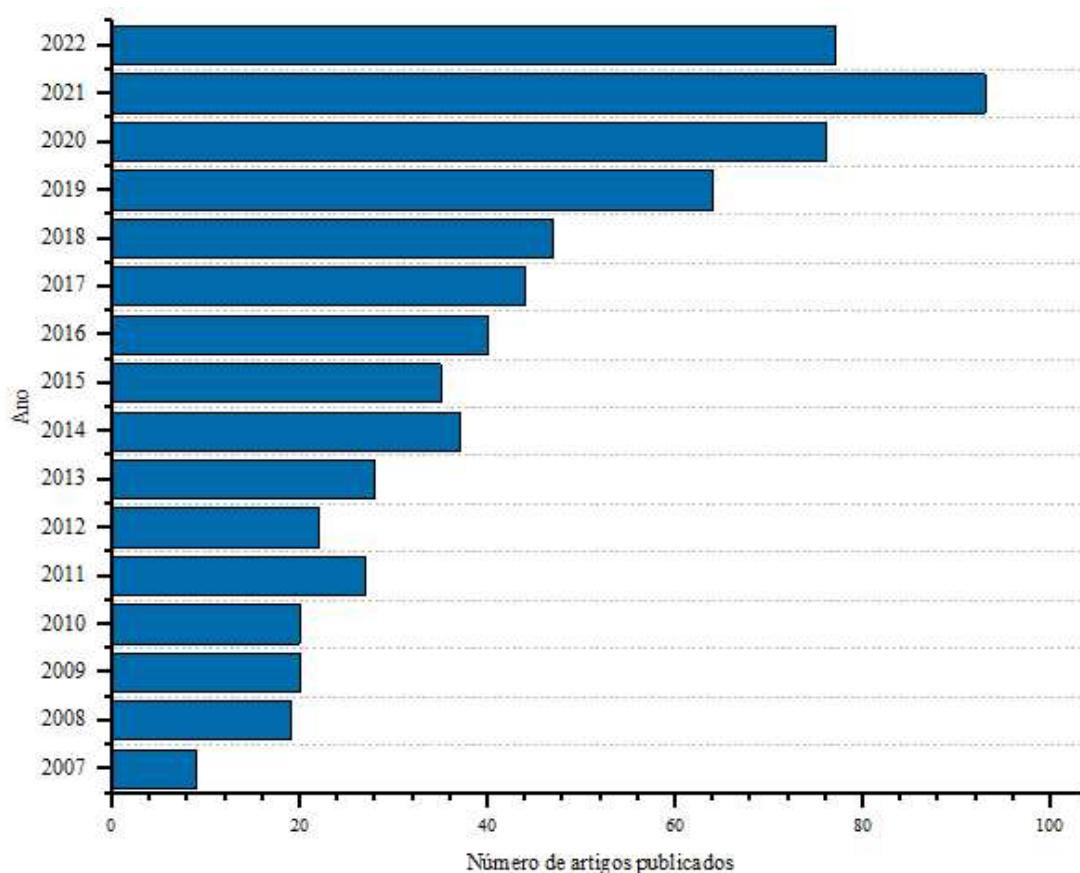
Tabela 2 – Resumo da fonte e seleção de dados obtidas da base de dados Web of science usando as palavras-chaves “copernicia”, “carnauba” e “solo”, de 2007 a 2022.

Fonte de dados	Web of Science
Índices de citação	SSCI; SCI-EXPANDED; AHCI; CPCI-S; CPCI-SSH; ESCI.
Período de pesquisa	janeiro de 2007 a dezembro de 2022
Categorias de assunto	“copernicia”, “carnauba” e “solo”
Tipos de documento	“Artigos”, "artigos de conferência", "artigos de revisão" e "artigos de dados"
Idioma	"Inglês" e "português"
Tamanho da amostra	33

3.3 Resultados e discussões

O levantamento bibliométrico revelou que há pelo menos 15 anos poucos trabalhos envolvendo carnaúba eram publicados, sendo uma tendência que se estendeu do final dos anos 2000 ao começo da década de 2010. A partir do ano de 2014 o número de artigos publicados sobre carnaúba aumentou consideravelmente. Esse aumento segue pelos anos seguintes, atingindo o pico entre os anos de 2019 a 2021 (Figura 2.2).

Figura 2 – Quantidade de artigos publicados na base de dados Web of science usando as palavras-chaves “copernicia” e “carnauba”, de 2007 a 2022.



Fonte: Elaborado pela autora.

Todas as partes da carnaúba podem ser aproveitadas para geração de produtos, mas o principal deles vem da extração da cera que cobre suas folhas (Freitas et. al, 2018). Considerada a cera vegetal mais importante em termos econômicos e em possibilidades de aplicações (Stojakovic et. al, 2012), muitos pesquisadores ainda buscam novas aplicações para essa matéria-prima, buscando novos produtos e novas tecnologias ou tentando melhorar as existentes (Freitas et. al, 2019). Assim, nos últimos anos o aumento no número de muitas

pesquisas envolvendo carnaúba deve-se principalmente a estudos direcionados à sua cera em termos de sua produção, armazenamento e aplicações no processamento de alimentos (Freitas et. al, 2019)

As 10 publicações mais citadas são apresentadas na Tabela 3. No geral, os trabalhos mais relevantes sobre carnaúba envolvem as propriedades químicas e físicas da sua cera. O primeiro artigo mais citado “Food applications of emulsion-based edible films and coatings” (Gallus; Kadzinska, 2015), responde por 309 citações. Esta revisão discutiu as aplicações alimentares potenciais de filmes e revestimentos comestíveis emulsificados. Os materiais como cera natural de carnaúba, métodos de preparação e propriedades físicas também são apresentados. A cera de carnaúba possui alto ponto de fusão, dureza, insolubilidade em água e estabilidade e é largamente utilizada em alimentos como aditivo alimentar, exercendo diversas funções, de acordo com a legislação específica em diferentes países. O Codex *Alimentarius* permite o uso da cera de carnaúba (INS 903) como aditivo alimentar com as funções de agente de glaceamento, agente de corpo ou massa, regulador de acidez, antiaglomerante e carreador) (FAO, 1995).

O segundo trabalho mais citado “Total phenolics and antioxidant activity of five medicinal plants” (Sousa *et al.*, 2007) é um artigo brasileiro e descreve o teor de fenólicos totais e a atividade antioxidante no extrato etanólico de folhas, cascas e raízes de cinco diferentes plantas medicinais, incluindo a *C. prunifera* que é popularmente usada na forma de elixir no tratamento de sífilis e infecções cutâneas. No entanto os resultados obtidos neste trabalho mostraram que em comparação a outras plantas analisadas, o extrato obtido das raízes de carnaúba possuía a menor porcentagem de atividade antioxidante, não sendo indicada para mais estudos quanto ao seu potencial de proteção contra os riscos de processos patológicos.

O terceiro artigo mais citado “Structure and physical properties of plant wax crystal networks and their relationship to oil binding capacity” avalia o comportamento de fusão e cristalização, propriedades reológicas e capacidade de ligação ao óleo de redes cristalinas de ceras derivadas de plantas em óleo comestível (Blake; Co; Marangoni, 2014). Desenvolver gorduras que sirvam em termos de funcionalidade como alternativa àquelas ricas em ácidos graxos saturados e trans é bastante desafiador, entretanto as ceras vegetais, incluindo a de carnaúba, têm mostrado grande potencial na criação de materiais semelhantes à gordura. As ceras vegetais estruturam óleos líquidos em concentrações muito baixas em organogéis de óleos comestíveis, também conhecido como oleogéis. Além disso, estas ceras estão prontamente disponíveis e são seguras para consumo, as tornando um estruturante de

óleo economicamente viável (Blake; Co; Marangoni, 2014).

Tabela 3 – As 10 publicações mais importantes selecionadas da base de dados Web of science usando as palavras-chaves “copernicia” e “carnauba”, de 2007 a 2022.

Classificação	Título	Journal	Ano	Número de citações
1	Food applications of emulsion-based edible films and coatings	Trends in Food Science & Technology	2015	309
2	Total phenolics and antioxidant activity of five medicinal plants	Quimica Nova	2007	254
3	Structure and Physical Properties of Plant Wax Crystal Networks and Their Relationship to Oil Binding Capacity	Journal of the American Oil Chemists Society	2014	206
4	Physical properties of rice bran wax in bulk and organogels	Journal of the American Oil Chemists Society	2009	195
5	Preparation and characterization of ketoprofen-loaded solid lipid nanoparticles made from beeswax and carnauba wax	Nanomedicine-Nanotechnology Biology and Medicine	2010	169
6	Evaluation of edible films and coatings formulated with cassava starch, glycerol, carnauba wax and stearic acid	Food Hydrocolloids	2014	135
7	Fabrication of superhydrophobic paper surface via wax mixture coating	Chemical Engineering Journal	2014	125
8	Stability, solubility, mechanical and barrier properties of cassava starch - Carnauba wax edible coatings to preserve fresh-cut apples	Food Hydrocolloids	2012	124
9	Rhodamine B removal with activated carbons obtained from lignocellulosic waste	Journal of Environmental Management	2015	123
10	Evaluating the Oil-Gelling Properties of Natural Waxes in Rice Bran Oil: Rheological, Thermal, and Microstructural Study	Journal of the American Oil Chemists Society	2015	123

No artigo “Physical properties of rice bran wax in bulk and organogels”, o quarto mais citado, os autores utilizaram calorimetria diferencial de varredura, microscopia óptica e difração de raios X para avaliar o comportamento térmico, estrutura e morfologia cristalina da cera de farelo de arroz em massa e misturas de óleo-cera e para compará-las com as de cera de carnaúba e cera de candelila (Dassanayake *et al.*, 2009). Na quinta colocação na tabela 2.3, o artigo “Preparation and characterization of ketoprofen-loaded solid lipid nanoparticles made from beeswax and carnauba wax” explora a utilização da cera de carnauba e da cera de abelha como componentes de nanopartículas lipídicas sólidas, que são usadas como carreadores coloidais adequados para administração de fármacos com solubilidade limitada (Kheradmandnia *et al.*, 2010).

No sexto trabalho mais citado, “Evaluation of edible films and coatings formulated with cassava starch, glycerol, carnauba wax and stearic acid”, os pesquisadores avaliaram uma série de características químicas e físicas de quatro formulações de revestimentos/filmes comestíveis à base de amido de mandioca, glicerol, cera de carnaúba e ácido esteárico (Chiumarelli; Hubinger, 2014). No artigo “Fabrication of superhydrophobic paper surface via wax mixture coating”, sétimo colocado, os pesquisadores construíram microestruturas usando ceras naturais para preparar a superfície de papel super-hidrofóbico em alternativa a fluorderivados (Zhang *et al.*, 2014).

Reforçando a temática carnaúba e indústria alimentícia, o trabalho “Stability, solubility, mechanical and barrier properties of cassava starch - Carnauba wax edible coatings to preserve fresh-cut apples”, na oitava posição (Tabela 3), avalia revestimentos/filmes comestíveis formulados com amido de mandioca, glicerol, cera de carnaúba e ácido esteárico, quanto a estabilidade da emulsão e quanto as propriedades de barreira quando esses revestimentos são aplicados em maçãs minimamente processadas (Chiumarelli; Hubinger, 2012).

Na penúltima posição, a publicação “Rhodamine B removal with activated carbons obtained from lignocellulosic waste” explora o uso de carvões ativados obtidos de três materiais residuais lignocelulósicos pouco explorados (de *Copernicia prunifera*, *Acrocomia aculeata* e *Pinus pinea*) para a adsorção de contaminantes em águas residuais, tomando a Rodamina-B (RhB) como um exemplo (Lacerda *et al.*, 2015). O décimo artigo mais citado, “Evaluating the Oil-Gelling Properties of Natural Waxes in Rice Bran Oil: Rheological, Thermal, and Microstructural Study”, os autores conduziram testes para avaliar ceras naturais quanto às suas propriedades de gelificação de óleo usando diversas técnicas

como reologia, calorimetria diferencial de varredura e microscopia de luz polarizada (Doan *et al.*, 2015).

A Tabela 4 lista os nomes, publicações e interesses dos 10 principais autores sobre o tema carnaúba. Marcos Ferreira e Maria Guedes são os autores que mais estudam o tema e cada um publicou 9 artigos durante o período de pesquisa analisado. Enquanto Ferreira concentrou suas pesquisas nas áreas de tecnologia de alimentos e agricultura desenvolvendo pesquisas utilizando cera de carnaúba como revestimento de frutas aumentando a vida pós-colheita das mesmas, Guedes produziu trabalhos sobre o uso de óleos oriundos da carnaúba na alimentação. Assim, ambos estavam envolvidos em pesquisas sobre derivados da carnaúba na alimentação humana. De acordo com Freitas *et. al* (2019), a cera de carnaúba é um produto com potencial de utilização em toda a cadeia produtiva de alimentos, podendo ser usada como agente de revestimento, agente de volume, regulador de acidez, veículo e antiaglomerante no tratamento de superfícies, entre outras.

Diversas pesquisas científicas têm sido conduzidas nos últimos anos com o objetivo de aumentar as possibilidades de aplicações desta matéria-prima, investigando inovações como por exemplo o uso desta cera para microencapsulação de aromas e como fonte de moléculas atuantes na prevenção e tratamento de dislipidemias, diabetes e outras (Freitas *et. al*, 2019).

Já o autor Antônio Bezerra estava interessado em agricultura e silvicultura e publicou 8 trabalhos durante o período analisado. Ele concentrou suas pesquisas principalmente em questões relacionadas à germinação de sementes, crescimento e desenvolvimento de plantas de *C. prunifera*. A maioria das palmeiras possuem sementes de germinação lenta e irregular, com grau de dormência que pode variar entre as espécies (Ferreira, *et al.*, 2021). Por conta disso, vários estudos já foram realizados com o objetivo de superar a dormência de sementes dessas plantas testando diferentes técnicas como tratamentos pré-germinativos, remoção e escarificação do endocarpo, uso de ácido giberélico e imersão das sementes em água (Meireles *et. al*, 2024). Para as sementes de carnaúba é indicada a imersão em água até a protrusão do pecíolo cotiledonar (Silva *et al.*, 2009), que pode variar de 13 a 32 dias, dependendo da temperatura de embebição (Reis *et al.*, 2010).

Os autores O. H. Gonçalves e F.V. Leimann possuem o mesmo número de trabalhos publicados e interesses bastante semelhantes (Tabela 4). Ambos também concentraram suas pesquisas com carnaúba na utilização da cera dessa palmeira no encapsulamento de diversos tipos de óleos vegetais. A autora B. Hausnerová conduziu pesquisas sobre a utilização de cera de carnaúba como agente ligante em sistemas industriais.

Tabela 4 – Os 10 autores mais relevantes selecionados da base de dados Web of science usando as palavras-chaves “copernicia” e “carnaúba”, de 2007 a 2022.

Classificação	Autores	Publications	Interesses
1	Ferreira, M. D.	9	Agricultura; Química; Ciência e Tecnologia de Alimentos; Ciência de materiais.
2	Guedes, M. I. F.	9	Bioquímica e Biologia Molecular; Química; Ciência e Tecnologia de Alimentos; Farmacologia
3	Bezerra, A. M. E.	8	Agricultura; Ciências Vegetais; Silvicultura; Química e Farmacologia.
4	Gonçalves, O. H.	7	Ciência e Tecnologia de Alimentos; Ciência de Polímeros; Química; Bioquímica/Biologia Molecular; Nutrição.
5	Leimann, F. V.	7	Ciência e Tecnologia de Alimentos; Química; Ciência de Polímeros; Nutrição; Bioquímica/Biologia Molecular.
6	Hausnerová, B.	6	Ciência de Polímeros; Ciência de materiais; Engenharia; Física; Odontologia, Cirurgia Oral e Medicina.
7	Lee, S.	6	Ciência e Tecnologia de Alimentos; Química; Engenharia; Nutrição; Agricultura.
8	Miranda, M.	6	Agricultura; Ciência e Tecnologia de Alimentos; Ciência de materiais; Engenharia; Farmacologia.
9	Baldwin E. A.	5	Agricultura; Ciência e tecnologia de alimentos; Química; Ciências vegetais; Obstetrícia e ginecologia.
10	Campos D. A.	5	Ciência e tecnologia de alimentos; Química; Bioquímica e Biologia Molecular; Nutrição; Farmacologia e Farmácia.

As pesquisas de S. Lee também estudam a cera de carnaúba, mas na área de tecnologia de alimentos, utilizando esta cera para estruturar óleos vegetais diversos para desenvolver oleogeis sólidos, que por sua vez podem ser alternativas a frituras submersas em gorduras. Ainda na área de tecnologia de alimentos, a autora M. Miranda publicou trabalhos explorando a utilização da cera de carnaúba como revestimento para preservação de frutas na pós-colheita (Tabela 4).

E. A. Baldwin também publicou trabalhos demonstrando as potencialidades da cera de carnaúba na conservação de vegetais pós-colheita, mas desta vez explorando formulações em emulsão e nanoemulsão. Com 5 trabalhos publicados, D. A. Campos estudou a utilização da cera de carnaúba na formação de nanopartículas lipídicas sólidas que são

sistemas eficazes no aprisionamento de diversos compostos biológicos (Tabela 4).

A Tabela 5 mostra os 10 periódicos mais relevantes quando o assunto é carnaúba e foram classificados a partir do número de publicações sobre este tema. Além disso, também foram analisados o número citações e citação média por publicação de todos os periódicos.

Se analisarmos a relevância dos periódicos pelo número de publicações, os cinco principais são: LWT Food Science and Technology, Journal of the American Oil Chemists Society, Food Chemistry, Revista Ciência Agronômica e Revista Caatinga. Os três primeiros têm suas publicações voltadas para estudos sobre ciências e tecnologias de alimentos, isso reflete a importância de estudos sobre produtos oriundos da *C. prunifera* que podem ser usados na alimentação humana e na conservação de alimentos (Tabela 5).

Segundo Devi et. al (2022), a utilização de filmes e revestimentos comestíveis e ativos estão atualmente ganhando popularidade devido à sua eficiência em aumentar a vida útil pós-colheita de frutas e vegetais. A cera de carnaúba faz parte do grupo dos revestimentos alimentícios lipídicos e tem sido bastante utilizada para aumentar a vida útil em frutas e vegetais, atuando na redução da perda de água e manutenção da aparência brilhante (Singh et. al, 2016).

Tabela 5 – Top 10 de periódicos mais importantes selecionados da base de dados Web of science usando as palavras-chaves “copernicia” e “carnauba”, de 2007 a 2022.

Classificação	Periódico	Publicações	Citações	Citação/publicação média
1	LWT Food Science and Technology	17	325	19,12
2	Journal of the American Oil Chemists Society	12	575	47,92
3	Food Chemistry	11	230	20,91
4	Revista Ciência Agronômica	10	49	4,90
5	Revista Caatinga	10	37	3,70
6	Acta Horticulturae	10	15	1,50
7	European Journal of Lipid Science and Technology	9	68	7,56
8	Carbohydrate Polymers	8	255	31,88
9	International Journal of Food Science and Technology	8	132	16,50
10	Journal of Food Science	8	335	41,88

Já os periódicos Revista Ciência Agronômica e Revista Caatinga mostram mais

interesse em publicações sobre fisiologia de germinação de sementes e manejo da carnaúba e tecnologias pós-colheita utilizando a cera da palmeira (Tabela 5). No entanto, se a análise for feita a partir do critério citação/publicação média observamos que as revistas com maior média de citações são Journal of the American Oil Chemists Society, Journal of Food Science e Carbohydrate Polymers, que concentram estudos nos usos da cera de carnaúba.

O número de publicações e o número médio de citações por publicação de cada instituição refletem a influência da mesma sobre determinado assunto. Para observarmos tal influência quando se trata de carnaúba, a Tabela 6 mostra as 10 principais instituições que produzem estudos sobre os tópicos “carnaúba” e “copernicia”. A Universidade Federal do Ceará ocupa o 1º lugar com 48 publicações e 482 citações sobre o tema. As instituições subsequentes são Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária e Universidade Federal do Piauí, com 34 e 33 publicações, e 382 e 451 citações, respectivamente.

Nota-se que as instituições brasileiras ocupam o papel de destaque em relação aos estudos envolvendo carnaúba, entre as 10 mais bem colocadas, 9 são instituições do país. Destaque para as Universidades Federais do Ceará e Piauí, que estão localizadas em estados onde o extrativismo da carnaúba é bastante praticado (Tabela 6). Desta forma, estudos envolvendo esta palmeira são bastante relevantes nestas regiões. Segundo o Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE, 2023), o Piauí foi o estado brasileiro com maior produção de pó cerífero de carnaúba com cerca de 10 mil toneladas produzidas, seguido do Ceará que produziu mais de 7 mil toneladas. Juntos esses estados são responsáveis por 96% da produção nacional.

Tabela 6 – Top 10 de instituições mais importantes selecionados da base de dados Web of science usando as palavras-chaves “copernicia” e “carnauba”, de 2007 a 2022 (continua).

Classificação	Instituição	País	Publicações	Citações	Citação/publicação média
1	Universidade Federal do Ceará	Brasil	48	482	10,04
2	Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária	Brasil	34	382	11,24
3	Universidade Federal do Piauí	Brasil	33	451	13,67
4	Universidade Federal do Rio Grande do Norte	Brasil	20	215	10,75

Continua.

Tabela 6 – Top 10 de instituições mais importantes selecionados da base de dados Web of science usando as palavras-chaves “copernicia” e “carnauba”, de 2007 a 2022 (conclusão).

Classificação	Instituição	País	Publicações	Citações	Citação/publicação média
5	Universidade Estadual de Campinas	Brasil	18	373	20,72
6	Universidade de São Paulo	Brasil	17	184	10,82
7	Universidade Estadual Paulista	Brasil	17	169	9,94
8	United States Department of Agriculture	Estados Unidos	16	244	15,25
9	Universidade Estadual do Ceará	Brasil	15	144	9,60
10	Universidade Federal de Campina Grande	Brasil	15	60	4,00

A Tabela 7 mostra os 10 países que se destacam no campo de pesquisa de carnaúba. O Brasil é o país de maior impacto na área (235 publicações e 2575 citações), seguido dos Estados Unidos e China que estão em segundo e terceiro lugares com 1347 e 813 citações, respectivamente.

Os Estados Unidos são os maiores importadores de cera de carnaúba e lá este material é classificado como GRAS (Generally Recognized as Safe) sendo permitida em vários alimentos, sem limitação de quantidade, desde que respeitadas as boas práticas de fabricação. Neste país em questão, a cera é autorizada como agente antiaglomerante, auxiliar de formulação, lubrificante, agente de liberação, agente de acabamento de superfície em produtos assados e misturas para panificação, goma de mascar, coberturas, frutas frescas e sucos de frutas, molhos, frutas processadas e balas macias (Agência FDA, 1983; Freitas et. al, 2019). Deste modo, os estadunidenses por serem grandes consumidores deste derivado da carnaúba, também demonstram bastante interesse em desenvolver pesquisas sobre o assunto.

Tabela 7 – Top 10 de países mais importantes selecionados na base de dados Web of science usando as palavras-chaves “copernicia” e “carnauba”, de 2007 a 2022.

Classificação	País	Publicações	Citações	Citação média por publicação
1	Brasil	235	2575	10,96
2	Estados Unidos	69	1347	19,52
3	China	67	813	12,13

Tabela 7 – Top 10 de países mais importantes selecionados na base de dados Web of science usando as palavras-chaves “copernicia” e “carnauba”, de 2007 a 2022.

Classificação	País	Publicações	Citações	Citação média por publicação
4	Índia	30	364	12,13
5	Alemanha	28	265	9,46
6	Itália	23	450	19,57
7	Espanha	22	561	25,50
8	Turquia	22	496	22,55
9	Coreia do Sul	20	528	26,40
10	Portugal	18	301	16,72

Assim como os EUA, a China também é destaque no setor comercial da cera de carnauba. Segundo a Federação das Indústrias do Estado do Ceará (FEAC), em 2019 este país apresentou o maior crescimento nas importações da cera de origem brasileira, com quase 195% de aumento se comparado ao período anterior. A cera de carnaúba possui diversas finalidades de uso assim, neste país são desenvolvidos inúmeros estudos sobre o assunto.

O programa VOSviewer faz a análise do arquivo de entrada, gera o mapa de rede e por último fornece funções de visualização e exploração de mapa. Por sua vez, o mapa de visualização mostra as palavras-chave ou termos no arquivo de dados com base nas técnicas de agrupamento disponíveis no VOSViewer (Bukar *et al.* 2023). Para explorar os tópicos atuais e possíveis tópicos futuros sobre carnaúba, foi realizada uma análise de co-ocorrência de palavras-chave usando o VOSviewer, a partir do qual foram formados 8 grupos representados por 8 diferentes cores (Figura 3). As cores representam grupos de termos que possuem maior força de relação entre si. (Van Eck; Waltman, 2017).

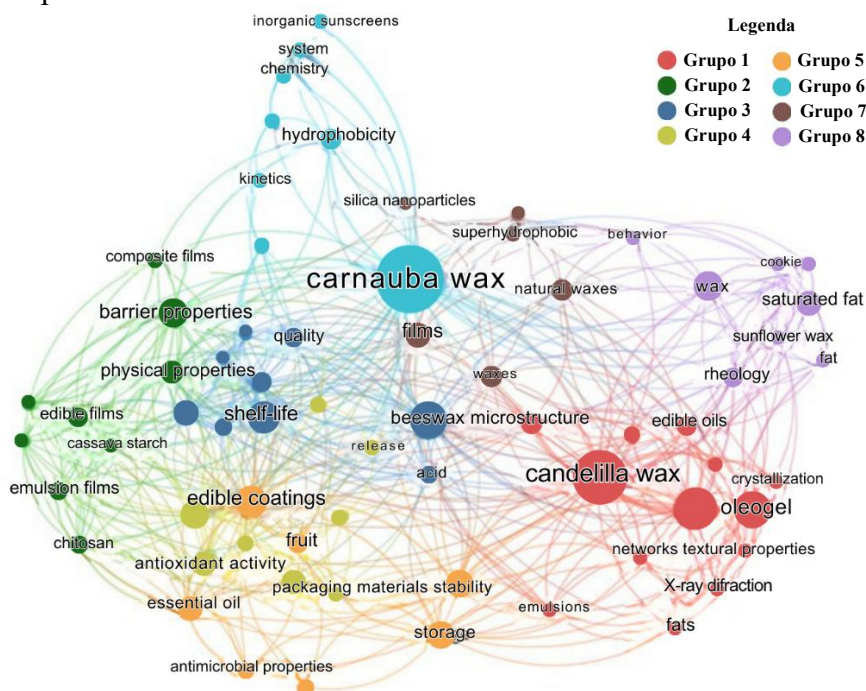
O grupo 1, na cor vermelha, é composto por 13 palavras e as mais representativas, que apontam os assuntos mais importantes dentro do grupo, incluem “candelilla wax”, “organogels”, “oleogel” e “edible oils”. Alguns trabalhos estudam e comparam as propriedades físicas de diferentes ceras e óleos de origem vegetal como os de carnaúba e candelila, por isso não é muito raro pesquisas envolvendo essas duas plantas. Diferentemente da carnaúba, a candelilla (*Euphorbia antisyphilitica* Zucc) é uma planta do gênero *Euphorbia*, nativa do centro-sul dos Estados Unidos e México. No entanto, também cresce em ambientes estressantes, ocorrendo em regiões semidesérticas, principalmente em encostas de solo calcário ou encostas associadas a formações de material rochoso.

Forezi *et al.* (2022) destacam o potencial das ceras de candelila e carnaúba na estruturação de organogéis consistentes. Graças a essas propriedades físico-químicas, tais substâncias podem ser integradas ao processamento de margarinas, sorvetes e recheios

diversos, servindo como uma alternativa tecnológica na indústria de alimentos.

O grupo 2, na cor verde, é composto por 9 palavras e as mais representativas são “barrier properties” e “physical-properties”. Neste grupo, os temas das pesquisas se direcionam para o uso de biofilmes oriundos da carnaúba. No grupo 3 (azul escuro) destacam-se as palavras “beewax” e “shelf-life” que se referem a estudos envolvendo diferentes tipos de ceras no desenvolvimento de tecnologias e produtos que aumentam a vida de prateleira de diversos produtos (Figura 3). A cera derivada desta palmeira possui a maior dureza e o maior ponto de fusão entre todas as ceras naturais comerciais, tem baixa solubilidade e é composta principalmente por ésteres alifáticos e diésteres de ácido cinâmico, o que lhe confere certa estabilidade (Freitas et. al, 2019). No entanto, apesar de possuir boas propriedades, a cera de carnaúba não é comumente usada para fabricação de filmes devido à sua baixa resistência mecânica sendo, portanto, frequentemente usada na fabricação de filmes compostos com outros biopolímeros (Devi et. al, 2022).

Figura 3 – Rede de co-ocorrência de palavras-chave para o campo de pesquisa “carnaúba” e “copernicia” no período de 2007 a 2022.



Fonte: Elaborado pela autora.

Os grupos 4 e 5, nas cores amarela e laranja, respectivamente, aparecem estreitamente ligados na rede, o significa que as relações entre suas palavras-chave são mais intensas (Figura 3). Assim, as principais palavras destes grupos, como “edible coatings”, “antioxidante activity” e “packaging materials” encontram-se relacionadas a trabalhos que

estudam subprodutos da carnaúba na composição de materiais para embalagens e revestimentos comestíveis que prolongam a vida pós-colheita de frutas. Diversos trabalhos já elucidaram a eficiência da cera de carnaúba em aumentar a vida útil e manter a qualidade pós-colheita de diversas frutas, como por exemplo limão (Sun et. al, 2024), mamão (Oliveira Filho et. al, 2022), tomate (Miranda et. al, 2022), laranja (Motamdi et. al, 2018), entre outras.

O destaque do grupo 6 (azul claro) é a palavra-chave “carnauba wax” que estabelece ligação com todos os grupos da rede, demonstrando que o principal foco dos estudos sobre carnaúba é o uso e caracterização química de sua cera (Figura 3). Além disso, determinadas características da cera, como sua hidrofobicidade, são bastante exploradas em pesquisas. De acordo com Van Eck e Waltman (2017), além disso, a distância entre dois termos oferece uma indicação aproximada da relação dos termos. Assim, quanto maior o número de publicações em que dois termos foram encontrados, mais próximos e mais fortemente relacionados estão os termos.

O termo “carnauba wax” também aparece estreitamente ligado ao grupo 7 (na cor marrom) que destaca as palavras “waxes”, “natural waxes”, “films” e “superhydrophobic”. No grupo 8, na cor lilás, temos em destaque as palavras “wax”, “saturated fat” e “rheology”. A reologia é o ramo da física que estuda a deformação e escoamento de materiais, essencial no controle de qualidade e verificação de prazo de validade de produtos (Figura 3).

Para analisar a variação dos pontos mais estudados sobre carnaúba, as palavras-chave foram distribuídas por período durante os anos analisados. Assim, temos três períodos: de 2007 a 2011, de 2012 a 2016 e de 2017 a 2022. (Figura 2.4). No primeiro período, de 2007 a 2011, os temas focais são cera de carnaúba, propriedades químicas e físicas da cera, carnaubeiras como abrigo de insetos vetores de infecções graves. (Figura 4A).

De 2012 a 2016 (Figura 4B) temas relacionados à cera de carnaúba e suas características físico-químicas continuaram em evidência praticamente em todo o período. Apenas em meados de 2015 e 2016 que estudos relacionados à utilização da cera de carnaúba como ingrediente de alimentos industrializados se tornaram destaque. De 2017 a 2022 nota-se que o tema dos estudos envolvendo carnaúba permanece centralizado na cera e suas diversas aplicações, revelando ainda que esta será a tendência para trabalhos futuros sobre esta planta (Figura 4C).

Como visto anteriormente, o Brasil é destaque na produção de trabalhos sobre a carnaúba (Tabelas 7 e 8), deste modo, a fim de analisar quais são os principais pontos abordados por pesquisadores brasileiros, foi realizada uma análise de co-ocorrência de palavras-chave usando o VOSviewer apenas com pesquisas deste país de 2007 a 2022 (Figura

Fonte: Elaborado pela autora.

mostra incipiente: apenas 33 trabalhos foram obtidos envolvendo esta temática. O levantamento das dez publicações mais citadas mostra que os principais estudos estavam focados no uso da palha da carnaúba na cobertura do solo (Tabela 8).

A cobertura do solo proveniente de resíduos vegetais contribui para o sequestro de carbono © no solo, fornecendo matéria orgânica e aumentando a concentração de C orgânico no solo, melhorando a fertilidade e a estrutura do solo (Chen et. al, 2018).

O artigo “Effect of Carnaúba tannery sludge compost amendment rates on growth, biomass accumulation and yield responses of *Capsicum* plants” investigou o potencial do lodo de curtume compostado com esterco bovino e palha de carnaúba no crescimento ornamental de *Capsicum*. A pesquisa revelou que a junção de composto de lodo de curtume aumentou os diferentes parâmetros químicos do solo e os teores de nutrientes no solo. Essa maior disponibilidade de nutrientes essenciais levou a aumentos significativos no acúmulo de biomassa, no teor de clorofila e no rendimento de *Capsicum* cultivado sob compostagem (Silva et al., 2010).

Tabela 8 – As 10 publicações mais citadas selecionadas da base de dados Web of Science usando as palavras-chave “copernicia”, “carnaúba” e “solo”, de 2007 a 2022 (continua).

Classificação	Título	País	Periódico	Ano	Contagem de citações
1	Effect of different tannery sludge compost amendment rates on growth, biomass accumulation and yield responses of <i>Capsicum</i> plants	Brasil	Waste Management	2010	61
2	All-Natural Sustainable Packaging Materials Inspired by Plant Cuticles	Itália	Advanced Sustainable Systems	2017	33
3	Effect of cover plants on solo C and N dynamics in different solo management systems in dwarf cashew culture Is <i>Rhodnius nasutus</i> (<i>Hemiptera; Reduviidae</i>) changing its habitat as a consequence of human activity?	Brasil	Agriculture Ecosystems & Environment	2013	27
4		Brasil	Parasitology Research	2008	22

Continua.

Tabela 8 – As 10 publicações mais citadas selecionadas da base de dados Web of Science usando as palavras-chave “copernicia”, “carnaúba” e “solo”, de 2007 a 2022 (conclusão).

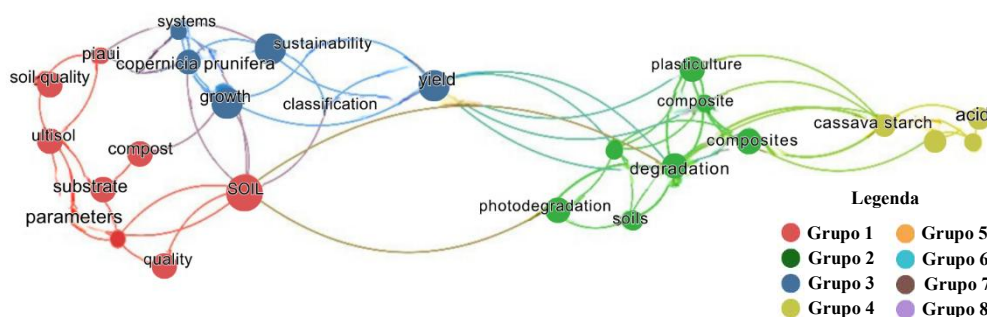
Classificação	Título	País	Periódico	Ano	Contagem de citações
5	Biodegradation of mulch films from poly (butylene adipate co-terephthalate), carnauba wax, and sugarcane residue	Brasil	Journal of Applied Polymer Science	2019	21
6	Development of bionanocomposites of pectin and nanoemulsions of carnauba wax and neem oil pectin/carnauba wax/neem oil composites	Brasil	Polymer Composites	2020	19
7	Chemical Studies on Press Mud: A Sugar Industries Waste in Bangladesh	Bangladesh	Sugar Tech	2012	16
8	Direct transformation of industrial vegetable waste into bioplastic composites intended for agricultural mulch films	Itália	Green Chemistry	2021	12
9	Complex plant-derived organic aerosol as ice-nucleating particles - more than the sums of their parts?	Estados Unidos	Atmospheric Chemistry and Physics	2020	10
10	Assessing the Effects of Alloxymid Phototransformation Products by QSAR Models and a Phytotoxicity Study	Espanha	Molecules	2018	8

Buscando o desenvolvimento de embalagens sustentáveis, o artigo “All-Natural Sustainable Packaging Materials Inspired by Plant Cuticles” observou que a adição de cera de carnaúba à matriz de polialeuritato (material de origem biológica) resultou na melhoria das propriedades de barreira à água e ao oxigênio (Heredia-Guerrero *et al.*, 2017). O terceiro artigo mais citado “Effect of cover plants on solo C and N dynamics in different solo management systems in dwarf cashew culture” avaliou as mudanças na dinâmica de C e N do solo causadas por diferentes manejos de plantas de cobertura (incluindo cobertura morta de carnaúba) na cultura do cajueiro anão no Nordeste do Brasil (Xavier *et al.*, 2013) (Tabela 8). Neste trabalho, os autores evidenciaram os benefícios ambientais que o manejo de cobertura

do solo com restos vegetais proporciona aos cultivos de cajueiro. Ao mesmo tempo que contribuem para a ciclagem de matéria orgânica e nutrientes no solo, também promovem a manutenção da umidade e temperatura do mesmo configurando-se como boa estratégia para lidar com o estresse hídrico no Nordeste brasileiro, uma ocorrência comum que contribui para baixos níveis de produtividade nessa região (Xavier *et al.*, 2013).

Palavras-chave na literatura sobre pesquisa com carnaúba e solo foram analisadas usando a ferramenta VOSviewer. Nesta análise, o número mínimo de ocorrências de uma palavra-chave em títulos, resumos e palavras-chave foi fixado em 3. Os resultados identificaram “solo”, “degradation” e “growth” como as palavras-chave mais comuns (Figura 6). Um total de 27 palavras-chave foram identificadas e classificadas em 4 grupos. O grupo 1 (vermelho) tem “solo” como palavra principal e concentra os trabalhos sobre o uso da palha de carnaúba na cobertura do solo. O grupo 2 (azul) destaca a palavra “growth” e apresenta estudos sobre a utilização de resíduos vegetais da carnaúba para desenvolvimento de sistemas de cultivo sustentáveis.

Figura 6 – Rede de co-ocorrência de palavras-chave para o campo de pesquisa “carnaúba”, “copernicia” e “solo” entre 2007 e 2022.



Fonte: Elaborado pela autora.

Gonçalves et. al (2023) conduziram ensaios experimentais para avaliar a eficácia da cobertura morta com bagana de carnaúba no estabelecimento de 32 espécies de plantas da Caatinga. O uso desta cobertura melhorou o crescimento ou a sobrevivência de 8 espécies avaliadas (*Pseudobombax marginatum*, *Peltophorum dubium*, *Anadenanthera colubrina*, *Bauhinia cheilantha*, *Copernicia prunifera*, *Hymenaea courbaril*, *Mimosa caesalpiniiifolia* e *Senna spectabilis*), demonstrando que a cobertura morta à base de carnaúba pode ser usada nas espécies que respondem positivamente, com o objetivo de melhorar o estabelecimento e o crescimento em áreas degradadas da região.

Nos grupos 3 e 4 (verde e amarelo, respectivamente) estão relacionados os estudos sobre o uso de cera no revestimento de plástico na agricultura. A maior parte dos

filmes de cobertura plástica usados na agricultura são compostos por polietileno de baixa densidade, que por sua vez são considerados impróprios para manejos agrícolas sustentáveis. Esses filmes plásticos possuem opções limitadas e indesejáveis de descarte, além disso seus fragmentos plásticos residuais podem causar danos quando descartados e acumulados no solo, causando efeitos negativos como liberação de substâncias tóxicas e a fragmentação em microplásticos (Oliveira et. al, 2019). Algumas alternativas mais ecologicamente corretas têm sido exploradas, como por exemplo, o desenvolvimento de filmes de coberturas reforçados com revestimentos naturais, que apresentam baixo custo, biodegradabilidade, baixa abrasividade para o equipamento de processamento de termoplásticos, além de ser atóxico. Entre os materiais que podem ser usados para este tipo de revestimento está a cera de carnaúba (Oliveira et. al, 2019).

Oliveira et. al (2021) avaliaram o desempenho de filmes de cobertura compostos por polímero biodegradável (poli (butileno adipato-co-tereftalato)) (PBAT), cana-de-açúcar e cera de carnaúba durante a aplicação no solo durante 60 dias em condições reais de uso. Os resultados mostraram que em ambientes de altas temperaturas, os filmes de cobertura PBAT contendo cera de carnaúba são a melhor opção.

Quando se trata de trabalhos que envolvem carnaúba e ciências do solo é notório que esta planta é apenas temática coadjuvante, a situação é ainda pior quando se trata de pesquisas sobre carnaúba e microbiomas associados.

Os microrganismos que colonizam os tecidos internos e externos dos vegetais e combinados com a diversidade de microrganismos na rizosfera do solo compõem o microbioma vegetal, que por sua vez, está estreitamente relacionado à saúde das plantas atuando como reservatório de genes adicionais que as plantas podem acessar quando necessário, como por exemplo diante de estresses bióticos e abióticos. Entender a regulação da expressão de características da planta, e portanto, o desempenho da planta e como isso afeta diretamente a função do ecossistema, traz a necessidade por pesquisas sobre os impactos do microbioma associado às plantas (Rout, 2014).

Diante de ambientes heterogêneos, as interações complexas entre o sistema imunológico da planta e seu microbioma associado aumentam a capacidade e a flexibilidade das plantas para lidar com as adversidades (Teixeira *et al.* 2019). A carnaúba ocorre em locais com altas temperaturas, solos periodicamente alagados e muitas vezes com alta concentração de sais. A participação do microbioma associado na performance da carnaúba nestes ambientes ainda não foi elucidada. Portanto, métodos de estudos eficientes e apropriados são necessários para identificar as comunidades de microrganismos e suas funcionalidades no

sistema carnaúba – microbioma – ambiente.

A bioprospecção de microrganismos associados a plantas em ambientes estressantes também pode ser fonte potencial de inóculos para desenvolvimento de produtos biotecnológicos. A abordagem está principalmente voltada para o isolamento, capacidade de colonização, tipo de formulação e para a compreensão dos mecanismos de interação das bactérias promotoras de crescimento em condições de estresse, as quais podem ser utilizadas como bioinoculantes (Kaushal; Wani, 2015).

3.4 Conclusões

A produção científica sobre a carnaúba experimentou um crescimento expressivo a partir de 2014, atingindo seu ápice produtivo entre os anos de 2019 e 2021. Análises bibliométricas de publicações, periódicos e autores revelam que os temas de maior relevância na área concentram-se nas propriedades físicas e químicas da cera de carnaúba, temática que também se destaca como a mais explorada e central nas redes de co-ocorrência de palavras-chave. Nesse cenário, o Brasil consolida-se como a liderança absoluta em volume de publicações, seguido pelos Estados Unidos. No entanto, observa-se que pesquisas que integram a carnaúba às ciências do solo ainda são incipientes, o que configura uma lacuna científica estratégica e um campo promissor para investigações futuras.

REFERÊNCIAS

- BLAKE, A. I.; CO, E. D.; MARANGONI, A. G. Structure and physical properties of plant wax crystal networks and their relationship to oil binding capacity. **Journal of the American Oil Chemists' Society**, v. 91, n. 6, p. 885–903, 2014.
- BUKAR, U. A.; SAYEED, M. S.; RAZAK, S. F. A.; YOGARAYAN, S.; AMODU, O. A.; MAHMOOD, R. A. R. A method for analyzing text using VOSviewer. **MethodsX**, v. 11, p. 102339, 2023.
- CANFORA, L.; COSTA, C.; PALLOTTINO, F.; MOCALI, S. Trends in soil microbial inoculants research: a science mapping approach to unravel strengths and weaknesses of their application. **Agriculture**, v. 11, n. 2, p. 158, 2021.
- CARVALHO, J. N. F.; GOMES, J. M. A. Pobreza, emprego e renda na economia da carnaúba. **Revista Econômica do Nordeste**, v. 40, n. 2, p. 361–378, 2009.
- CHEN, J.; HEILING, M.; RESCH, C.; MBAYE, M.; GRUBER, R.; DERCON, G. Does maize and legume crop residue mulch matter in soil organic carbon sequestration? **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 265, p. 123–131, 2018.
- CHIUMARELLI, M.; HUBINGER, M. D. Evaluation of edible films and coatings formulated with cassava starch, glycerol, carnauba wax and stearic acid. **Food Hydrocolloids**, v. 38, p. 20–27, 2014.
- CHIUMARELLI, M.; HUBINGER, M. D. Stability, solubility, mechanical and barrier properties of cassava starch–carnauba wax edible coatings to preserve fresh-cut apples. **Food Hydrocolloids**, v. 28, n. 1, p. 59–67, 2012.
- DASSANAYAKE, L. S. K.; KODALI, D. R.; UENO, S.; SATO, K. Physical properties of rice bran wax in bulk and organogels. **Journal of the American Oil Chemists' Society**, v. 86, p. 1163–1173, 2009.
- DEVI, L. S.; KALITA, S.; MUKHERJEE, A.; KUMAR, S. Carnauba wax-based composite films and coatings: recent advancement in prolonging postharvest shelf-life of fruits and vegetables. **Trends in Food Science & Technology**, v. 129, p. 296–305, 2022.
- DIAS, J. C. P. Epidemiologia. In: **Trypanosoma cruzi e Doença de Chagas**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2000. p. 48–74.
- DING, X.; YANG, Z. Knowledge mapping of platform research: a visual analysis using VOSviewer and CiteSpace. **Electronic Commerce Research**, p. 1–23, 2022.
- DOAN, C. D.; VAN DE WALLE, D.; DEWETTINCK, K.; PATEL, A. R. Evaluating the oil-gelling properties of natural waxes in rice bran oil. **Journal of the American Oil Chemists' Society**, v. 92, p. 801–811, 2015.
- DONTHU, N.; KUMAR, S.; MUKHERJEE, D.; PANDEY, N.; LIM, W. How to conduct a bibliometric analysis. **Journal of Business Research**, v. 133, p. 285–296, 2021.

FEDERATION OF INDUSTRIES OF THE STATE OF CEARÁ (FIEC). Setorial em comex: cera de carnaúba. Fortaleza, 2019.

FERREIRA, K. B.; SOUZA, A. M. B.; MUNIZ, A. C. C.; PIVETTA, K. F. L. Germinação de sementes de palmeiras sob períodos de reidratação. **Ornamental Horticulture**, v. 27, p. 446–452, 2021.

FOREZI, L. S. M.; HÜTHER, C. M.; FERREIRA, P. G.; et al. Aqui tem Química: Parte V. Ceras naturais. **Revista Virtual de Química**, v. 14, n. 5, 2022.

FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION. Codex Alimentarius: general standard for food additives. 1995.

FOOD AND DRUGS ADMINISTRATION. Federal Food, Drug, and Cosmetic Act. 1983.

FREITAS, C. A. S.; SOUSA, P. H. M.; SOARES, D. J.; et al. Carnauba wax uses in food: a review. **Food Chemistry**, v. 291, p. 38–48, 2019.

GALUS, S.; KADZIŃSKA, J. Food applications of emulsion-based edible films and coatings. **Trends in Food Science & Technology**, v. 45, n. 2, p. 273–283, 2015.

GONÇALVES, F.; AXIMOFF, I.; RESENDE, A. S.; CHAER, G. M. Effect of carnaúba bagana mulching. **Floresta e Ambiente**, v. 30, 2023.

HEREDIA - GUERRERO, José A. et al. All - natural sustainable packaging materials inspired by plant cuticles. **Advanced Sustainable Systems**, v. 1, n. 1-2, p. 1600024, 2017.

HOLANDA, S. J.; ARAÚJO, F. S.; GALLÃO, M. I.; MEDEIROS FILHO, S. Impacto da salinidade em mudas de carnaúba. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 15, p. 47–52, 2011.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA (IBGE). **Produção da extração vegetal e da silvicultura 2021**. Brasília: IBGE, 2021. Disponível em: https://biblioteca.ibge.gov.br/visualizacao/periodicos/74/pevs_2021_v36_informativo.pdf. Acesso em: 28 ago. 2023.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA (IBGE). **Produção da extração vegetal e da silvicultura 2023**. Brasília: IBGE, 2024. Disponível em: <https://www.ibge.gov.br/estatisticas/economicas/agricultura-e-pecuaria/9105-producao-da-extracao-vegetal-e-da-silvicultura.html>. Acesso em: 7 set. 2024.

KHERADMANDNIA, Soheila et al. Preparation and characterization of ketoprofen-loaded solid lipid nanoparticles made from beeswax and carnauba wax. **Nanomedicine: Nanotechnology, Biology and Medicine**, v. 6, n. 6, p. 753-759, 2010.

LACERDA, V. S. Rhodamine B removal with activated carbons obtained from lignocellulosic waste. **Journal of environmental management**, v. 155, p. 67-76, 2015.

- LIMA, A. Y. V. et al. Mapping soil health research in the Brazilian Semiarid region: A bibliometric approach. **Experimental Agriculture**, v. 60, p. e29, 2024.
- MEIRELES, R. D. O.; MEIRELES, V. M.; SENA, W. D. L.; et al. Methods for overcoming seed dormancy. **Ornamental Horticulture**, v. 30, 2024.
- MIRANDA, M. et al. Carnauba wax nanoemulsion applied as an edible coating on fresh tomato for postharvest quality evaluation. **Heliyon**, v. 8, n. 7, 2022.
- MOTAMEDI, E. et al. Performance of carnauba wax-nanoclay emulsion coatings on postharvest quality of ‘Valencia’ orange fruit. **Scientia Horticulturae**, v. 240, p. 170-178, 2018.
- OLIVEIRA PAULA, E. A. et al. Propriedades mecânicas do talo de carnaúba (*Copernicia prunifera*) obtidas através de ensaios de tração. **Agropecuária Científica No Semiárido**, v. 16, p. 122-125, 2020.
- OLIVEIRA FILHO, J. G. et al. Edible coating based on carnauba wax nanoemulsion and Cymbopogon martinii essential oil on papaya postharvest preservation. **Coatings**, v. 12, n. 11, p. 1700, 2022.
- PARRON, L. M. et al. Research on ecosystem services in Brazil: a systematic review. **Revista Ambiente & Água**, v. 14, p. e2263, 2019.
- REIS, R. G. E. et al. Biometria e efeito da temperatura e tamanho das sementes na protrusão do pecíolo cotiledonar de carnaúba. **Revista Ciência Agronômica**, v. 41, n. 1, p. 81-86, 2010.
- RODRIGUES, L. C. et al. Conhecimento e uso da carnaúba e da algaroba em comunidades do Sertão do Rio Grande do Norte, Nordeste do Brasil. **Revista Árvore**, v. 37, p. 451-457, 2013.
- SILVA, C. M. et al. Aspectos da fenologia de *Copernicia prunifera* (Mill.) HE Moore no litoral do Piauí, Brasil. **Enciclopédia Biosfera**, v. 16, p. e30, 2019.
- SILVA, F. D. B. et al. Pre-soaking and the depth of sowing in the emergency of *Copernicia prunifera* (Miller) HE Moore. **Revista Ciência Agronômica**, v. 40, n. 2, p. 272, 2009.
- SILVA, J. D. et al. Effect of different tannery sludge compost amendment rates on growth, biomass accumulation and yield responses of Capsicum plants. **Waste Management**, v. 30, n. 10, p. 1976-1980, 2010.
- SOUSA, C. M. M. et al. Total phenolics and antioxidant activity of five medicinal plants. **Química Nova**, v. 30, p. 351-355, 2007.
- STOJAKOVIĆ, Djordje; BUGARSKI, Branko; RAJIĆ, Nevenka. A kinetic study of the release of vanillin encapsulated in Carnauba wax microcapsules. **Journal of Food Engineering**, v. 109, n. 3, p. 640-642, 2012.
- SUN, X. et al. Effect of X-ray irradiation and carnauba wax coating on quality of lime (*Citrus latifolia* Tan.) fruit. **HortScience**, v. 59, n. 5, p. 684-690, 2024.

SUDHIR, S. S. S. et al. Carnauba wax-based edible coating enhances shelf-life and retain quality of eggplant (*Solanum melongena*) fruits. **LWT**, v. 74, p. 420–426, 2016.

VAN ECK, N. J.; WALTMAN, L. Citation-based clustering of publications using CitNetExplorer and VOSviewer. **Scientometrics**, v. 111, n. 2, p. 1053-1070, 2017.

VAN ECK, N.; WALTMAN, L. VOSviewer. Software survey: VOSviewer, a computer program for bibliometric mapping. **Scientometrics**, v. 84, n. 2, p. 523-538, 2010.

XAVIER, F. A. S.; MAIA, S. M. F.; RIBEIRO, K. A. Effect of cover plants on soil C and N dynamics in different soil management systems in dwarf cashew culture. **Agriculture, ecosystems & environment**, v. 165, p. 173-183, 2013.

XU, Y. et al. A bibliometric and visualized analysis of the global literature on black soil conservation from 1983–2022 based on CiteSpace and VOSviewer. **Agronomy**, v. 12, n. 10, p. 2432, 2022.

ZHANG, W. et al. Fabrication of superhydrophobic paper surface via wax mixture coating. **Chemical Engineering Journal**, v. 250, p. 431–436, 2014.

4 ATIVIDADE ENZIMÁTICA E ESTEQUIOMETRIA DO SOLO EM CARNAUBAIS NATIVOS SUBMETIDOS A DIFERENTES SISTEMAS DE MANEJO E REGIME HÍDRICO NO SEMIÁRIDO BRASILEIRO

RESUMO

A carnaúba (*Copernicia prunifera*) é uma palmeira endêmica do Brasil, amplamente distribuída na região semiárida. Trata-se de uma espécie de elevada relevância econômica, explorada principalmente para a extração de cera. No entanto, a atividade enzimática do solo associadas a áreas de ocorrência da carnaúba ainda não foram investigadas, especialmente em ambientes submetidos a diferentes práticas de manejo. Assim, o objetivo deste estudo foi avaliar a atividade enzimática do solo e suas relações estequiométricas em áreas de carnaubais nativos no semiárido brasileiro. As áreas de estudo foram submetidas a diferentes condições de manejo (com e sem extração de folhas) e a distintos regimes hídricos (alagadas e não alagadas). Amostras de solo (0–10 cm) foram coletadas no município de Caucaia, Ceará, Brasil. A coleta foi realizada nas proximidades das palmeiras, totalizando seis indivíduos por área avaliada. As atividades das enzimas β -glicosidase (BG), Arilsulfatase (AR), Fosfatase ácida (AP) e Urease (U) e suas relações estequiométricas foram analisados, assim como o carbono da biomassa microbiana e o carbono orgânico total do solo. O regime hídrico foi determinante para a dinâmica microbiana do solo, com redução do carbono da biomassa microbiana e do carbono orgânico em áreas alagadas. A menor atividade de BG foi observada na área não manejada e alagada ($39,39 \text{ mg } p\text{-nitrofenol kg solo}^{-1} \text{ h}^{-1}$). O manejo de extração de folhas favoreceu a relação C:N enzimática e elevou a atividade da BG. As áreas não manejadas e não alagadas apresentaram atividades de AS e AP significativamente superiores, sendo a AP 46,55% maior que nas áreas manejadas. A estequiometria enzimática revelou maior limitação por fósforo nas áreas manejadas (Vetor A: 1,33–1,36), enquanto a área não manejada e alagada apresentou menor limitação por carbono (Vetor L: 0,79). A análise de componentes principais explicou 81% da variação total, segregando as áreas por gradientes de manejo e saturação hídrica. Portanto, o manejo e o regime hídrico são capazes de condicionar o funcionamento microbiano do solo em carnaubais, influenciando a atividade enzimática, a estequiometria enzimática e a restrição microbiana por nutrientes.

Palavras-chave: enzimas do solo; Caatinga; palmeiras; saúde do solo.

ABSTRACT

Carnaúba (*Copernicia prunifera*) is a palm tree endemic of Brazil, widely distributed in the semiarid region. It has high economic importance, being primarily exploited for wax extraction. However, the solo enzymatic activity associated with carnauba trees has not yet been investigated, especially under contrasting management practices and solo conditions. Thus, this study aimed to evaluate the solo enzymatic activity and its stoichiometric native carnauba areas in the Brazilian semiarid region. Briefly, we accessed different managements (i.e., with and without leaves removal) and different water solo conditions (i.e., Alagada and unAlagada). Solo (0–10 cm) were sampled in the municipality of Caucaia, Ceará, Brazil. Six individual palm trees were selected per area, totalling 24 samples (i.e., 4 scenarios x 6 trees each). The activities of the enzymes β -glucosidase (BG), arylsulfatase (AR), acid Phosphatase (AP), and urease (U) and their stoichiometric relationships were analyzed, as well as microbial biomass carbon and total solo organic carbon. The water regime was a determining factor for soil microbial dynamics, with a reduction in microbial biomass carbon and organic carbon in flooded areas. The lowest BG activity was observed in the unmanaged and flooded area (39,39 mg ρ -nitrophenol kg soil⁻¹ h⁻¹). Leaf extraction management favored the enzymatic C:N ratio and increased BG activity. Unmanaged and unflooded areas showed significantly higher AS and AP activities, with AP being 46,55% higher than in managed areas. Enzymatic stoichiometry revealed greater phosphorus limitation in managed areas (A vector: 1,33–1,36), while the unmanaged and flooded area showed less carbon limitation (L vector: 0,79). Principal component analysis explained 81% of the total variation, segregating the areas by management gradients and water saturation. These results demonstrated that management practices and solo water conditions shape solo microbial functioning in carnauba palm, influencing enzymatic activity, enzymatic stoichiometry, and microbial nutrient limitation.

Keywords: Solo enzymes; Caatinga; palm tree; solo health.

4.1 Introdução

A região Nordeste do Brasil abrange aproximadamente 1,5 milhão de km², sendo majoritariamente ocupada pelo bioma Caatinga, o terceiro mais desmatado do país. Esse bioma caracteriza-se por precipitação média anual inferior a 800 mm e por uma vegetação predominantemente composta por formações de mata seca, com elevada presença de espécies caducifólias. Entre os principais elementos que definem a Caatinga, a flora destaca-se como um componente de elevada relevância para o desenvolvimento socioeconômico da região, abrigando ainda uma expressiva diversidade de espécies vegetais endêmicas (Queiroz, 2011; Silva, 2023).

Entre as espécies vegetais que compõem a flora da Caatinga, destaca-se a carnaúba (*Copernicia prunifera*) (Nascimento *et al.*, 2021). Trata-se de uma espécie xerófila, adaptada a condições climáticas secas, bem como a ambientes sujeitos à salinização e ao alagamento sazonal do solo. A exploração econômica dessa palmeira envolve atividades extrativistas que utilizam diferentes partes da planta, como folhas, caule, fibras, frutos e raízes, para a produção de bens com múltiplas finalidades (Carvalho; Gomes, 2009). Dentre esses produtos, a cera extraída e processada a partir do pó cerífero que recobre as folhas destaca-se como o principal insumo, sendo amplamente empregada em processos industriais (Silva *et al.*, 2025). Esse manejo envolve a remoção de suas folhas (dispensa o corte das árvores) (Scoles; Gribel, 2011; Guimarães *et al.*, 2018). Contudo, a influência dessa prática nos atributos do solo ainda é desconhecida, principalmente nos aspectos biológicos que regem a ciclagem de nutrientes.

A qualidade do solo é um componente central para a sustentabilidade dos ecossistemas terrestres (Barbosa *et al.*, 2023; Bonilla-Bedoya *et al.*, 2023). Nesse contexto, indicadores biológicos, como a atividade enzimática, destacam-se por sua elevada sensibilidade (Cherubin *et al.*, 2025) e por sua capacidade de refletir alterações decorrentes do uso e do manejo do solo (Schloter *et al.*, 2003; Mendes *et al.*, 2019). Dentre as atividades enzimáticas do solo, as hidrolases figuram entre as mais amplamente avaliadas e são frequentemente propostas como indicadores do estado e da funcionalidade do solo (Deng e Tabatabai, 1996; Floch *et al.*, 2011; Riah *et al.*, 2014). A produção de enzimas como β -glicosidase, arilsulfatase, fosfatase ácida e urease reflete as demandas metabólicas e estequiométricas das comunidades microbianas (Sinsabaugh *et al.*, 2008), além de catalisar a decomposição da fração lábil da matéria orgânica do solo, rica em nutrientes essenciais para microrganismos e plantas, como C, S, N e P (Piotrowska-Długosz *et al.*, 2022; Szostek *et al.*, 2022).

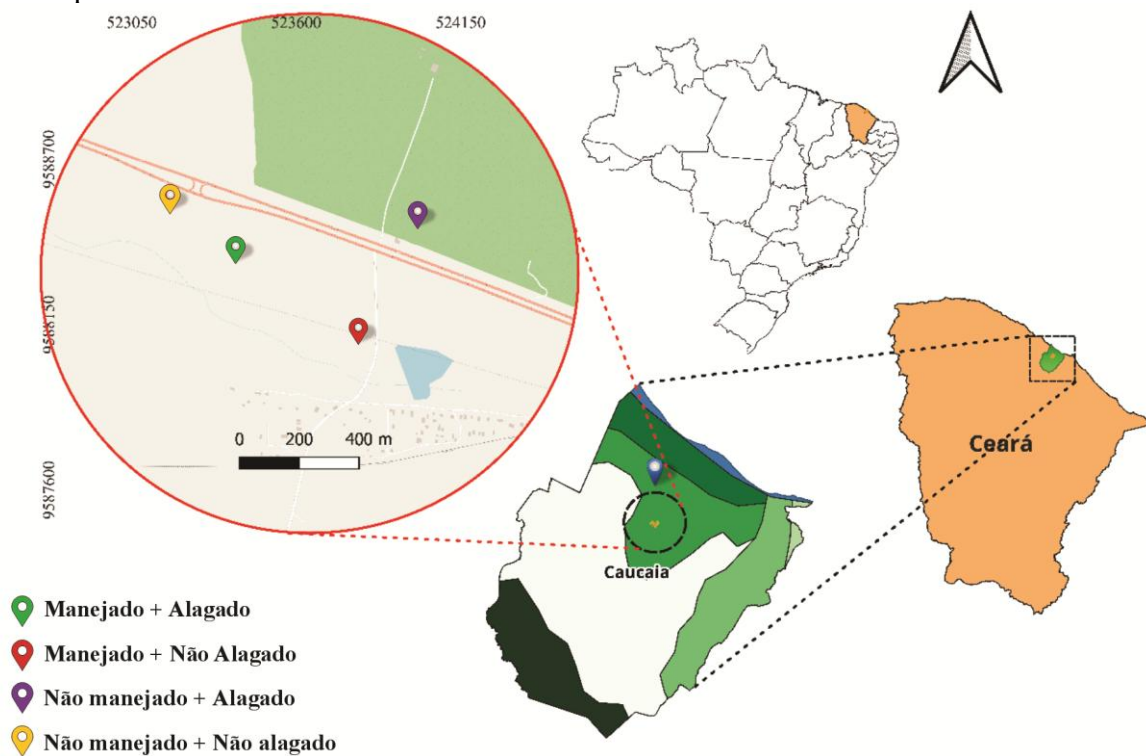
Apesar da relevância ecológica e socioeconômica dos carnaubais, ainda são escassos os estudos que avaliam de forma integrada como o manejo e o regime hídrico influenciam a atividade e a estequiometria enzimática do solo nesses ecossistemas do semiárido brasileiro. Considerando a elevada sensibilidade das enzimas do solo a fatores ambientais e os efeitos das mudanças climáticas sobre os processos biogeoquímicos, este estudo teve como objetivo avaliar e comparar atividade enzimática e a suas relações estequiométricas em quatro áreas de carnaubais submetidas a diferentes condições de manejo (manejadas e não manejadas) e regimes hídricos (alagadas e não alagadas). Hipotetiza-se que o manejo do carnaubal e o regime hídrico modulam a atividade e a estequiometria enzimática do solo, uma vez que a deposição de resíduos vegetais resultantes do manejo de extração de folhas e as variações na disponibilidade hídrica estabelecem gradientes distintos de oferta de recursos. Assim, espera-se que o manejo intensifique a atividade da β -glicosidase devido ao maior aporte de biomassa residual, resultando, contudo, em uma maior limitação microbiana por fósforo e nitrogênio em função do desequilíbrio estequiométrico desses resíduos. Paralelamente, prevê-se que o regime hídrico atue como o principal fator determinante da redução da biomassa microbiana e do carbono orgânico em condições de alagamento, estabelecendo padrões contrastantes de funcionamento biológico entre as áreas avaliadas.

4.2 Material e métodos

4.2.1 Área de Estudo

O estudo foi conduzido em áreas com ocorrência natural de carnaubais, no perímetro da Fazenda Domingos Pontes, localizada no município de Caucaia, estado do Ceará (3°07'32"S 36°24'37"W), região nordeste do Brasil (Figura 7). A região apresenta pluviosidade média anual de 1.243 mm, com a maior concentração das chuvas ocorrendo no primeiro semestre, principalmente entre os meses de fevereiro e maio. (Oliveira, 2014; Hiera *et al.*, 2019; IPECE, 2017).

Figura 7 – Mapa de localização do município de Caucaia, no estado de Ceará, Brasil e das áreas selecionadas para o estudo, indicando os pontos amostrados dentro dos limites municipais.



Fonte: Adaptado de Freitas, 2023.

Segundo a classificação climática de Köppen-Geiger, o município de Caucaia apresenta clima tropical com inverno seco. No entanto, por apresentar grande extensão territorial, a região pode apresentar até três classificações climáticas: tropical quente úmido, tropical quente sub-úmido e tropical semiárido ameno. A área onde se localiza a fazenda em que o estudo foi realizado é classificada como uma zona tropical semiárida amena, com

temperaturas que normalmente variam entre 26 e 33 °C. (Muniz et al., 2017; IPECE, 2017). O solo é classificado como Solonetz segundo o World Reference Base for Soil Resources (WRB/FAO, 2022), e como Planossolo nátrico segundo o Sistema Brasileiro de Classificação de Solos (Santos et al., 2018; Amaral, 2023). O solo apresenta textura arenosa, acidez média e fertilidade baixa a média (Tabela 9).

Tabela 9. Caracterização química e granulométrica do solo (profundidade de 0 a 10 cm) em quatro áreas distintas de carnaubais com diferentes práticas de manejo de extração de folhas e regimes hídricos do solo.

Propriedades do Solo*	Unidade	Não Manejada		Manejada	
		Alagada	Não Alagada	Alagada	Não Alagada
pH	-	4,15*	4,06	4,76	4,6
P	mg.dm ⁻³	7,85	8,17	10,12	7,58
S	mg.dm ⁻³	15,12	13,53	335,48	9,47
Ca ²⁺	mmolc.dm ⁻³	15,51	14,5	105,88	23,47
Mg ²⁺	mmolc.dm ⁻³	11,43	10,55	61,1	17,63
K ⁺	mmolc.dm ⁻³	2,68	4,77	2,71	4,72
Na ⁺	mmolc.dm ⁻³	3,25	2,3	119,8	2,55
Al ³⁺	mmolc.dm ⁻³	4,05	8,67	2,97	1,68
H+Al	mmolc.dm ⁻³	48,68	67,53	45,68	39,83
SB	mmolc.dm ⁻³	32,88	32,12	289,48	48,35
CTC	mmolc.dm ⁻³	79,57	99,65	335,17	88,18
V	%	41	31,83	80,17	55
m	%	11,5	22,67	2,17	3,5
PST	%	4,17	2,33	32,67	2,83
Areia	%	89,96	81,00	72,32	88,63
Silte	%	2,23	9,49	8,21	1,19
Argila	%	7,81	9,51	19,46	10,19

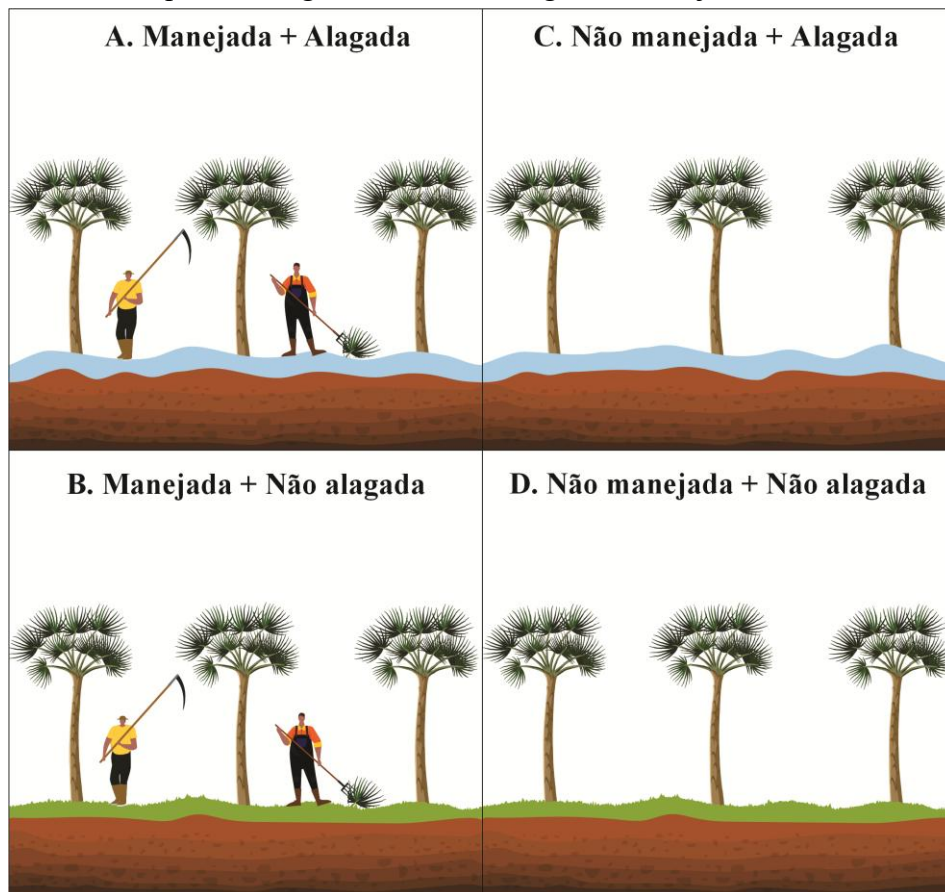
* Valores médios obtidos a partir de seis repetições em cada área estudada. Análises realizadas de acordo com a EMBRAPA (Donagemma et al., 2017). pH: pH do solo; P: fósforo disponível; S: enxofre disponível; Ca²⁺: cálcio trocável; Mg²⁺: magnésio trocável; K⁺: potássio trocável; Na⁺: sódio trocável; Al³⁺: alumínio trocável; H+Al: acidez potencial; SB: soma de bases; CTC: capacidade de troca catiônica; V: saturação por bases (%); m: saturação por alumínio (%); PST: percentagem de sódio trocável. Métodos: pH em CaCl₂; matéria orgânica do solo (MO) determinada por extração com dicromato de sódio e colorimetria; P e K extraídos com resina trocadora de íons; H+Al determinado pelo método do tampão SMP; Al, Ca e Mg extraídos com KCl 1 mol L⁻¹; S extraído com fosfato de cálcio 0,01 mol L⁻¹; Na extraído com Mehlich 1.

4.2.2 Design experimental

Quatro áreas de cultivo de palmeiras de carnaúba foram selecionadas com base em dois fatores: manejo da extração de folhas e regime hídrico do solo ao longo do ano. As áreas

onde ocorreu extração de folhas foram classificadas como manejadas, enquanto aquelas sem extração foram classificadas como não manejadas. Além disso, os locais foram caracterizados de acordo com as condições hídricas do solo como alagados ou não alagados, resultando em um delineamento fatorial 2x2, combinando manejo (manejado vs. não manejado) e regime hídrico do solo (alagado vs. não alagado) (Figura 8).

Figura 8 – Representação esquemática dos tratamentos experimentais avaliados em áreas de carnaubais, considerando a combinação entre manejo de extração de folhas e regime hídrico do solo. (A) Área manejada sob condição alagada (Manejado + Alagado); (B) área manejada sob condição não alagada (Manejado + Não alagado); (C) área não manejada sob condição alagada (Não manejado + Alagado); e (D) área não manejada sob condição não alagada (Não manejado + Não alagado). O manejo é caracterizado pela presença de atividade antrópica de extração de folhas, enquanto o regime hídrico distingue áreas sujeitas ou não ao alagamento.



Fonte: Elaborada pela Autora.

Considerando que a carnaúba ocorre nos vales de rios, que frequentemente formam extensas planícies que podem permanecer inundadas por alguns meses do ano (Holanda *et al.*, 2011), as áreas manejadas e não manejadas foram ainda subdivididas em: alagadas, que passam por alagamento durante os meses da estação chuvosa; e não alagadas, locais onde não ocorre acúmulo de água. Desta forma, foram determinados os seguintes tratamentos estudo:

Manejada + alagada (M+A), Manejada + Não alagada (M+NA), Não manejada + Alagada (NM+A) e Não manejada + Não alagada (NM+NA).

4.2.3 Coleta de amostras de solo

Seis palmeiras individuais foram selecionadas em cada condição, totalizando 24 pontos amostrais (um ponto por planta). A coleta foi realizada em um período de pós-alagamento, de modo que todas as áreas se encontravam secas no momento da amostragem. A localização de cada palmeira foi georreferenciada com o auxílio do aplicativo Gaia GPS (versão 2023.7). Nas áreas manejadas, a única atividade antrópica registrada é a extração de folhas, restrita aos meses secos (agosto a novembro). Já nas áreas não manejadas, não houve remoção de biomassa foliar por um período mínimo de cinco anos.

Em cada planta, a amostragem de solo foi efetuada em ponto único, a uma distância aproximada de 15 cm do colo do caule e na profundidade de 0-10 cm. O material coletado foi tamisado (malha de 2 mm) para a remoção de raízes e resíduos visíveis, homogeneizado e, posteriormente, armazenado a 4 °C até a realização das análises laboratoriais (Dick, Breakwell e Turco, 2011).

4.2.4 Carbono da biomassa microbiana e Carbono orgânico total do Solo

O carbono da biomassa microbiana do solo (CBM) foi estimada pelo método de fumigação-extração (Vance et. al, 1987). Amostras de solo fresco foram divididas em duas subamostras, sendo uma fumigada com clorofórmio por 24 horas e outra mantida como controle não fumigado. Após a fumigação, o carbono orgânico foi extraído com solução de K_2SO_4 0,5 mol L^{-1} e quantificado. O CBM foi calculado pela diferença entre o carbono extraído das amostras fumigadas e não fumigadas, utilizando um fator de correção ($k_C = 0,38$).

O carbono orgânico total (COT) foi obtido pelo método de digestão com dicromato de potássio em meio ácido e posterior titulação com sulfato ferroso de amônio (Yeomans e Bremner, 1988). As amostras de solo seco foram digeridas com $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$ em presença de H_2SO_4 concentrado, promovendo a oxidação do carbono orgânico. Após a digestão, o excesso de dicromato não reagido foi titulado com sulfato ferroso amoniacal, utilizando indicador apropriado. O teor de carbono foi calculado com base na diferença entre o dicromato adicionado e o remanescente.

4.2.5 Atividade Enzimática

As atividades das enzimas arilsulfatase (EC 3.1.6.1), β -glicosidase (EC 3.2.1.21), fosfatase ácida (E.C. 3.1.3.2) e urease (EC 3.5.1.5) foram determinadas de acordo com a metodologia proposta por Tabatabai (1994). A determinação das atividades das enzimas arilsulfatase, β -glicosidase e fosfatase ácida foi realizada por métodos colorimétricos, que se baseiam na quantificação do *p*-nitrofenol liberado após a reação do solo com os substratos específicos de cada enzima, respectivamente: *p*-nitrofenil sulfato de potássio, *p*-nitrofenil β -glucopiranosídeo e *p*-nitrofenil dissódico. A atividade da urease foi determinada pela incubação do solo com ureia como substrato, permitindo a hidrólise enzimática e a liberação de NH_4^+ . Após a incubação, o amônio liberado foi extraído e quantificado por método espectrofotométrico, com formação de um complexo colorido cuja absorbância é proporcional à concentração de NH_4^+ . Os resultados foram expressos em função da quantidade de NH_4^+ liberado por massa de solo e tempo, conforme Kandeler e Gerber (1988).

4.2.6 Estequiometria enzimática

A estequiometria enzimática foi determinada por dois métodos diferentes. O primeiro consistiu no cálculo das razões entre as atividades das enzimas associadas à aquisição de carbono (C), nitrogênio (N) e fósforo (P), conforme proposto por Waring et al. (2014). As proporções foram obtidas pelas relações β -glicosidase/urease (C:N), β -glicosidase/fosfatase ácida (C:P) e urease/fosfatase ácida (N:P). Esta metodologia permitiu identificar o equilíbrio relativo entre os ciclos nutricionais e comparar o investimento enzimático da microbiota local com os modelos globais de estequiometria (1:1:1).

O segundo é baseado na metodologia vetorial proposta por Moorhead *et al.* (2019) utilizada para quantificar a magnitude e a natureza da limitação nutricional de forma independente das proporções simples. Nesta metodologia, o comprimento do vetor atua como um indicador da demanda relativa por carbono; quanto maior o seu valor, maior o investimento microbiano na aquisição de energia (limitação de C). Já o ângulo do vetor permite discriminar a limitação relativa entre nutrientes, onde ângulos $> 45^\circ$ indicam limitação de P e ângulos $< 45^\circ$ indicam limitação de N. Os parâmetros foram calculados pelas seguintes equações:

$$\text{Vetor } L \text{ (adimensional)} = \sqrt{X^2 + Y^2}$$

$$\text{Vetor } A \text{ (graus)} = \text{ATAN2}(X; Y)$$

Onde X:

$$X = \frac{\ln(\beta - \text{glicosidase})}{\ln(\beta - \text{glicosidase}) + \ln(\text{fosfatase ácida})}$$

E Y:

$$Y = \frac{\ln(\beta - \text{glicosidase})}{\ln(\beta - \text{glicosidade}) + \ln \text{urease})}$$

4.2.7 Análise Estatística

Todas as análises estatísticas foram realizadas no R utilizando a interface RStudio (versão 4.4.0). O processamento de dados e as análises estatísticas foram conduzidos utilizando os pacotes dplyr (Yarberry, 2021), rstatix (Kassambara, 2020) e car (Fox *et al.*, 2021), e as representações gráficas foram geradas com o ggplot2 (Wickham, 2016). Os dados foram inicialmente testados quanto à normalidade utilizando o teste de Shapiro-Wilk e quanto à homogeneidade das variâncias utilizando o teste de Levene. Quando essas premissas foram atendidas, os dados foram analisados utilizando uma análise de variância (ANOVA) de dois fatores, considerando o manejo da extração foliar (manejado vs. não manejado) e o regime hídrico do solo (inundado vs. não inundado) como fatores fixos. Quando uma interação significativa entre o manejo e o regime hídrico do solo foi detectada, as comparações foram feitas entre os tratamentos combinados (Manejado + Inundado, Manejado + Não Inundado, Não Manejado + Inundado e Não Manejado + Não Inundado). Quando a interação não foi significativa, os efeitos principais de cada fator foram analisados separadamente. As comparações de médias foram realizadas utilizando o teste de Tukey com um nível de significância de 5% ($p < 0,05$).

A correlação linear entre as variáveis foi estimada pelo coeficiente de Pearson (r). A significância das correlações foi testada pelo teste t-Student, adotando-se nível de 5% ($p < 0,05$). As variáveis consideradas para esta análise foram: atributos químicos do solo (CTC, P, K, Ca, V%, PST e pH), carbono da biomassa microbiana, carbono orgânico total, atividades enzimáticas (BG, AS, AP, AS) e estequiometria enzimática (C:N, C:P, N:P, Vetor L e Vetor A). Além disso, a Análise de Componentes Principais (PCA) foi conduzida com as variáveis AS,

BG, AP, U, V, PST, C:P e Vetor L, previamente padronizadas (z-score). A extração dos componentes baseou-se na matriz de correlação. A interpretação considerou os dois primeiros componentes, sua variabilidade explicada e os respectivos loadings. A seleção das variáveis foi baseada na maximização da variância explicada pelos componentes principais, uma vez que a PCA busca reduzir a dimensionalidade preservando a maior proporção possível da variabilidade dos dados (Jolliffe, 1986). A seleção das variáveis foi realizada por meio de uma análise de componentes principais (PCA) iterativa, visando a redução da dimensionalidade com o mínimo de perda de informação. Foram removidas variáveis altamente correlacionadas (redundantes), mantendo-se um subconjunto capaz de explicar pelo menos 80% da variância total nos dois primeiros componentes. Este procedimento seguiu critérios de parcimônia estatística para reduzir a colinearidade e otimizar a interpretação dos padrões multivariados (Westad et al., 2003).

4.3 Resultados

A atividade da β -glicosidase foi influenciada pela interação entre os fatores manejo e regime hídrico do solo, resultando em respostas distintas entre as áreas avaliadas. As áreas não manejada e não alagada (NM+NA), manejada e alagada (M+A) e manejada e não alagada (M+NA) não apresentaram diferenças significativas entre si (Figura 9A). Em contraste, a menor atividade da β -glicosidase foi observada na área não manejada e alagada (NM+A), com média de 39,39 mg p -nitrofenol kg solo⁻¹ h⁻¹.

Nos tratamentos manejados, o regime hídrico não influenciou significativamente a atividade da enzima. Por outro lado, nas áreas não manejadas, o alagamento promoveu redução significativa da atividade da β -glicosidase. As diferenças entre os tratamentos são indicadas por letras distintas, conforme o teste de Tukey. A atividade da urease apresentou variação significativa decorrente do efeito conjunto do manejo e do regime hídrico (Figura 3.2B). Os resultados mostram que carnaubais alagados sazonalmente apresentam maior atividade da urease tanto nas áreas manejadas e não manejadas. O inverso também foi observado: áreas sem acúmulo de água tiveram o menor desempenho em ambos os manejos.

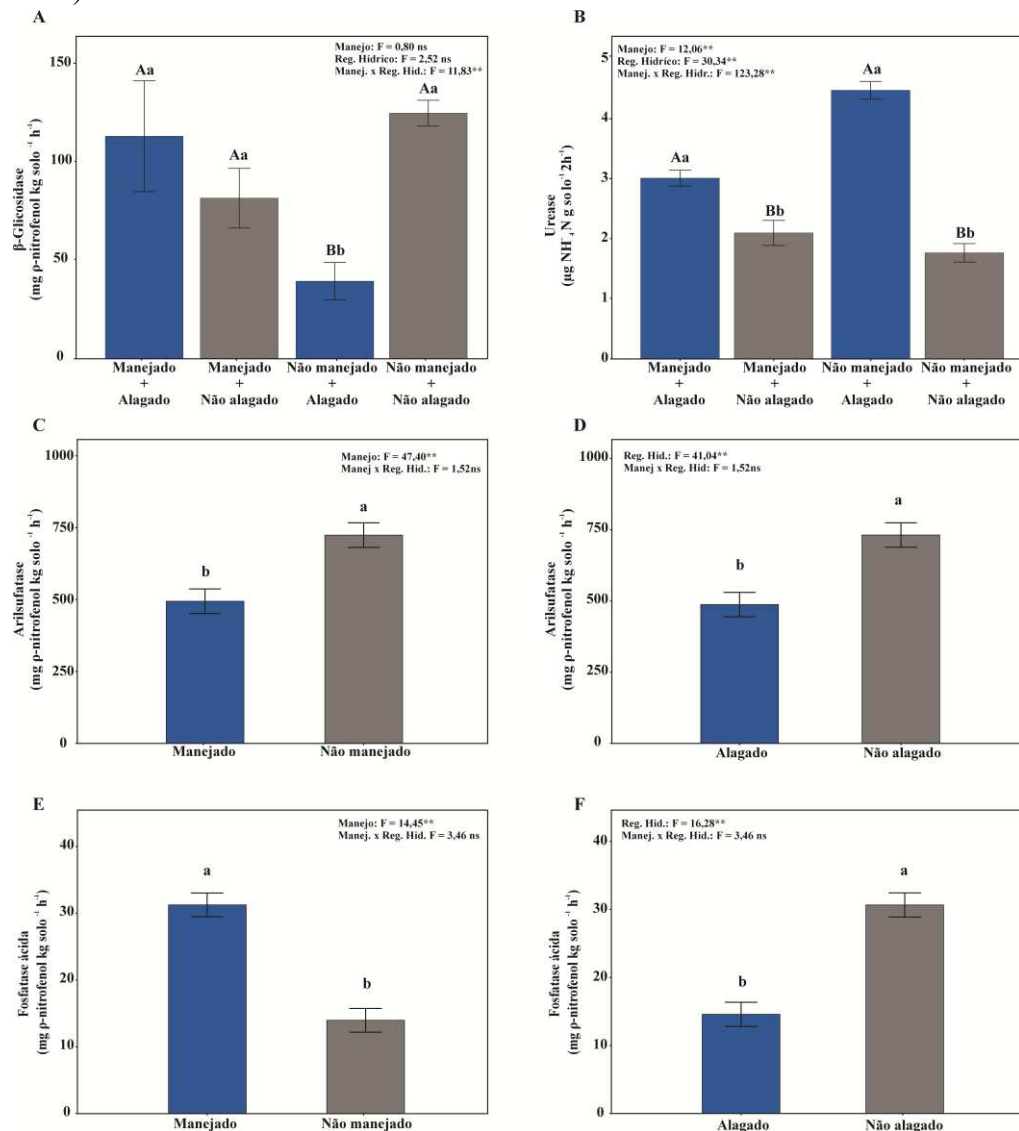
A análise independente de cada fator (manejo e alagamento) revelou que eles impactaram significativamente o resultado da arilsulfatase (Figura 9C e 9D). A atividade dessa enzima foi mais expressiva nas áreas não manejadas. Além disso, as áreas não alagadas também têm maior ação da arilsulfatase. De forma semelhante, os fatores manejo e regime hídrico, analisados separadamente, explicaram a variação observada na atividade da fosfatase ácida (Figura 9E e 9F). As áreas não manejadas apresentaram atividade de 46,55% superior à observada nas áreas manejadas. A saturação sazonal do solo também reduziu a atividade dessa enzima: solos não alagados apresentaram 731,36 mg p -nitrofenol kg solo⁻¹, enquanto as áreas alagadas registraram 487,21 mg p -nitrofenol kg solo⁻¹.

O manejo de extração de folhas favoreceu a relação C:N enzimática em solos alagados e não alagados (Figura 10A). A relação C:P variou entre os tratamentos (Figura 10B), com valores maiores nas áreas manejadas, independentemente da condição de regime hídrico. Nas áreas não manejadas, observou-se redução da relação C:P sob alagamento, enquanto a condição não alagada apresentou valores intermediários. Esses resultados indicam que o manejo diminui a variação do índice C:P, enquanto que o efeito do alagamento do solo é mais pronunciado na ausência de manejo de extração de folhas.

A relação N:P enzimática apresentou valores maiores nas áreas não manejadas em comparação às áreas submetidas à extração de folhas (Figura 10C), indicando um efeito mais

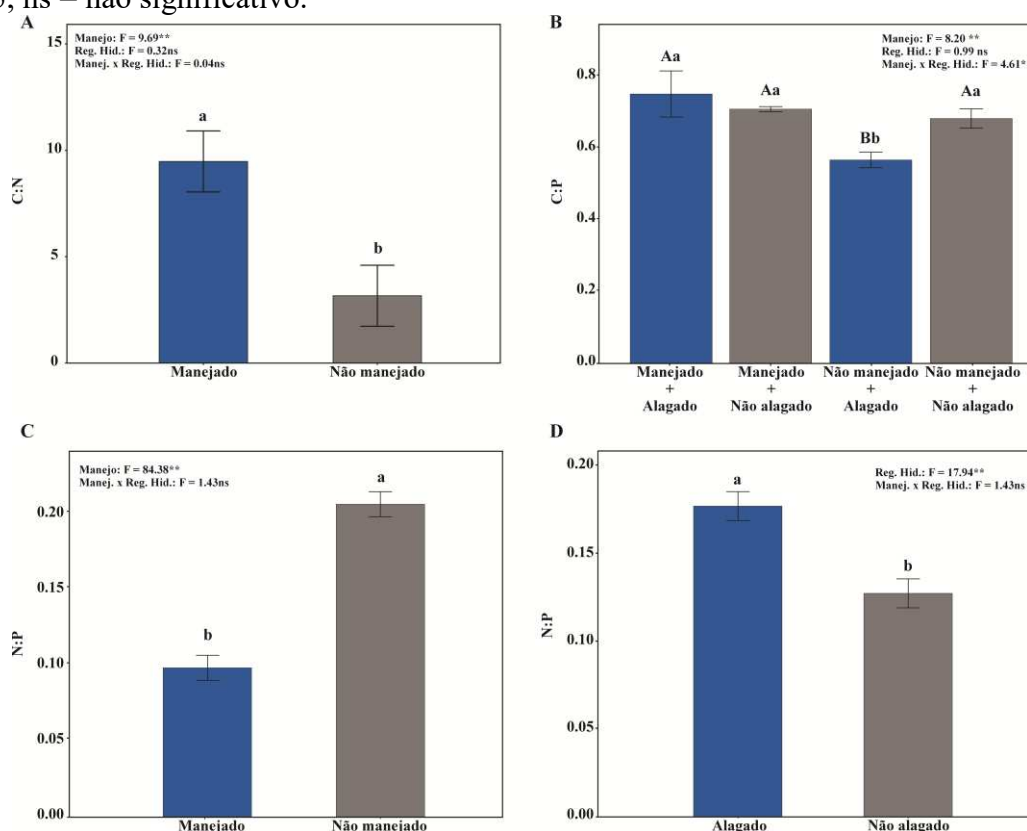
sólido do manejo sobre esse parâmetro. De forma semelhante, áreas não alagadas exibiram menores valores de N:P em relação às áreas alagadas (Figura 10D), evidenciando a influência do regime hídrico do solo na relação N:P enzimática dos solos dos carnaubais avaliados.

Figura 9 – Atividade enzimática extracelular do solo relacionada a C (A), N (B), S (C e D) e P (E e F) em quatro áreas de carnaubais, sob dois tipos de manejo de extração de folhas (manejado e não manejado) e dois regimes hídricos do solo (alagado e não alagado). Barras representam médias $\pm$ erro padrão. Letras indicam diferenças estatísticas pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Quando houve interação significativa manejo $\times$ regime hídrico, as comparações foram realizadas entre os tratamentos combinados ($n = 6$), com letras maiúsculas indicando diferenças entre os níveis de manejo dentro de uma mesma condição e letras minúsculas indicando diferenças entre os níveis de regime hídrico. Quando apenas efeitos isolados foram significativos, as comparações foram realizadas dentro do fator significativo ($n = 12$), com letras minúsculas indicando diferenças entre níveis do fator. F = teste F, ** = $p < 0,01$, * = $p < 0,05$, ns = não significativo. As comparações foram realizadas dentro do fator significativo ($n = 12$), conforme indicado pela ANOVA fatorial (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; ns = não significativo).



Fonte: Elaborada pela Autora.

Figura 10 – Estequiometria de enzimas extracelulares do solo em quatro áreas de carnaubais, sob dois tipos de manejo de extração de folhas (manejado e não manejado) e dois regimes hídricos do solo (alagado e não alagado): C:N (A), C:P (B), N:P (C e D). Barras representam médias $\pm$ erro padrão. Letras indicam diferenças estatísticas pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Quando houve interação significativa manejo $\times$ regime hídrico, as comparações foram realizadas entre os tratamentos combinados ($n = 6$), com letras maiúsculas indicando diferenças entre os níveis de manejo dentro de uma mesma condição e letras minúsculas indicando diferenças entre os níveis de regime hídrico. Quando apenas efeitos isolados foram significativos, as comparações foram realizadas dentro do fator significativo ($n = 12$), com letras minúsculas indicando diferenças entre níveis do fator. F= teste F, ** = $p < 0,01$, * = $p < 0,05$, ns = não significativo.



Fonte: Elaborada pela Autora.

Os valores de A (ângulo) e L (adimensional) foram influenciados pelo manejo dos carnaubais e pelo nível de umidade sazonal do solo (Tabela 10). Os maiores valores do Vetor A foram obtidos nas áreas em que ocorrem as retiradas de folhas para produção de pó cerífero, no entanto a diferença para áreas não manejadas não foi acentuada. Os maiores valores do Vetor L nas áreas manejada + alagada e manejada + não alagada (0,96 e 0,99 respectivamente). O menor valor foi obtido na área não manejada + alagada (0,79).

Tabela 10 – Vetores A (ângulo) e L (adimensional) da estequiometria de enzimas extracelulares do solo de quatro diferentes áreas de carnaubais sob dois tipos de manejos de extração de folhas (manejado e não manejado) e dois tipos de regimes hídricos do solo (alagado e não alagado). As médias seguidas pela mesma letra não diferiram

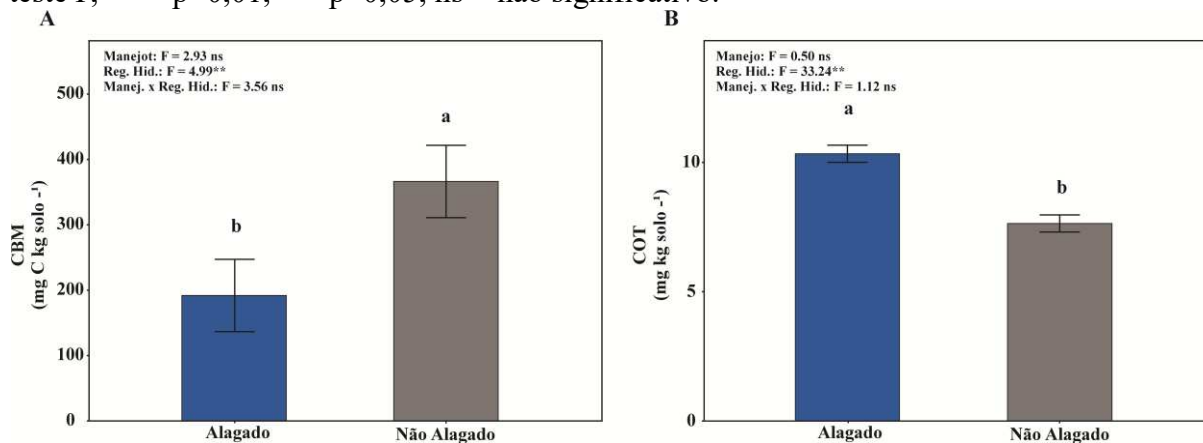
significativamente de acordo com o teste de Tukey ($p \leq 0,05$). Letras maiúsculas são usadas para comparar tipos de manejos, enquanto letras minúsculas são usadas para comparar regimes hídricos do solo, $n = 6$.

Manejo	Vetor A		Vetor L	
	Alagado	Não Alagado	Alagado	Não Alagado
Não Manejado	1,31B	1,31B	0,79 Bb	0,89Aa
Manejado	1,33A	1,36 A	0,96Aa	0,99Aa

O carbono da biomassa microbiana (CBM) apresentou diferença apenas entre tipos de regime hídrico do solo, com solos não alagados apresentando valor 91,05% maior que os não alagados (Figura 11A). Apesar disso, a diferença de CBM entre solo alagado e não alagado é expressiva dentro da área não manejada, sendo o menor (79,48 mg C kg solo⁻¹) e o maior valor (507,30 mg C kg solo⁻¹), respectivamente, entre os tratamentos avaliados.

O carbono orgânico total do solo (COT) apresentou diferença significativa apenas entre os regimes hídricos do solo avaliados (Figura 11B). Os solos que não passam alagamento sazonal têm COT cerca de 35,34% maior.

Figura 11 – (A) Carbono da biomassa microbiana (CBM) e (B) carbono orgânico total do solo (COT) em quatro áreas de carnaubais, sob dois tipos de regimes hídricos do solo (alagado e não alagado). Barras representam médias $\pm$ erro padrão ($n = 12$). Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os níveis do regime hídrico, pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). F = teste F, ** = $p < 0,01$, * = $p < 0,05$, ns = não significativo.

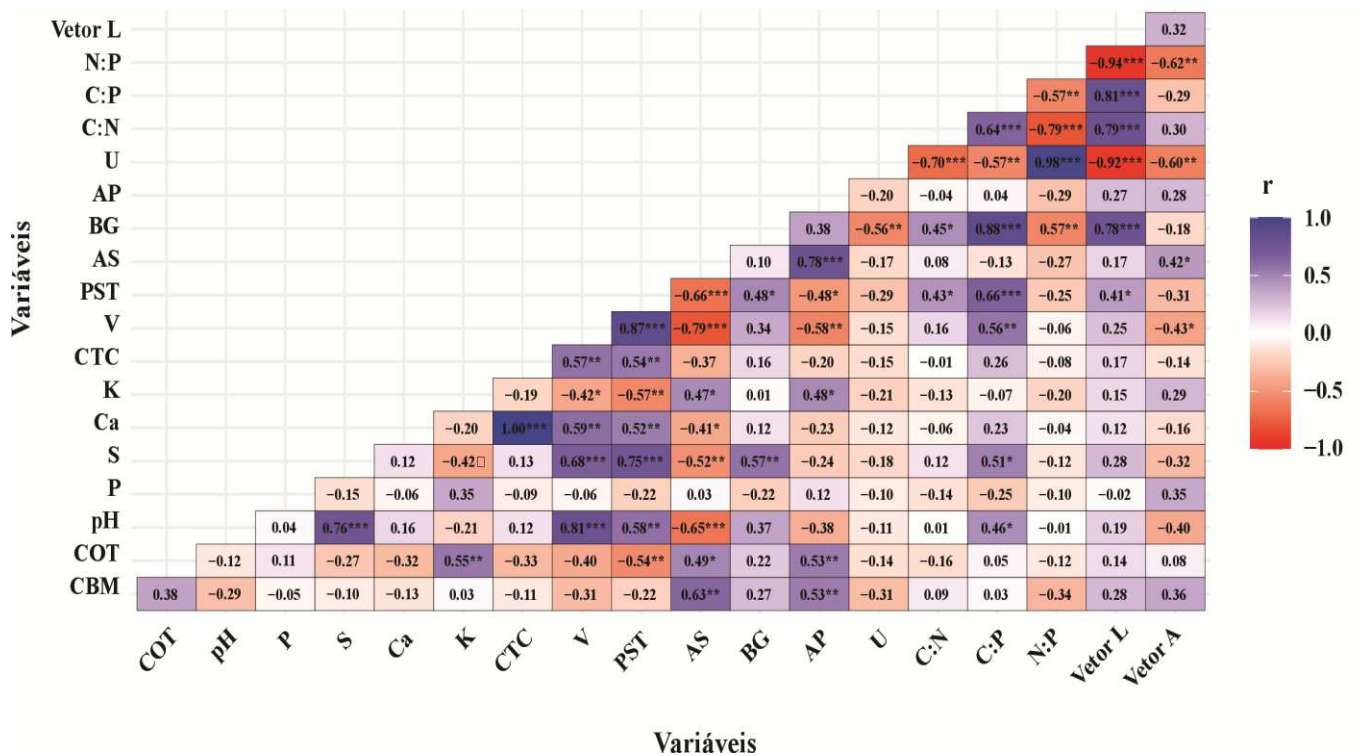


Fonte: Elaborada pela Autora.

Houve correlações positivas significativas entre os atributos químicos do solo e a atividade das enzimas extracelulares (Figura 12). A atividade da enzima β -glicosidase teve correlação positiva com a porcentagem de sódio trocável do solo (PST) e enxofre do solo. As atividades das enzimas fosfatase ácida e arilsulfatase mostraram correlação com o teor de potássio do solo. As atividades da arilsulfatase e fosfatase ácida tiveram ainda correlação

positiva com o carbono da biomassa microbiana e carbono orgânico total do solo. As estequiometrias enzimáticas C:N e C:P tiveram correlação positiva com PST e saturação de bases, a relação C:P ainda se correlacionou positivamente com o teor de enxofre do solo e atividade da β -glicosidase. Já a relação N:P da atividade de enzimas extracelulares teve correlação positiva apenas com a urease (Figura 12).

Figura 12 – Matriz de correlação de Pearson (r) entre os atributos do solo de quatro diferentes áreas de carnaubais sob dois tipos de manejos de extração de folhas (manejado e não manejado) e dois tipos de regimes hídricos do solo (alagado e não alagado). Onde: CTC – capacidade de troca de cátions; PST – porcentagem de sódio trocável; V% - saturação por bases; P – fósforo; S – enxofre; Ca – cálcio; K – potássio; CBM – carbono da biomassa microbiana; COT – carbono orgânico total do solo; BG – atividade β -glicosidase; AP – atividade fosfatase ácida; AS - atividade arilsulfatase; U -atividade urease; C:N, C:P e N:P – estequiometria enzimática.

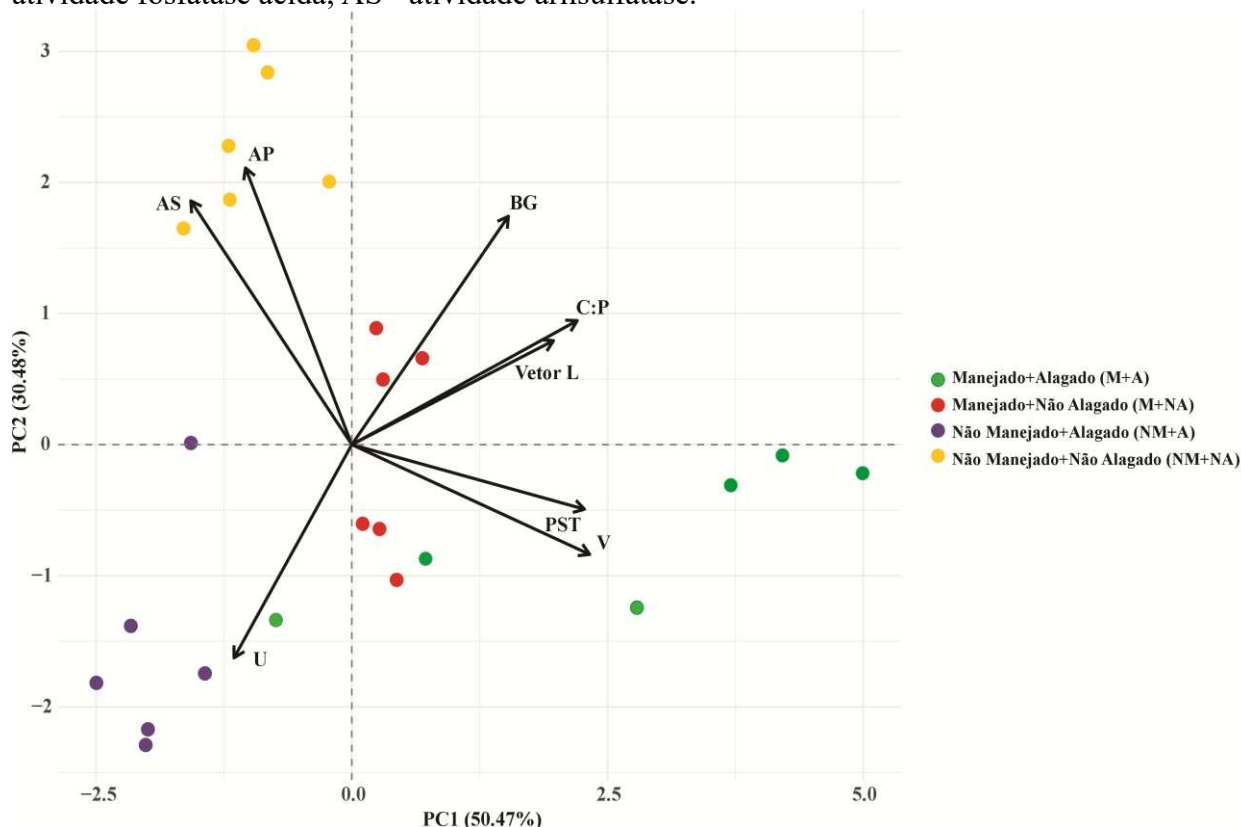


Fonte: Elaborada pela Autora.

Os atributos do solo das áreas de carnaubais incluídos na análise de componentes principais (PCA) explicaram 81% da dissimilaridade entre os sistemas avaliados (Figura 13). O componente principal 1 (CP1) respondeu por 50,5% dessa variação, sendo fortemente influenciado por saturação de bases (V%), porcentagem de sódio trocável (PST), relação C:P da atividade enzimática (C:P). As demais variáveis (AS, BG, AP e U) mostraram maior contribuição para o componente principal 2 (CP2), que explicou 30,5% da diferenciação entre os sistemas (Tabela 11, Figura 13).

Assim, a dispersão gráfica fornecida pela PCA foi apresentada em duas dimensões e sugeriu dissimilaridade entre as quatro áreas de carnaubais analisadas, com as áreas Não manejadas ocupando quadrantes diferentes e as áreas manejadas mais heterogeneamente distribuídas. NM+NA e NM+A estavam localizados à esquerda do gráfico, no entanto apenas NM+NA próximo ao CP1; Enquanto M+A e M+NA estavam à direita do gráfico, o primeiro mais próximo ao PC2 e o segundo próximo ao PC1 (Figura 13). A área NM+A não estava próxima de nenhum componente.

Figura 13 – Análise de componentes principais (PCA) de atributos do solo de quatro diferentes áreas de carnaubais sob dois tipos de manejos de extração de folhas (manejado e não manejado) e dois tipos de regimes hídricos do solo (alagado e não alagado). Onde: PST – porcentagem de sódio trocável; V% - saturação por bases; BG – atividade β -glicosidase; AP – atividade fosfatase ácida; AS - atividade arilsulfatase.



Fonte: Elaborada pela Autora.

Tabela 11 – Correlações entre variáveis e componentes e variabilidade explicada pelos eixos na análise de componentes principais (PCA) de atributos do solo de quatro diferentes áreas de carnaubais sob dois tipos de manejos de extração de folhas (manejado e não manejado) e dois tipos de regimes hídricos do solo (alagado e não alagado).

Variáveis	Componente de variação		
	PC1	PC2	PC3
AS	-0,614	0,725	-0,018

Continua.

Tabela 11 – Correlações entre variáveis e componentes e variabilidade explicada pelos eixos na análise de componentes principais (PCA) de atributos do solo de quatro diferentes áreas de carnaubais sob dois tipos de manejos de extração de folhas (manejado e não manejado) e dois tipos de regimes hídricos do solo (alagado e não alagado) (Conclusão).

Variáveis	Componente de variação		
	PC1	PC2	PC3
BG	0,597	0,679	0,368
AP	-0,405	0,822	0,262
U	-0,449	-0,634	0,435
V%	0,907	-0,326	0,099
PST	0,887	-0,192	0,253
C:P	0,859	0,369	0,079
Vetor L	0,769	0,309	-0,406
Variabilidade	50,47%	30,48%	7,98%

PST – porcentagem de sódio trocável; V% - saturação por bases; BG – atividade β -glicosidase; AP – atividade fosfatase ácida; AS - atividade arilsulfatase.

4.4 Discussão

Este é o primeiro estudo a avaliar a atividade enzimática do solo associada a áreas de ocorrência de *Copernicia prunifera* e a investigar como o manejo extrativista das folhas dessa palmeira, aliado às variações no regime hídrico do solo, influencia a funcionalidade microbiana em ambientes do semiárido brasileiro. Os resultados obtidos confirmam a hipótese proposta, evidenciando respostas distintas da atividade das enzimas extracelulares do solo em função dos diferentes tipos de manejo e regimes hídricos. Dessa forma, os achados destacam complexas interações onde o manejo atua como importante modulador dos processos enzimáticos, com implicações diretas para a ciclagem de nutrientes e a sustentabilidade dos carnaubais.

Essa modulação é observada inicialmente na dinâmica do carbono. As β -glicosidases são enzimas fundamentais nesse processo, atuando na hidrólise de compostos derivados da glicose e nas etapas finais da decomposição da celulose (Daunoras; Kačergius; Gudiukaitė, 2024). No sistema estudado, a atividade dessas enzimas respondeu diretamente à alteração no aporte de matéria orgânica causada pelo extrativismo. A extração de folhas modifica o padrão de deposição de serapilheira, gerando pulsos de materiais estruturais com alto teor de carbono complexo, como celulose e lignina (Gomes et al., 2009). Como substratos ricos em carbono estrutural estimulam enzimas de aquisição de C (Abay et al., 2024; Gao et al., 2024), observou-se um incremento na atividade da BG nas áreas manejadas.

Em contrapartida, onde o manejo e o regime hídrico limitam esse aporte, o comportamento enzimático é oposto. A menor atividade da β -glicosidase na área não manejada e alagada (NM+A) está relacionada à ausência da extração de folhas e ao regime de inundação, que reduz a entrada de matéria orgânica no sistema (Figuras 9A e 10A). Além disso, em solos com baixa relação C/N, a demanda microbiana por carbono pode ser reprimida pela disponibilidade de nitrogênio inorgânico (Daunoras; Kačergius; Gudiukaitė, 2024). Enquanto o ciclo do carbono é estimulado pelo manejo, os ciclos do enxofre e do fósforo parecem ser favorecidos pela preservação da área (ausência de manejo).

Os carnaubais não manejados e não alagados apresentaram maior atividade da arilsulfatase, o que está relacionado aos maiores valores de CBM e COT, conforme demonstrado pela correlação positiva (Figuras 9C, 9D e 11). A atividade desta enzima reflete a dependência da biomassa microbiana e a estabilização por complexos organominerais (Xiangzhen; Parente, 2003; Burns et al., 2013). Inversamente, o excesso de nutrientes pode inibir essa atividade, como observado na área Manejada + Alagada, que apresentou a menor

atividade de arilsulfatase (Figura 9C e 9D) e o maior teor de enxofre (Tabela 9). Isso ocorre porque os microrganismos reduzem a produção da enzima quando a concentração de sulfato é alta no solo (Daunoras; Kačergius; Gudiukaitė, 2024).

A atividade da fosfatase ácida também foi mais elevada nas áreas não manejadas e não alagadas (Figura 3.3C), o que pode estar associado ao menor teor de fósforo disponível no solo nessas condições (Tabela 3.1). Quando o solo apresenta deficiência de fósforo, ocorre uma mobilização coordenada entre o sistema radicular e a microbiota para elevar a exsudação de fosfatases ácidas. Essa dinâmica facilita a conversão e o reaproveitamento do fosfato, funcionando como um mecanismo fisiológico essencial para que o vegetal suporte períodos de estresse nutricional (Daunoras; Kačergius; Gudiukaitė, 2024).

Adicionalmente, a arilsulfatase se correlacionou positivamente com COT e CBM (Figura 3.5). Um maior teor de C orgânico pode fornecer substrato suficiente para sustentar uma maior biomassa microbiana e, conseqüentemente, uma alta produção de enzimas. O alto teor de C orgânico também permite que as enzimas existentes sejam estabilizadas por adsorção à matéria orgânica do solo (McLaren, 1975; Bergstrom et al., 1998; Li e Sarah, 2003).

A atividade da urease foi maior nos ambientes alagados, fato que pode estar relacionado à menor disponibilidade de formas oxidadas de nitrogênio ou ao acúmulo de substratos orgânicos nitrogenados nesses ambientes devido à redução do processo de nitrificação em condições de anoxia (Figura 3.3D), corroborando achados de Baddam et al. (2016). Além da umidade, a duração da inundação é crucial; ciclos intermitentes de alagamento podem promover picos temporários na atividade desta enzima (Gu et al., 2019). Curiosamente, as atividades da urease e da β -glicosidase apresentaram correlação negativa (Figura 3.5), indicando que os ciclos de C e N não ocorrem de forma paralela no solo. Essa relação inversa reflete ajustes do metabolismo microbiano às variações de umidade e aeração, que favorecem diferentes grupos de microrganismos (Dick, 1994; Burns et al., 2013).

Essa divergência metabólica é confirmada pela estequiometria enzimática, que atua como indicador da limitação nutricional (Sinsabaugh et al., 2008). A relação C:N da atividade enzimática foi maior nos solos manejados (Figura 3.4A), sugerindo maior investimento dos microrganismos na aquisição de carbono em comparação ao nitrogênio. Esse comportamento pode ser atribuído à extração das folhas e a posterior deposição de restos vegetais de carnaúba, que são caracterizados por elevado teor de carbono, o que promove um desbalanceamento entre a oferta e a demanda microbiana desses elementos. Como consequência, observa-se o estímulo à atividade de enzimas associadas ao ciclo do carbono,

como a β -glicosidase, em detrimento de enzimas relacionadas ao ciclo do nitrogênio (Moorhead et al. 2016).

A relação C:P menor na área Não manejada + alagada foi a menor entre todas as áreas analisadas, o que sugere maior alocação metabólica na síntese da enzima fosfatase ácida, o que ocorre quando o fósforo é mais limitante em relação ao carbono (Figura 3.4B). Dois fatos podem explicar esse resultado: a não deposição de restos vegetais de carnaúba que reduz o aporte de carbono no solo e está associada à menor atividade da β -glicosidase (Figura 3.3A); e as condições de alagamento, que alteram a dinâmica do fósforo no solo por meio de mudanças no potencial redox, afetando sua disponibilidade. A redução de Fe em condições de alagamento solubiliza os óxidos de Fe e, assim, leva à disponibilidade instável de P e estimula a produção microbiana de fosfatase ácida (Marschner, 2021).

Acrescenta-se que a correlação positiva entre a BG e a relação C:P da atividade enzimática (Figura 3.5) indica que o aumento dessa relação é impulsionado principalmente pelo maior investimento dos microrganismos na obtenção de carbono, mostrando a dominância do ciclo do C na regulação da atividade enzimática, conforme os princípios da estequiometria enzimática (Sinsabaugh et al., 2008; Sinsabaugh; Hill; Shah, 2009; Moorhead et al., 2016).

A maior relação enzimática N:P na área Não manejada pode ser explicada pela redução do aporte de resíduos vegetais no solo, que por sua vez reflete diretamente no aporte de fósforo orgânico, tornando o P mais limitante em relação ao nitrogênio, que é parcialmente suprido pela mineralização da matéria orgânica remanescente (Turner; Condron, 2013; Vitousek et al., 2009). Em resposta, os microrganismos ajustam a produção de enzimas, aumentando a atividade das enzimas associadas ao ciclo do N em relação às fosfatases, resultando em uma maior relação N:P (Sinsabaugh et al., 2008; Sinsabaugh; Hill; Shah, 2009).

Os maiores valores do vetor A observados nas áreas manejadas em relação à área não manejada indicam maior limitação microbiana por fósforo, uma vez que valores mais elevados do vetor A refletem maior investimento relativo da microbiota em enzimas associadas à aquisição de fósforo (Sinsabaugh; Hill; Shah, 2009; Moorhead et al., 2016). A disposição dos restos vegetais no solo pós extração de folhas pode intensificar essa limitação ao modificar a qualidade da matéria orgânica retornada, frequentemente com maiores relações C:P, reduzindo a liberação de fósforo durante a decomposição (Manzoni et al., 2010). Além disso, os solos da Caatinga são naturalmente pobres em fósforo disponível devido ao material de origem e à forte adsorção do P aos constituintes minerais do solo, o que torna esse nutriente limitante nesses ecossistemas (Almeida et al., 2012).

O menor valor do vetor L observado na área Não Manejada + Alagada indica menor limitação microbiana por carbono, refletindo menor investimento em enzimas de aquisição de C (Sinsabaugh; Hill; Shah, 2009; Moorhead et al., 2016). Esse resultado pode ser atribuído ao alagamento intermitente, que favorece o acúmulo de matéria orgânica e reduz a decomposição aeróbia, aumentando a disponibilidade relativa de C no solo (Reddy; DeLaune, 2008).

O carbono orgânico do solo desempenha papel central nos processos pedogênicos e na fertilidade do solo, estando diretamente envolvido em diversos processos biogeoquímicos que influenciam as interações solo-planta (Saint-Laurent; Beaulac-Gervais; Berthelot, 2014). Nesse sentido, compreender as variações espaciais e sazonais desse atributo é essencial, uma vez que ele condiciona a atividade e a dinâmica da biomassa microbiana do solo.

A redução expressiva do carbono da biomassa microbiana nas áreas de carnaubal submetidas a alagamento, em comparação às áreas secas, pode estar relacionada aos efeitos das inundações decorrentes de chuvas intensas concentradas em determinados períodos do ano. Esse fenômeno altera a ecologia do solo, principalmente em função do estresse hídrico provocado pelo acúmulo excessivo de água, o qual desequilibra as comunidades microbianas e compromete suas funções metabólicas (Das et al., 2025). Sob a perspectiva do estresse hídrico, os ciclos de secagem e reidratação impõem estresses duplos de seca e alagamento aos microrganismos do solo, afetando diretamente a biomassa microbiana e promovendo alterações em suas características fisiológicas, funções ecológicas e estrutura comunitária, com reflexos na transformação do carbono e, conseqüentemente, no carbono da biomassa microbiana (Ouyang; Li, 2013).

Em ecossistemas secos, é comum que a reidratação de solos previamente secos estimule a atividade microbiana e aumente a liberação de CO₂ (Ouyang; Li, 2013). Nesses ambientes, o carbono da biomassa microbiana⁸ tende a aumentar após a reidratação devido ao rápido crescimento e multiplicação dos microrganismos remanescentes, que utilizam tanto a necromassa acumulada durante o período seco quanto a matéria orgânica recém-liberada, resultante da ruptura de mecanismos de proteção físico-química, como ligações covalentes e a oclusão da matéria orgânica por minerais nos agregados do solo (Dong et al., 2021). Entretanto, em escalas temporais mais longas, ciclos contínuos de secagem e reidratação podem favorecer populações microbianas mais bem adaptadas às flutuações ambientais. Microrganismos com maior resistência podem sofrer apenas alterações moderadas durante o período seco e, adicionalmente, algumas comunidades apresentam estratégias de tolerância à dessecação, como a secreção de substâncias que retêm água e mantêm um microambiente úmido (Steenwerth et al., 2005; Schutz et al., 2010; Dong et al., 2021).

A análise de componentes principais mostra que a área Não manejada + Não alagada se posicionou próxima aos vetores da arilsulfatase e da fosfatase ácida, indicando maior associação com enzimas envolvidas na mineralização de enxofre e fósforo orgânicos (Dick et al., 1996; Sinsabaugh et al., 2008). Esse resultado demonstra uma maior dependência da microbiota por processos de aquisição de nutrientes em ambientes com baixa disponibilidade natural de P, aumentando a atividade da fosfatase ácida em resposta à limitação desse nutriente (Sinsabaugh; Hill; Shah, 2009). A área Não manejada + Alagada se posicionou próxima ao vetor da urease, indicando maior associação com processos de mineralização do nitrogênio orgânico.

A área Manejada + Não alagada se posicionou ao longo do CP1, associado às variáveis PST (porcentagem de sódio trocável), C:P e vetor L, indicando influência dos atributos químicos do solo sobre a atividade microbiana nessa área (Sinsabaugh; Hill; Shah, 2009; Moorhead et al., 2016). A maior associação com PST sugere efeitos do sódio na dinâmica do solo, enquanto a relação C:P e o vetor L indicam maior investimento microbiano na aquisição de carbono, refletindo limitação relativa por C nesse ambiente não alagado sob manejo (Moorhead et al., 2016; Qadir et al., 2007).

4.5 Conclusões

Os resultados obtidos demonstram que o manejo e o regime hídrico estruturam o funcionamento microbiano dos solos de carnaubais em ambiente semiárido, confirmando a hipótese de que esses fatores modulam a atividade e a estequiometria enzimática do sistema. O manejo com extração de folhas e a consequente deposição de resíduos vegetais modificaram a oferta de substratos, refletindo-se no aumento da atividade da β -glicosidase e em um maior investimento microbiano na aquisição de carbono, conforme previsto. Em contraste, as áreas não manejadas e não alagadas apresentaram maiores atividades de arilsulfatase e fosfatase ácida, indicando uma maior dependência da microbiota por processos de mineralização de enxofre e fósforo em solos naturalmente pobres nesses nutrientes.

A estequiometria enzimática revelou uma maior limitação microbiana por fósforo nas áreas manejadas, evidenciada pelos maiores valores do vetor A, validando a premissa de que o aporte de biomassa residual intensifica o desequilíbrio nutricional do solo. Por outro lado, a área não manejada e alagada apresentou a menor limitação por carbono (menores valores do vetor L), ratificando a influência do regime hídrico na preservação dos estoques de C. De forma integrada, a Análise de Componentes Principais confirmou que o manejo e o regime hídrico definem gradientes funcionais contrastantes no solo.

Por fim, o alagamento reduziu o carbono da biomassa microbiana e o carbono orgânico do solo, evidenciando a elevada sensibilidade da ciclagem do carbono às variações hidrológicas típicas de ambientes semiáridos. Em conjunto, os resultados indicam que a interação entre manejo e regime hídrico é determinante para o funcionamento biogeoquímico dos carnaubais, com implicações diretas para a sustentabilidade desses ecossistemas frente às mudanças climáticas e às pressões antrópicas.

REFERÊNCIAS

- ABAY, P. *et al.* Soil extracellular enzyme stoichiometry reveals the nutrient limitations in soil microbial metabolism under different carbon input manipulations. **Science of the Total Environment**, v. 913, p. 169793, 2024.
- ALMEIDA, F. P.; SILVA, J. A.; SANTOS, M. G. Biogeochemical cycling in terrestrial ecosystems of the Caatinga biome. **Brazilian Journal of Biology**, v. 72, n. 3, p. 643–653, 2012.
- AMARAL, R. V. do. O manejo extrativista influencia a dinâmica do carbono e nutrientes em carnaubais nativos? 2023. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2023.
- BADDAM, R. *et al.* Activity of soil enzymes in constructed wetlands treated with swine wastewater. **Ecological Engineering**, v. 91, p. 24–30, 2016.
- BARBOSA, F. L. A. *et al.* Potential of biochar to restore microbial biomass and enzymatic activity in a highly degraded semi-arid soil. *Scientific Reports*, v. 14, n. 1, p. 26065, 2024.
- BERGSTROM, D. W. *et al.* Spatial dependence of soil enzyme activities along a slope. **Soil Science Society of America Journal**, v. 62, n. 5, p. 1302–1308, 1998.
- BONILLA-BEDOYA, S. *et al.* Mapping 50 years of contribution to the development of biological indicators of soil quality. **Ecological Indicators**, v. 148, p. 110091, 2023.
- BURNS, R. G. *et al.* Soil enzymes in a changing environment: current knowledge and future directions. **Soil Biology & Biochemistry**, v. 58, p. 216–234, 2013.
- CARVALHO, J. N. F.; GOMES, J. M. A. Pobreza, emprego e renda na economia da carnaúba. **Revista Econômica do Nordeste**, v. 40, n. 2, p. 361–378, 2009.
- CHERUBIN, M. R. *et al.* Exploring soil health research in Brazil: challenges, opportunities, and national priorities. **Land Use Policy**, v. 157, p. 107677, 2025.
- DAUNORAS, J.; KAČERGIUS, A.; GUDIUKAITĖ, R. Role of soil microbiota enzymes in soil health and activity changes depending on climate change and ecosystem type. **Biology**, v. 13, n. 2, p. 85, 2024.
- DICK, R. P.; BREAKWELL, D. P.; TURCO, R. F. Soil enzyme activities and biodiversity measurements as integrative microbiological indicators. In: DICK, R. P. (ed.). **Methods of soil enzymology**. Madison: Soil Science Society of America, 2011. p. 247–271.
- DONAGEMMA, G. K.; VIANA, J. H. M.; ALMEIDA, B. G. de; RUIZ, H. A.; KLEIN, V. A.; DECHEN, S. C. F.; FERNANDES, R. B. A. **Manual de métodos de análise de solo**. 3. ed. rev. e ampl. Brasília, DF: Embrapa, 2017. 573 p.
- DONG, H. *et al.* Responses of soil microbial biomass carbon and dissolved organic carbon to drying–rewetting cycles: a meta-analysis. **Catena**, v. 207, p. 105610, 2021.

FREITAS, F. M. M. **Atividade enzimática do solo em sistemas de manejo da Carnaúba (*Copernicia prunifera*) no bioma Caatinga**. 2023. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Agronomia) – Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2023.

FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS. World reference base for soil resources 2022. Rome: FAO, 2022.

FOX, John *et al.* Package ‘car’. Vienna: **R foundation for statistical computing**, v. 16, n. 332, p. 333, 2012.

GAO, H. *et al.* Effects of litter input on soil enzyme activities and their stoichiometric ratios in sandy soil. **Agronomy**, v. 15, n. 5, p. 1152, 2025.

GOMES, J. A. F. *et al.* Resíduo agroindustrial da carnaúba como fonte de volumoso para terminação de ovinos. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 44, p. 58–67, 2009.

GUIMARÃES, P. P.; BOTREL, R. T.; NOGUEIRA, N. W.; CASTRO, V. D.; AGUIAR, G. D.; CARMO, F. D. A. Produtos florestais não madeireiros do nordeste brasileiro: carnaúba. **Nativa**, Sinop, v. 6, n. 2, p. 213–218, 2018.

GU, C. *et al.* Soil enzyme activity in soils subjected to flooding and effects on nitrogen and phosphorus uptake by oilseed rape. **Frontiers in Plant Science**, v. 10, p. 368, 2019.

HIERA, M. D.; LIMA JÚNIOR, A. F.; ZANELLA, M. E. Tendência da precipitação no estado do Ceará. **Revista Brasileira de Climatologia**, v. 24, p. 1–22, 2019.

HOLANDA, S. J.; ARAÚJO, F. S.; GALLÃO, M. I.; MEDEIROS FILHO, S. Impact of salinity on growth of carnauba seedlings. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 15, p. 47–52, 2011.

INSTITUTO DE PESQUISA E ESTRATÉGIA ECONÔMICA DO CEARÁ (IPECE). Perfil municipal. Fortaleza: IPECE, 2017.

JIANG, W. *et al.* Water content alters soil organic carbon metabolism via microbial traits in Tibetan alpine peatlands. **Scientific Reports**, v. 15, n. 1, p. 27793, 2025.

JOLLIFFE, Ian T. Principal components in regression analysis. In: **Principal component analysis**. New York, NY: Springer New York, 1986. p. 129-155.

KANDELER, E.; GERBER, H. Short-term assay of soil urease activity. **Biology and Fertility of Soils**, v. 6, n. 1, p. 68–72, 1988.

KASSAMBARA, Alboukadel. Package ‘rstatix’. **R topics documented**, 2020.

LI, X.; SARAH, P. Arylsulfatase activity of soil microbial biomass along a Mediterranean–arid transect. **Soil Biology & Biochemistry**, v. 35, n. 7, p. 925–934, 2003.

MANZONI, S. *et al.* Stoichiometric controls on carbon, nitrogen, and phosphorus dynamics.

Ecological Monographs, v. 80, n. 1, p. 89–106, 2010.

MARSCHNER, P. Processes in submerged soils. **Plant and Soil**, v. 464, n. 1, p. 1–12, 2021.

MCLAREN, A. D. Soil as a system of humus and clay immobilized enzymes. *Chemical Scripta*, v. 8, p. 97–99, 1975.

MENDES, M. S. *et al.* Look down—there is a gap. *Restoration Ecology*, v. 27, n. 2, p. 361–370, 2019.

MOORHEAD, D. L. *et al.* Vector analysis of ecoenzyme activities. **Soil Biology & Biochemistry**, v. 93, p. 1–7, 2016.

MUNIZ, L. F. *et al.* Classificação climática para o estado do Ceará. [S.l.: s.n.], 2017.

NASCIMENTO, C. R. *et al.* Efeito da bagana de carnaúba nos atributos microbiológicos do solo. **Científica**, v. 49, n. 4, p. 174–182, 2021.

QUEIROZ, A. M. Recursos genéticos vegetais da Caatinga. *Revista Brasileira de Geografia Física*, v. 6, 2011.

RANA, S. *et al.* Soil biochemical quality indices can capture transitional changes of tillage and residue regime in lateritic soils. **BMC Plant Biology**, v. 25, n. 1, p. 1128, 2025.

REDDY, K. R.; DELAUNE, R. D.; INGLET, P. W. **Biogeochemistry of wetlands**. Boca Raton: CRC Press, 2008.

SANTOS, H. G. *et al.* **Sistema brasileiro de classificação de solos**. 5. ed. Brasília, DF: Embrapa, 2018.

SILVA, A. M. S. *et al.* Disponibilidade e formas de fósforo em solos da Caatinga. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, v. 41, p. e0160120, 2017.

SILVA, E. B. *et al.* Current Knowledge of Carnauba Plant (*Copernicia prunifera*): Current Stage, Trends, and Future Perspectives. **Environments**, v. 12, n. 11, p. 437, 2025.

SINSABAUGH, R. L. *et al.* Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale. **Ecology Letters**, v. 11, n. 11, p. 1252–1264, 2008.

SINSABAUGH, R. L.; HILL, B. H.; FOLLSTAD SHAH, J. J. Ecoenzymatic stoichiometry. **Nature**, v. 462, n. 7274, p. 795–798, 2009.

VANCE, E. D.; BROOKES, P. C.; JENKINSON, D. S. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. **Soil Biology & Biochemistry**, v. 19, n. 6, p. 703–707, 1987.

WESTAD, Frank *et al.* Variable selection in PCA in sensory descriptive and consumer data. **Food Quality and Preference**, v. 14, n. 5-6, p. 463-472, 2003.

WICKHAM, Hadley. Getting Started with ggplot2. In: **ggplot2: Elegant graphics for data analysis**. Cham: Springer International Publishing, 2016. p. 11-31.

XIANGZHEN, L.; PARENTE, S. Arylsulfatase activity of soil microbial biomass along a Mediterranean-arid transect. **Soil Biology & Biochemistry**, v. 35, n. 7, p. 925–934, 2003.

YARBERRY, William. Dplyr. In: **CRAN recipes: DPLYR, stringr, lubridate, and regex in R**. Berkeley, CA: Apress, 2021. p. 1-58.

YEOMANS, J. C.; BREMNER, J. M. A rapid method for determination of organic carbon. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, v. 19, n. 13, p. 1467–1476, 1988.

5 ANÁLISE DAS COMUNIDADES BACTERIANAS DO SOLO ASSOCIADAS À CARNAÚBA (*Copernicia prunifera*)

RESUMO

Embora a carnaúba seja importante nas esferas social, econômica e ambiental do semiárido brasileiro, nenhum estudo avaliou o microbioma do solo, a influência do manejo de folhas e do regime hídrico do solo na modulação de sua estrutura. Portanto, o objetivo deste trabalho foi compreender como o manejo da carnaúba e as variações no regime hídrico influenciam a comunidade bacteriana do solo associado a essas plantas. As áreas de estudo foram submetidas a diferentes condições de manejo (com e sem remoção de folhas) e a distintos regimes hídricos (alagadas e não alagadas). A coleta de solo foi realizada nas proximidades das palmeiras, totalizando 6 indivíduos por área avaliada (24 amostras no total). O DNA total do solo foi extraído e as comunidades bacterianas foram avaliadas por meio do sequenciamento de amplicons do gene 16S rRNA, utilizando a plataforma Illumina. Os resultados revelaram que o manejo e o regime hídrico atuam como filtros ambientais interdependentes, explicando 43,1% da variação total da comunidade bacteriana. A análise de diversidade alfa mostrou que a riqueza (Chao1) foi influenciada pela interação entre os fatores, sendo maior na área Não Manejada + Alagada (5,55) e significativamente menor na Manejada + Alagada (4,30). Os índices de Shannon e Simpson também reduziram significativamente sob manejo e alagamento. Estruturalmente, a área Manejada + Alagada formou um agrupamento isolado e apresentou redes de coocorrência menos complexas, com dominância de táxons especialistas e grupos tolerantes ao estresse (como o filo *Bacillota* e a ordem *Bacillales*). Em contrapartida, a área Não Manejada + Não Alagada exibiu maior estabilidade, redes microbianas mais complexas e maior proporção de bactérias generalistas. A composição taxonômica e a predição funcional (FAPROTAX) refletiram a seleção de grupos adaptados às condições edáficas locais: enquanto as áreas não manejadas foram marcadas por funções de fototrofia e fixação de nitrogênio, o manejo associado ao alagamento intensificou processos anaeróbios e de ciclagem de enxofre. De modo geral, os achados deste estudo inédito indicam que a interação entre práticas de manejo e dinâmica hídrica do solo influencia diretamente a organização e a funcionalidade das comunidades bacterianas. A perda de complexidade e riqueza nas áreas manejadas e alagadas acende um alerta ecológico, evidenciando que o manejo extrativista altera microrganismos-chave e funções biogeoquímicas essenciais.

Palavras-chave: Caatinga; Comunidade bacteriana; Palmeiras; alagamento sazonal.

ABSTRACT

Although carnauba palms are important in the social, economic, and environmental spheres of the Brazilian semi-arid region, no study has evaluated the soil microbiome, the influence of leaf management, and the soil water regime on the modulation of its structure. Therefore, the objective of this work was to understand how carnauba palm management and variations in water regime influence the soil bacterial community associated with these plants. The study areas were subjected to different management conditions (with and without leaf extraction) and different water regimes (flooded and unflooded). Soil samples (0–10 cm) were collected in the municipality of Caucaia, Ceará, Brazil. Soil collection was carried out near the palm trees, totaling six individuals per area evaluated. Total soil DNA was extracted, and bacterial communities were evaluated by sequencing 16S rRNA amplicons using the Illumina platform. The results revealed that management and the hydric regime act as interdependent environmental filters, explaining 43.1% of the total variation in the bacterial community. Alpha diversity analysis showed that richness (Chao1) was influenced by the interaction between factors, being higher in the Unmanaged + Flooded area (5.55) and significantly lower in the Managed + Flooded area (4.30). The Shannon and Simpson indices were also significantly reduced under management and flooding conditions. Structurally, the Managed + Flooded area formed an isolated cluster and presented less complex co-occurrence networks, with a dominance of specialist taxa and stress-tolerant groups (such as the phylum Bacillota and the order Bacillales). In contrast, the Unmanaged + Unflooded area exhibited greater stability, more complex microbial networks, and a higher proportion of generalist bacteria. Taxonomic composition and functional prediction (FAPROTAX) reflected the selection of groups adapted to local edaphic conditions: while unmanaged areas were marked by phototrophy and nitrogen fixation functions, management associated with flooding intensified anaerobic and sulfur cycling processes. Overall, the findings of this unprecedented study indicate that the interaction between management practices and soil water dynamics directly influences the organization and functionality of bacterial communities. The loss of complexity and richness in managed and flooded areas raises an ecological alert, demonstrating that extractive management alters key microorganisms and essential biogeochemical functions.

Keywords: Caatinga; Bacterial community; Palm trees; seasonal flooding

5.1 Introdução

A Caatinga é um bioma exclusivamente brasileiro, caracterizado por elevada heterogeneidade ambiental, alta variabilidade espacial e temporal de recursos e solos frequentemente rasos, com baixa fertilidade natural e forte influência da disponibilidade hídrica sobre os processos ecológicos (Leal *et al.*, 2005; Silva *et al.*, 2017). Nesses ambientes os microrganismos do solo assumem papel central na manutenção da funcionalidade do ecossistema, atuando como mediadores da ciclagem de nutrientes e da resiliência ambiental frente aos distúrbios naturais e antrópicos (Araújo *et al.*, 2013; Mendes *et al.*, 2015).

A carnaúba (*Copernicia prunifera* (Mill.) H.E. Moore) é uma palmeira endêmica do bioma Caatinga, desempenha papel ecológico, econômico e sociocultural de grande relevância no Nordeste brasileiro. Essa espécie ocorre predominantemente em áreas caracterizadas por marcante sazonalidade climática, com longos períodos de estiagem intercalados por eventos concentrados de precipitação, sendo frequentemente associada a solos que apresentam variações naturais no regime hídrico, incluindo áreas sazonalmente alagadas (Prado, 2003; Queiroz *et al.*, 2017). Além de sua importância ecológica, a carnaubeira destaca-se como um recurso valioso para o semiárido nordestino, seu manejo extrativista é baseado principalmente na extração de folhas para a produção de cera, intensificando-se durante o período seco, que se estende de julho a dezembro (Gomes & Nascimento, 2006).

A estrutura e a composição das comunidades microbianas do solo na Caatinga são fortemente influenciadas pelas condições edafoclimáticas, sendo particularmente sensíveis às variações no regime hídrico (Lacerda Junior *et al.*, 2015). A alternância entre períodos prolongados de seca e eventos episódicos de reumidificação ou alagamento promove mudanças nas condições de oxigenação, no potencial redox e na disponibilidade de nutrientes, atuando como um importante filtro ecológico na seleção de grupos bacterianos com diferentes estratégias metabólicas e tolerância ao estresse hídrico (Schimel *et al.*, 2007; Placella *et al.*, 2012). Em solos sazonalmente alagados, comuns em áreas de ocorrência da carnaúba, essas variações tendem a favorecer bactérias anaeróbias ou facultativas, associadas a processos como desnitrificação e redução de compostos metálicos, enquanto ambientes não alagados selecionam predominantemente comunidades aeróbias (Ponnamperuma, 1972; Conrad, 2007).

Além dos fatores naturais, o manejo extrativista da carnaúba constitui um componente antrópico relevante na modulação da dinâmica do solo e da microbiota associada. A extração de folhas, prática tradicional amplamente utilizada para a obtenção da cera de

carnaúba, pode alterar a deposição de serapilheira, o aporte de carbono orgânico e a ciclagem de nutrientes, influenciando diretamente a estrutura e a atividade das comunidades bacterianas do solo. Em ecossistemas semiáridos, como a Caatinga, onde a disponibilidade de recursos é limitada, essas alterações tendem a ter efeitos amplificados sobre os processos microbianos e sobre a funcionalidade do solo (Hartmann *et al.*, 2015; Schlöter *et al.*, 2018).

Dessa forma, os efeitos combinados do regime hídrico e do manejo por extração de folhas podem resultar em padrões distintos de estruturação da comunidade bacteriana do solo, refletindo adaptações às condições ambientais e às pressões antrópicas.

Portanto, a hipótese para este estudo é que o fator antrópico, representado pelo manejo de extração de folhas, e o alagamento sazonal atuam como estressores que reduzem a diversidade da comunidade bacteriana do solo associado à *Copernicia prunifera*, tornando esses ambientes menos diversos que as áreas preservadas. Adicionalmente, prevê-se que essas perturbações alterem o perfil taxonômico do solo, promovendo o enriquecimento de táxons específicos adaptados ao estresse, com reflexos diretos sobre as predições funcionais da comunidade. Assim, o objetivo deste trabalho foi compreender como o manejo da carnaúba e as variações no regime hídrico influenciam a estrutura, a composição taxonômica e o potencial funcional da comunidade bacteriana edáfica.

5.2 Material e métodos

5.2.1 Área de estudo

O estudo foi conduzido em áreas com ocorrência natural de carnaubais, no perímetro da Fazenda Domingos Pontes, localizada no município de Caucaia, estado do Ceará (3°07'32"S 36°24'37"W), região nordeste do Brasil (Figura 7). A região apresenta pluviosidade média anual de 1.243 mm, com a maior concentração das chuvas ocorrendo no primeiro semestre, principalmente entre os meses de fevereiro e maio. (Oliveira, 2014; Hiera et al., 2019; IPECE, 2017).

Segundo a classificação climática de Köppen-Geiger, o município de Caucaia apresenta clima tropical com inverno seco. No entanto, por apresentar grande extensão territorial, a região pode apresentar até três classificações climáticas: tropical quente úmido, tropical quente sub-úmido e tropical semiárido ameno. A área onde se localiza a fazenda em que o estudo foi realizado é classificada como uma zona tropical semiárida amena, com temperaturas que normalmente variam entre 26 e 33 °C. (Muniz et al., 2017; IPECE, 2017). O solo é classificado como Solonetz segundo o World Reference Base for Soil Resources (WRB/FAO, 2022), e como Planossolo nátrico segundo o Sistema Brasileiro de Classificação de Solos (Santos et al., 2018; Amaral, 2023). O solo apresenta textura arenosa, acidez média e fertilidade baixa a média (Tabela 9).

5.2.2 Design experimental

Quatro áreas de cultivo de palmeiras de carnaúba foram selecionadas com base em dois fatores: manejo da extração de folhas e regime hídrico do solo ao longo do ano. As áreas onde ocorreu extração de folhas foram classificadas como manejadas, enquanto aquelas sem extração foram classificadas como não manejadas. Além disso, os locais foram caracterizados de acordo com as condições hídricas do solo como alagados ou não alagados, resultando em um delineamento fatorial 2x2, combinando manejo (manejado vs. não manejado) e regime hídrico do solo (alagado vs. não alagado) (Figura 8).

Considerando que a carnaúba ocorre nos vales de rios, que frequentemente formam extensas planícies que podem permanecer inundadas por alguns meses do ano (Holanda et al., 2011), as áreas manejadas e não manejadas foram ainda subdivididas em: alagadas, que passam por alagamento durante os meses da estação chuvosa; e não alagadas, locais onde não

ocorre acúmulo de água. Desta forma, foram determinados os seguintes tratamentos estudo: Manejada + alagada (M+A), Manejada + Não alagada (M+NA), Não manejada + Alagada (NM+A) e Não manejada + Não alagada (NM+NA).

5.2.3 Coleta de amostras de solo

Seis palmeiras individuais foram selecionadas em cada condição, totalizando 24 pontos amostrais (um ponto por planta). A coleta foi realizada em um período de pós-alagamento, de modo que todas as áreas se encontravam secas no momento da amostragem. A localização de cada palmeira foi georreferenciada com o auxílio do aplicativo Gaia GPS (versão 2023.7). Nas áreas manejadas, a única atividade antrópica registrada é a extração de folhas, restrita aos meses secos (agosto a novembro). Já nas áreas não manejadas, não houve remoção de biomassa foliar por um período mínimo de cinco anos.

Em cada planta, a amostragem de solo foi efetuada em ponto único, a uma distância aproximada de 15 cm do colo do caule e na profundidade de 0-10 cm. O material coletado foi tamisado (malha de 2 mm) para a remoção de raízes e resíduos visíveis, homogeneizado e, posteriormente, armazenado a 4 °C até a realização das análises laboratoriais (Dick, Breakwell e Turco, 2011).

5.2.4 Extração de DNA e sequenciamento de DNA

O DNA total do solo foi extraído de amostras, utilizando 0,5 g de cada amostra com o kit PowerLyzer PowerSoil DNA Isolation Kit (MoBio Laboratories, Carlsbad, CA, EUA), seguindo o protocolo do fabricante. A qualidade e a concentração do DNA foram avaliadas utilizando um espectrofotômetro NanoDrop 2000 spectrophotometer (Thermo Scientific, Waltham, MA, EUA).

A região hipervariável V4 do gene 16S rRNA foi amplificada empregando os primers 515F (5'-GTGCCAGCMGCCGCGGTAA 3') e 806R (5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3'), conforme descrito por Caporaso *et al.* (2011). As reações de PCR foram realizadas em volume final de 25 µL, contendo 12,25 µL de água isenta de nucleases (Certified Nuclease-Free, Promega, Madison, WI, EUA), 5,0 µL de tampão de reação 5× com MgCl₂ a 2 mM, 0,75 µL de solução de dNTPs (10 mM), 0,75 µL de cada primer (515F a 40 µM e 806R a 10 µM), 0,5 µL (1 U) de Platinum Taq DNA Polymerase High Fidelity (Invitrogen, Carlsbad, CA, EUA) e 2,0 µL de DNA molde.

A amplificação por PCR foi conduzida com uma etapa inicial de desnaturação a 95 °C por 3 min, seguida de 35 ciclos compostos por desnaturação a 98 °C por 20 s, anelamento a 55 °C por 20 s e extensão a 72 °C por 30 s, finalizando com uma etapa adicional de extensão a 72 °C por 3 min. Após a PCR, os amplicons obtidos foram purificados por meio de esferas magnéticas Agencourt AMPure XP (Beckman Coulter, Brea, CA, EUA), conforme as recomendações do fabricante. A quantificação do DNA foi realizada em fluorômetro Qubit 2.0 (Invitrogen, Carlsbad, CA, EUA) utilizando o kit dsDNA BR Assay (Invitrogen). Em seguida, volumes equimolares de cada amostra foram combinados, e a biblioteca final foi ajustada para 2 nM, desnaturada e novamente diluída para uma concentração final de 8,0 pM, com adição de 20% de PhiX (Illumina, San Diego, CA, EUA), para sequenciamento na plataforma Illumina MiSeq.

5.2.5 Análise de dados

As sequências do gene 16S rRNA foram processadas no ambiente QIIME2 (v. 2024.10) (Bolyen *et al.*, 2019) no qual uma matriz de ASVs foi extraída por meio do algoritmo DADA2, incluindo as etapas de desreplicação, modelagem de erros e remoção de quimeras (Callahan *et al.*, 2016). ASVs com menos de 10 leituras totais foram removidas. A atribuição taxonômica foi realizada contra o banco de dados SILVA (v. 138) (Quast *et al.*, 2013) por meio do método classify-consensus-vsearch, e sequências não classificadas como Bacteria foram excluídas. As sequências representativas foram alinhadas com MAFFT (Katoh & Standley, 2013) e a árvore filogenética foi construída com FastTree (Price *et al.*, 2010). As sequências representativas, a tabela de ASVs e a classificação taxonômica foram exportadas para o RStudio (v. 4.4.0; R Core Team, 2024), onde foram organizadas e integradas usando o pacote phyloseq (McMurdie; Holmes, 2013). As análises ecológicas e estatísticas subsequentes foram conduzidas com o pacote vegan (Oksanen *et al.*, 2022).

A diversidade beta foi avaliada a partir de matrizes de dissimilaridade baseadas na composição das ASVs, e as diferenças na estrutura das comunidades microbianas entre os tratamentos foram testadas por PERMANOVA, considerando o modelo fatorial entre manejo e regime hídrico, após verificação da homogeneidade da dispersão multivariada. Os padrões de variação na composição microbiana foram explorados por meio de métodos de ordenação multivariada.

A diversidade alfa foi estimada com base nos índices Chao1, Shannon e Simpson, calculados a partir da tabela de ASVs. Inicialmente, os pressupostos de normalidade dos

resíduos e homogeneidade de variâncias foram verificados por meio dos testes de Shapiro–Wilk e Levene, respectivamente. Atendidos os critérios paramétricos, as diferenças na diversidade alfa entre os tratamentos foram avaliadas por análise de variância (ANOVA) em modelo fatorial, considerando os fatores manejo e condição hídrica, com nível de significância de 0.05. Quando detectados efeitos principais ou interações significativas, as comparações múltiplas foram realizadas utilizando o teste de Tukey (HSD).

Para caracterizar a composição microbiana entre os grupos experimentais, os perfis de abundância foram sumarizados e analisados em diferentes níveis taxonômicos. Especificamente, a composição da comunidade foi avaliada nos níveis de filo, classe e ordem, excluindo-se previamente os táxons não atribuídos. A abundância total foi calculada como a soma das contagens de sequências, e a abundância relativa foi expressa como a porcentagem de cada táxon em relação ao total por tratamento (combinação de manejo de extração de folhas e regime hídrico). Complementarmente, para identificar táxons diferencialmente abundantes entre esses grupos, foi empregada a análise Linear Discriminant Analysis Effect Size (LEfSe), conforme implementada no MicrobiomeAnalyst (Chong, Liu e Zhou, 2020). Este método combina o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis, para detectar diferenças estatisticamente significativas, com uma Análise Discriminante Linear (LDA) para estimar o tamanho do efeito de cada táxon e, assim, caracterizar táxons microbianos específicos de uma condição, detectar vias e mecanismos biológicos super ou sub-representações e identificar biomarcadores metagenômicos (Segata *et al.*, 2011).

As funções potenciais bacterianas foram previstas com base no gene rRNA 16S usando o banco de dados FAPROTAX (Functional Annotation of Prokaryotic Taxa). O banco de dados FAPROTAX é uma ferramenta bioinformática utilizada para a predição de anotações funcionais de processos de ciclagem biogeoquímica (especialmente nos ciclos biogeoquímicos de C, N e S e a degradação da matéria orgânica) em amostras ambientais (Louca *et al.*, 2016; Chen *et al.*, 2024). Para a condução da análise, a tabela de ASVs (Amplicon Sequence Variants) e sua respectiva classificação taxonômica foram mapeadas contra o banco de dados FAPROTAX por meio de scripts em linguagem R, associando os táxons identificados às suas respectivas funções metabólicas validadas na literatura. Visando a padronização dos dados e o controle de qualidade, os grupos funcionais previstos foram expressos em termos de abundância relativa (%), calculada com base na proporção de ASVs associadas a cada função específica em relação ao total de sequências atribuídas a funções no software. Táxons sem correspondência funcional conhecida no banco de dados ou

categorizados como não identificados foram desconsiderados na composição final das abundâncias funcionais (Louca et al., 2016).

As análises de redes de coocorrência microbiana foram realizadas separadamente para cada tratamento, definido pela interação entre manejo e regime hídrico: manejado + alagado (M+F), manejado + não alagado (M+NF), não manejado + alagado (NM+F)) e não manejado + não alagado (NM+NF). Para cada tratamento, os conjuntos de dados foram subsetados com base no metadado das amostras, mantendo a correspondência entre a tabela de ASVs e a taxonomia, a qual foi previamente organizada para remoção de ranks vazios ou redundantes. Todas as análises de redes foram conduzidas utilizando o pacote *microeco* no ambiente R (Liu; Cui; Yao, 2021).

As redes de coocorrência foram inferidas utilizando o método Sparse Correlations for Compositional data (SPARCC) (Friedman; Alm 2012), implementado por meio do backend *SpiecEasi*, após a exclusão de ASVs de baixa abundância (abundância relativa $< 0,0005$). A inferência das redes foi realizada com seis threads paralelas e semente aleatória fixa, garantindo a reprodutibilidade dos resultados. As interações foram consideradas significativas quando apresentaram coeficiente de correlação absoluto $\geq 0,9$ e valor de $p < 0,05$, sem correção para múltiplos testes.

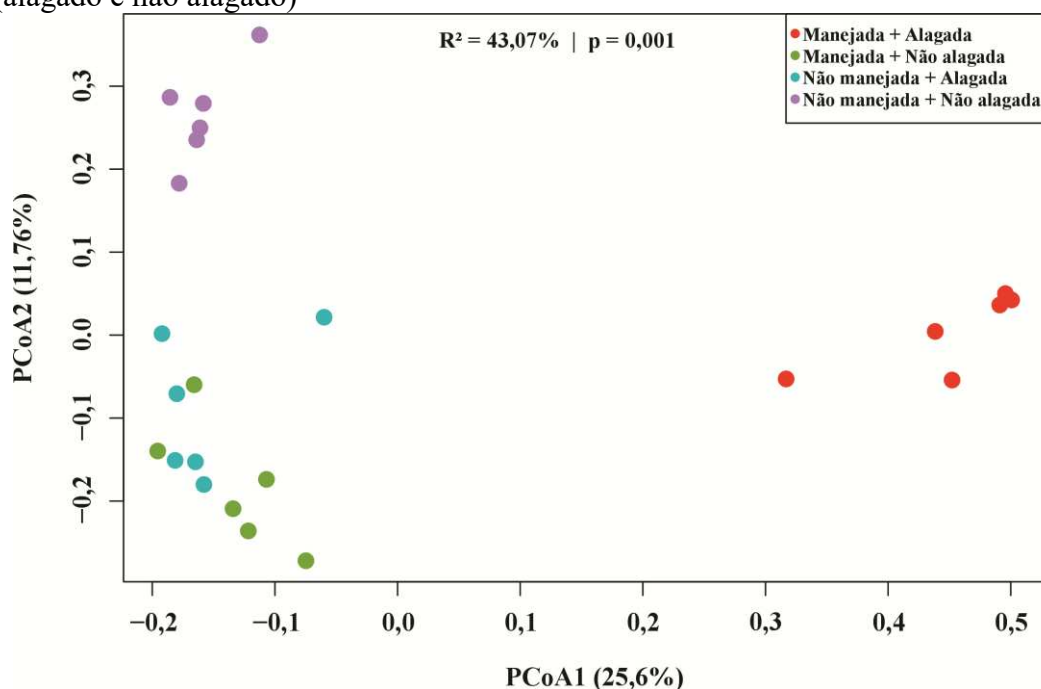
A modularidade das redes foi avaliada por meio do algoritmo de otimização *fast greedy*, permitindo a identificação de módulos altamente conectados. As redes finais foram exportadas no formato GEXF e visualizadas no software Gephi (Bastian *et al.* 2009), no qual os nós foram coloridos de acordo com o filo a que pertencem, o tamanho dos nós foi proporcional ao grau de conectividade, e as arestas positivas e negativas foram representadas, respectivamente, em azul escuro e vermelho.

A ocupação de nicho foi avaliada utilizando o Método de Classificação Multinomial de Espécies (teste CLAM). Para a análise utilizou-se a função '*clamtest*' do pacote '*vegan*' do R, aplicando a regra da supermaioria ($K = 2/3$, $p < 0,005$) (Chazdon *et al.* 2011).

5.3 Resultados

A análise de componentes principais (PCoA) mostrou que os efeitos do manejo de extração de folhas e do regime hídrico do solo influenciaram o agrupamento de distintos grupos bacterianos (PERMANOVA < 0,05) (Figura 14). A área Manejado + Alagado forma um agrupamento distinto em relação aos demais. Por outro lado, as áreas Manejada + Não alagada e Não manejada + Alagada apresentaram sobreposição parcial. A área Não manejada + Não alagada agrupou-se de forma consistente, com menor dispersão.

Figura 14 – Diversidade beta das comunidades microbianas do solo de carnaubais sob dois tipos de manejo de extração de folhas (manejado e não manejado) e dois regimes hídricos do solo (alagado e não alagado)

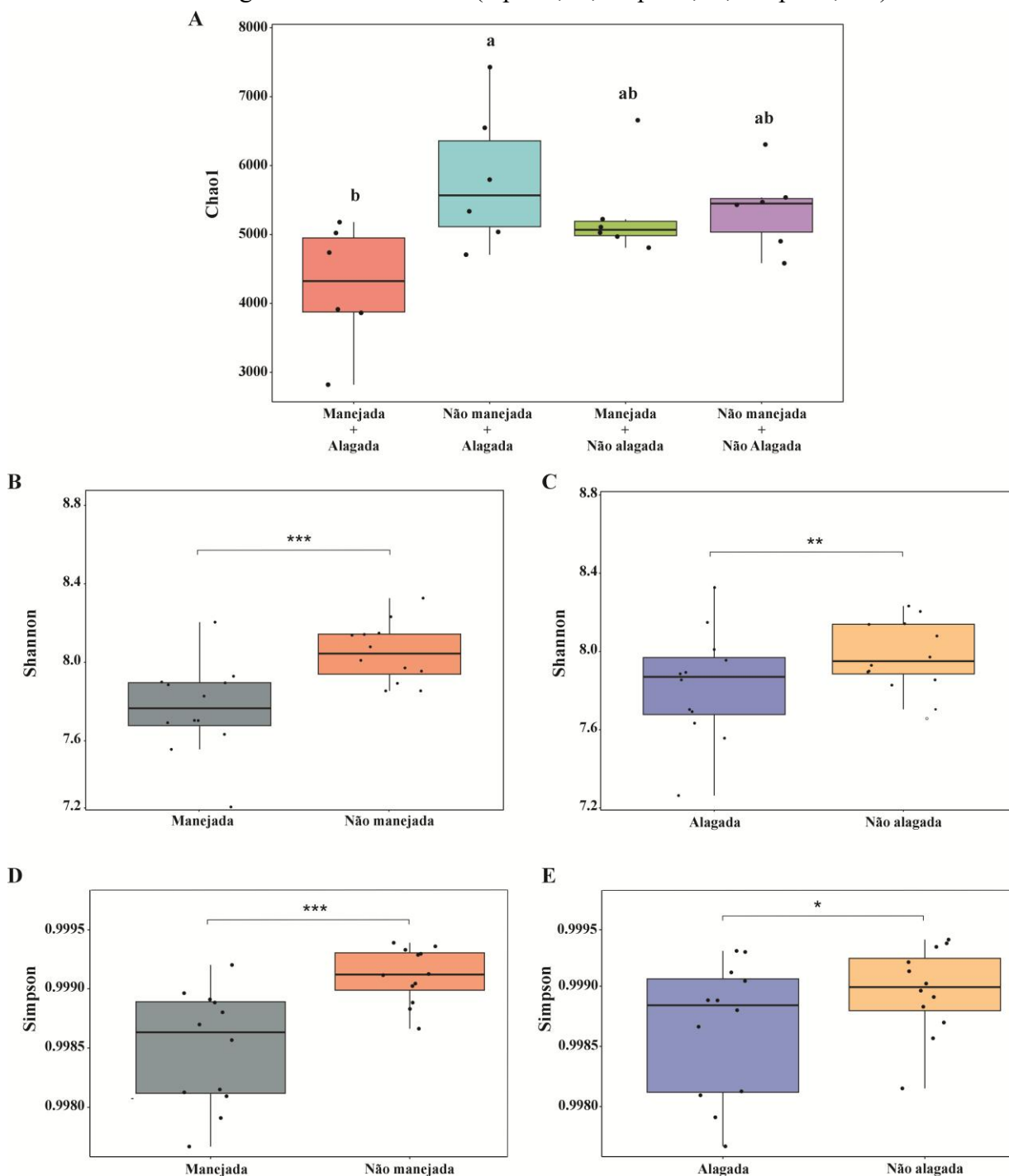


Fonte: Elaborada pela Autora.

A riqueza estimada pelo índice Chao1 foi influenciada pela interação do manejo e regime hídrico do solo ($F = 3,92$; $p = 0,023$). A área Não manejada + Alagada apresentou a maior riqueza (5,55), diferindo significativamente da Manejada + Alagada, que apresentou os menores valores de Chao1 (4,30). As áreas Não manejada + Não alagada e Manejada + Não alagada apresentaram valores intermediários, não diferindo estatisticamente dos demais (5,00 e 5,45 respectivamente) (Figura 15A).

Figura 15 – Índices de diversidade alfa da comunidade microbiana do solo de carnaubais sob dois tipos de manejo de extração de folhas (manejado e não manejado) e dois regimes hídricos

do solo (alagado e não alagado). (A) Riqueza estimada (Chao1) para as combinações entre manejo e condição hídrica. Letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre os níveis de manejo, enquanto letras minúsculas indicam diferenças significativas entre os níveis de regime hídrico, conforme o teste de Tukey ($p < 0,05$). (B) Índice de Shannon comparando áreas manejadas e não manejadas e (C) áreas alagadas e não alagadas. (D) Índice de Simpson comparando áreas manejadas e não manejadas e (E) áreas alagadas e não alagadas. Asteriscos indicam níveis de significância estatística (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$).



Fonte: Elaborada pela Autora.

O índice de Shannon foi influenciado tanto pelo manejo de extração de folhas ($F = 16,71$; $p = 0,00057$) quanto pelo regime hídrico do solo ($F = 8,26$; $p = 0,009$) (Figura 15B e

15C). De maneira semelhante, o índice de Simpson apresentou efeito significativo do manejo ($F = 15,93$; $p = 0,00072$) e do regime hídrico ($F = 6,24$; $p = 0,021$) (Figura 15D e 15E). A interação entre os fatores também não foi significativa para esse índice, reforçando a ausência de efeito combinado entre manejo e condição hídrica sobre a diversidade microbiana.

A composição taxonômica da comunidade bacteriana do solo apresentou padrão relativamente semelhante entre os tratamentos, com variações na abundância relativa associadas ao manejo e ao regime hídrico do solo (Figura 16).

Figura 16 – Composição taxonômica da comunidade microbiana do solo de carnaubais sob dois tipos de manejo de extração de folhas (manejado e não manejado) e dois regimes hídricos do solo (alagado e não alagado). Abundância relativa (%) dos principais grupos microbianos em nível de (A) filo, (B) classe e (C) ordem em quatro áreas de carnaubais, sob dois tipos de manejo de extração de folhas (manejado e não manejado) e dois regimes hídricos do solo (alagado e não alagado). Os valores representam a proporção relativa dos táxons em relação ao total de sequências obtidas em cada condição.

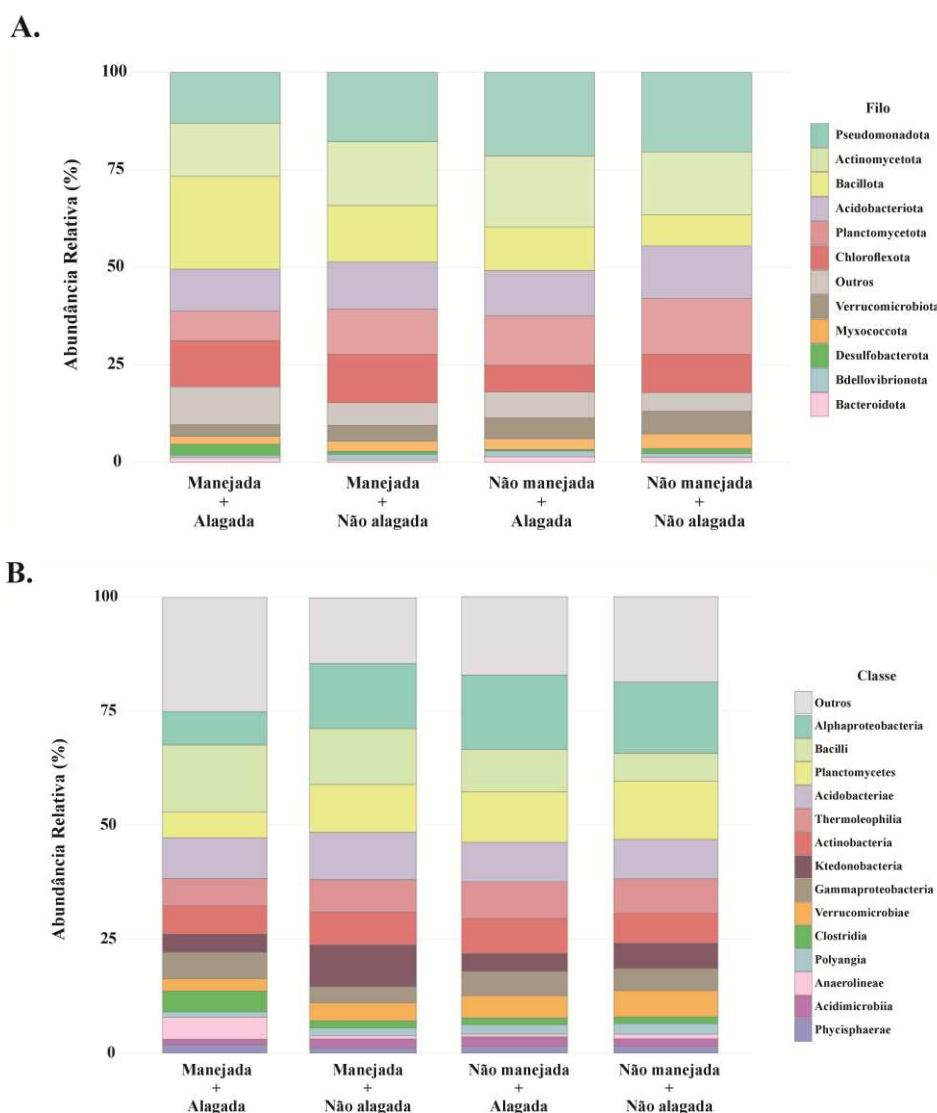
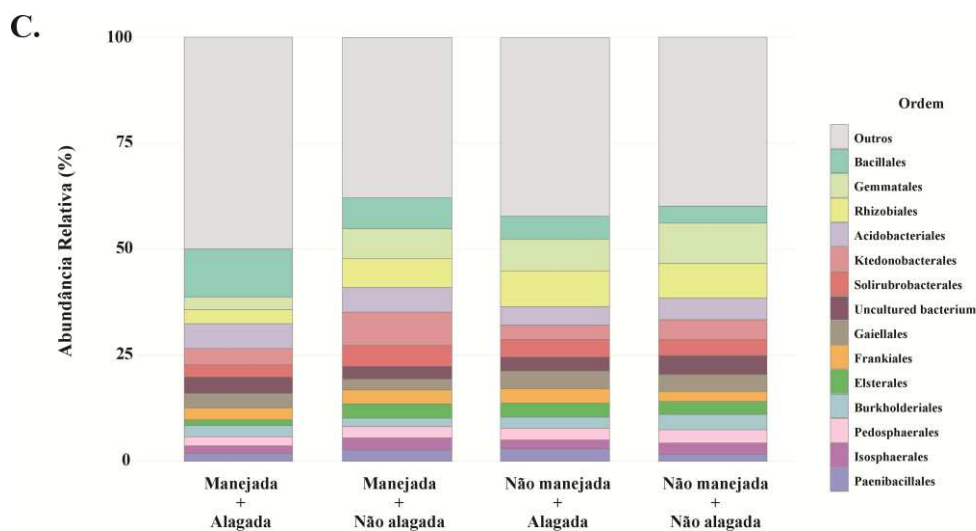


Figura 16 – Composição taxonômica da comunidade microbiana do solo de carnaubais sob dois tipos de manejo de extração de folhas (manejado e não manejado) e dois regimes hídricos do solo (alagado e não alagado). Abundância relativa (%) dos principais grupos microbianos em nível de (A) filo, (B) classe e (C) ordem em quatro áreas de carnaubais, sob dois tipos de manejo de extração de folhas (manejado e não manejado) e dois regimes hídricos do solo (alagado e não alagado). Os valores representam a proporção relativa dos táxons em relação ao total de sequências obtidas em cada condição (conclusão).



Fonte: Elaborada pela Autora.

Em nível filo, os grupos dominantes em todas as condições avaliadas, foram *Pseudomonadota*, *Actinomycetota*, *Bacillota* e *Acidobacteriota*. As áreas Manejadas apresentaram maior contribuição relativa de *Bacillota*, enquanto as áreas Não Manejadas apresentaram maior participação relativa de *Acidobacteriota* (Figura 16A).

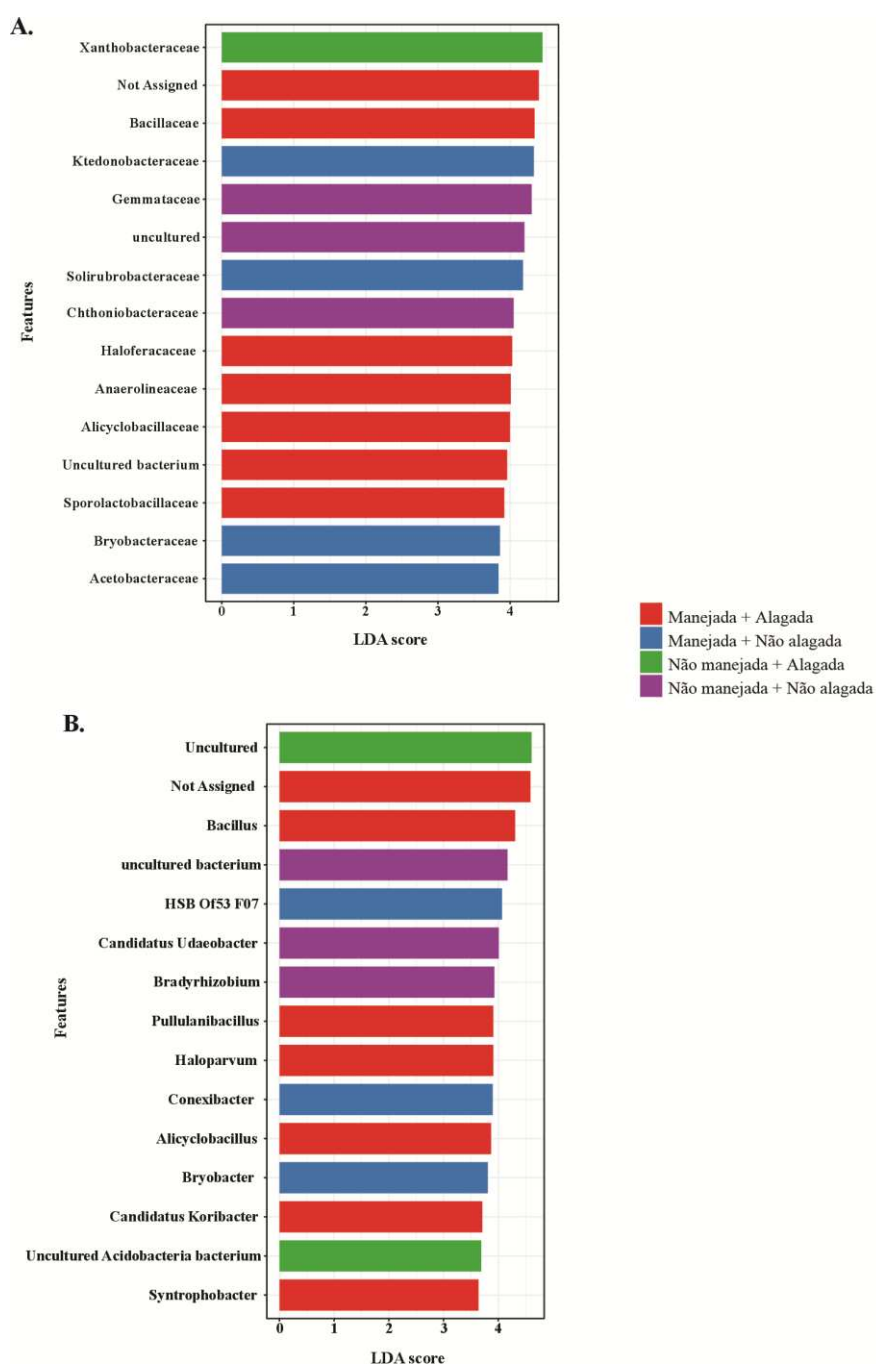
No nível de classe ocorreu dominância de *Alphaproteobacteria* em todas as áreas. Classes como *Bacilli*, *Actinobacteria*, *Acidobacteriales*, *Thermoleophilia* e *Planctomycetes* também apresentaram elevada abundância relativa (Figura 16B). Observou-se maior contribuição de *Bacilli* e *Actinobacteria* nas áreas manejadas, enquanto *Acidobacteriales* e *Thermoleophilia* foram relativamente mais abundantes nas áreas não manejadas. O regime hídrico influenciou classes menos abundantes, com aumento relativo de *Clostridia*, *Anaerolineae* e *Myxococcia* nas áreas alagadas.

Entre as ordens mais representativas destacaram-se *Bacillales*, *Rhizobiales*, *Gemmatales* e *Acidobacteriales* (Figura 16C). As áreas manejadas apresentaram maior abundância relativa de *Bacillales* e *Rhizobiales*, especialmente sob condição não alagada, enquanto as áreas não manejadas apresentaram maior participação de *Acidobacteriales* e *Gemmatales*.

A análise LEfSe evidenciou diferenças significativas na composição bacteriana do

solo entre os tratamentos, considerando o manejo de extração de folhas e regime hídrico nas áreas de carnaubais, tanto ao nível de família (Figura 17A) quanto de gênero (Figura 17B).

Figura 17 – Análise discriminante linear (LEfSe) identificando os táxons diferencialmente abundantes entre os tratamentos. As barras representam o escore de LDA (log10) estimando o tamanho do efeito de cada táxon. Apenas os táxons com diferenças significativas ($p < 0,05$, teste de Kruskal–Wallis) e $LDA > 2,0$ são apresentados. As cores indicam os grupos nos quais os táxons foram mais abundantes. O gráfico apresenta os táxons enriquecidos em cada tratamento no nível taxonômico de Família (A) e Gênero (B).

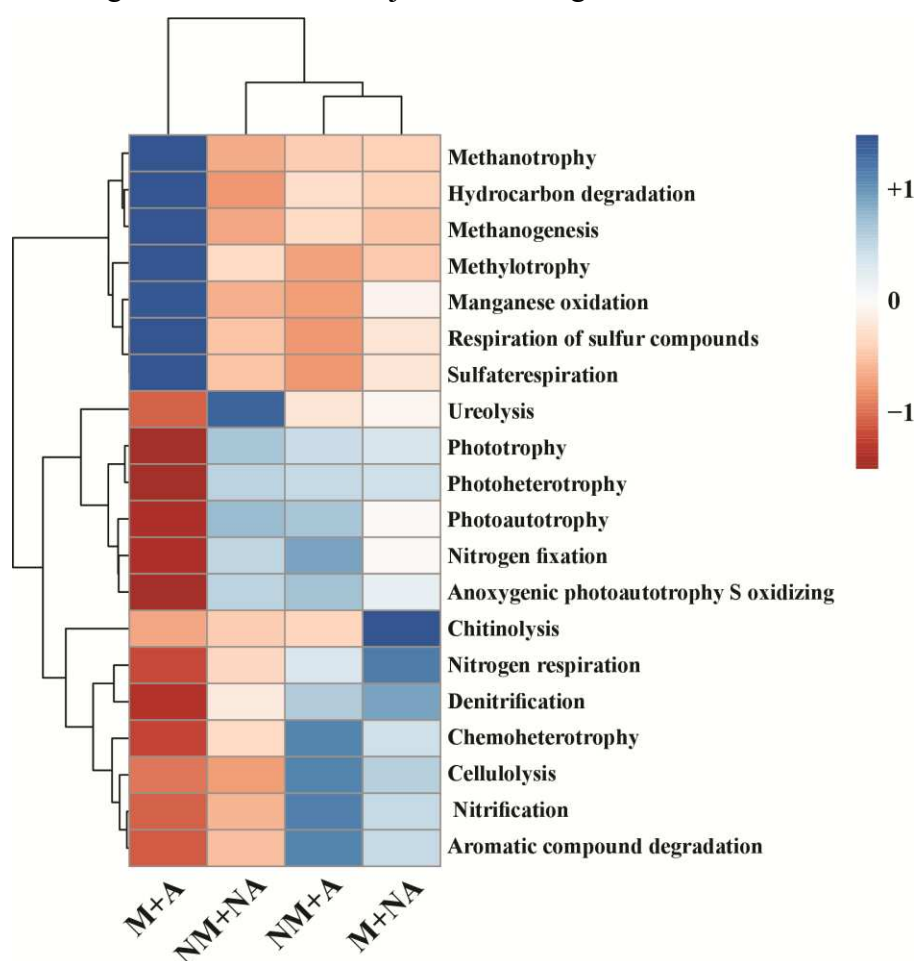


Fonte: Elaborada pela Autora.

Na área Não manejada + Alagada, observou-se o enriquecimento de *Xanthobacteraceae*. O tratamento Manejado + Alagado apresentou maior abundância relativa de *Bacillaceae*, *Anaerolineaceae*, *Alicyclobacillaceae* (Figura 17A) e dos gêneros *Bacillus*, *Pullulanibacillus*, *Haloparvum* e *Syntrophobacter* (Figura 17B). As áreas Manejadas + Não alagadas apresentaram enriquecimento de *Ktedonobacteraceae*, *Solirubrobacteraceae*, *Bryobacteraceae* e dos gêneros *Conexibacter*, *Bryobacter* e HSB OF53 F07. Na área Não manejada + Não alagada, destacaram-se *Gemmataceae*, *Chthoniobacteraceae* e os gêneros *Candidatus Udaeobacter* e *Bradyrhizobium*.

A análise FAPROTAX indicou que, de modo geral, as áreas de carnaubais avaliadas apresentaram perfis funcionais distintos, evidenciando variações na distribuição das funções metabólicas previstas (Figura 18).

Figura 18 – Predição funcional microbiana baseada em FAPROTAX. O mapa de calor apresenta o perfil funcional predito das comunidades microbianas com base na anotação FAPROTAX, construída a partir da atribuição taxonômica das ASVs de quatro áreas de carnaubais: M+A = manejada + alagada; NM+NA = não manejada + não alagada; NM+A = não manejada + alagada e M+NA = manejada + não alagada.



Fonte: Elaborada pela Autora.

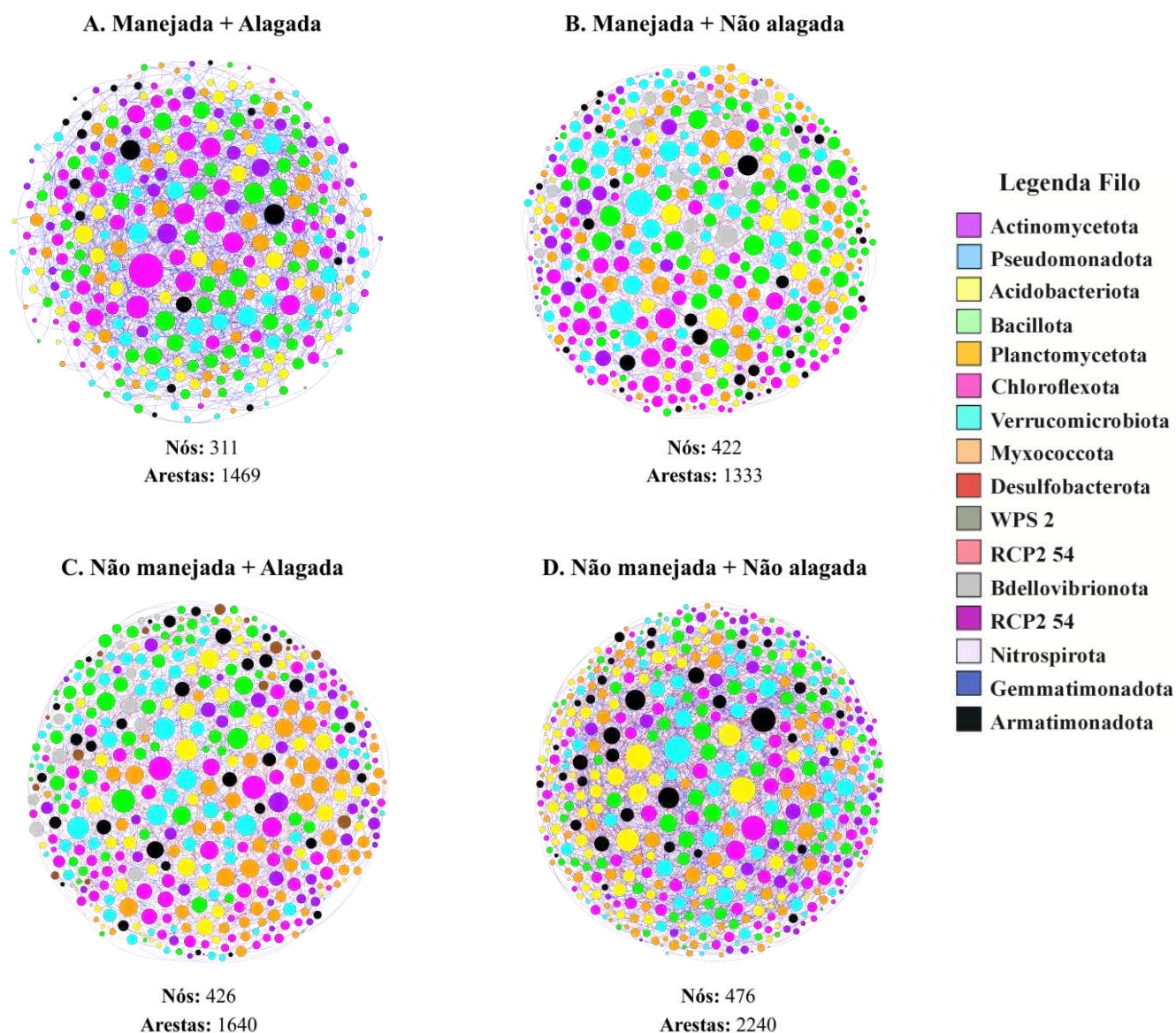
A área Não manejada + Não alagada (NM+NA) apresentou maior abundância relativa de funções associadas à fototrofia e aos processos fotossintéticos, incluindo fotoautotrofia e fotoheterotrofia, além de maior contribuição de funções relacionadas à fixação de nitrogênio e à oxidação anoxigênica do enxofre. Na área Não manejada + Alagada (NM+A), predominaram funções ligadas ao metabolismo heterotrófico, como quimioheterotrofia, respiração microbiana de nitrogênio, desnitrificação, celulólise e degradação de compostos aromáticos, além de maior abundância relativa de nitrificação em comparação aos demais tratamentos (Figura 18).

Na área Manejada + Não alagada (M+NA), observou-se que funções relacionadas à quitinólise, respiração do nitrogênio, metabolismo heterotrófico, nitrificação e degradação de compostos complexos apresentaram maior predominância. Funções associadas ao metabolismo do metano e à degradação de hidrocarbonetos também apresentaram maior contribuição relativa nesse tratamento. A área Manejada + Alagada (M+A) apresentou maior contribuição relativa de funções associadas à ciclagem do enxofre e do nitrogênio, incluindo processos de respiração anaeróbia e transformação de compostos nitrogenados, bem como funções relacionadas ao metabolismo heterotrófico e à degradação de matéria orgânica (Figura 19).

As redes de coocorrência microbiana organizadas por filo evidenciaram diferenças na organização estrutural das comunidades bacterianas do solo em função do manejo e do regime hídrico (Figura 20). *Actinomycetota*, *Pseudomonadota* e *Acidobacteriota* apresentaram elevada importância, atuando como filos-chave nas interações microbianas de todas as áreas avaliadas.

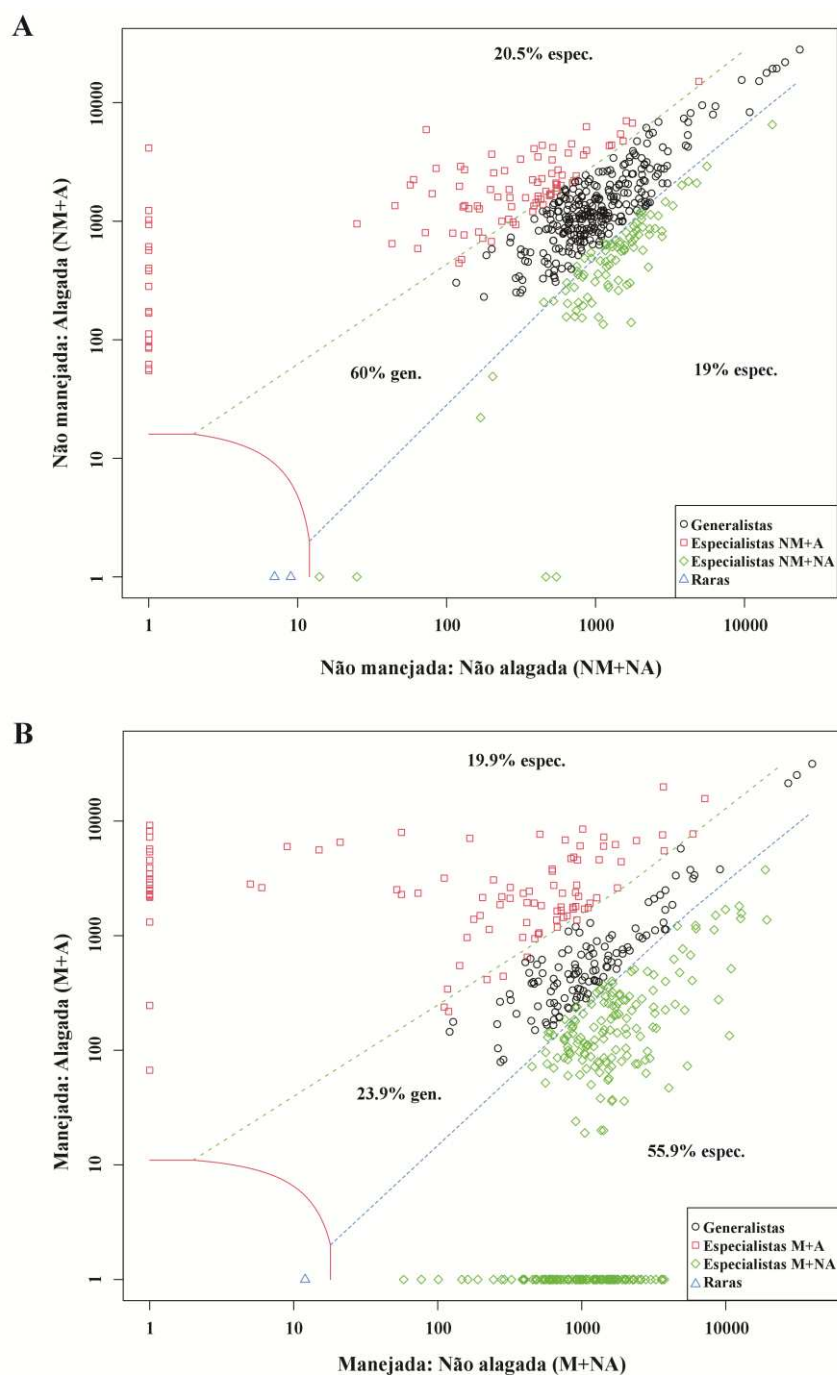
As áreas não manejadas (NM+A vs. NM+NA), mostraram maior proporção de táxons bacterianos generalistas (Figura 20A), enquanto especialistas dos ambientes alagado e não alagado apresentaram valores semelhante. As áreas manejadas (M+A vs. M+NA) mostraram a predominância de especialistas associados à condição não alagada, seguidos por generalistas (Figura 20B).

Figura 19 – Redes de coocorrência microbiana do solo organizadas por filo de áreas em carnaubais submetidas a diferentes manejos e regimes hídricos. As redes representam as interações entre os táxons bacterianos e/ou fúngicos nos tratamentos: (A) Solo Manejado + Alagado, (B) Solo Manejado + Não alagado, (C) Solo Não manejado + Alagado, (D) Solo Manejado e Não alagado.



Fonte: Elaborada pela Autora.

Figura 20 – Ocupação de nicho. A análise foi conduzida com nível de significância de $\alpha = 0,05$, utilizando dados previamente normalizados por abundância relativa. Cada ponto representa uma ASV, posicionada conforme sua abundância proporcional nos tratamentos comparados



Fonte: Elaborada pela Autora.

5.4 Discussão

Este é o primeiro estudo a avaliar as comunidades bacterianas presentes no solo associado a *C. prunifera* e como o manejo extrativista das folhas dessa palmeira e as variações no regime hídrico do solo podem influenciar a modulação dessas comunidades no semiárido brasileiro. Os resultados obtidos confirmam a hipótese proposta mostrando respostas distintas das comunidades bacterianas do solo em relação aos tipos de manejo extrativista de folhas e os tipos de regime hídrico do solo. Assim, podemos destacar as complexas relações do microbioma do solo, ações antrópicas e fatores ambientais intrínsecos, sugerindo que as práticas de manejo extrativista, associadas às variações no regime hídrico, atuam como importantes moduladores da estrutura e organização das comunidades bacterianas do solo, com potenciais implicações para os processos ecológicos, a funcionalidade do solo e a sustentabilidade dos ecossistemas de carnaubais.

Os efeitos do manejo e do regime hídrico na estrutura das comunidades bacterianas do solo associado à carnaúba revelaram respostas distintas, confirmando a atuação desses fatores como importantes filtros ambientais na modulação do bacterioma. A explicação de 43,1% da variação total (R^2) pela interação desses fatores reforça a relevância dos mesmos na configuração das comunidades microbianas, destacando que seus efeitos não são apenas aditivos, mas interdependentes. A estrutura da comunidade bacteriana da área Managed + Alagada indica que a combinação entre o distúrbio antrópico de extração de folhas e saturação hídrica do solo promove condições edáficas específicas, capazes de selecionar comunidades microbianas com composição diferenciada.

A estrutura das comunidades bacterianas do solo é influenciada pelas propriedades edáficas e por fatores antropogênicos (Miahra; Singh; Singh, 2023). A extração das folhas das carnaúbas gera certa quantidade de resíduos vegetais, que por sua vez são depositados no solo das áreas manejadas. Essa deposição de restos vegetais pode afetar a estrutura da comunidade bacteriana ao modificar a disponibilidade de substratos orgânicos e a qualidade da matéria orgânica incorporada ao solo. A serapilheira atua como a principal via de entrada de carbono e nutrientes nos ecossistemas terrestres, influenciando diretamente a abundância, diversidade e composição das comunidades microbianas (Berg; McClaugherty, 2014). O teor de umidade do solo também atua na estrutura da comunidade bacteriana. A disponibilidade de água e oxigênio, influencia diretamente processos fisiológicos, a atividade metabólica e a capacidade de microrganismos explorarem substratos orgânicos. A variação da umidade pode reorganizar a composição microbiana, a diversidade e as funções edáficas, com mudanças significativas

em resposta tanto à seca quanto a regimes mais úmidos de solo (N'guetta *et al.*, 2025).

Isoladamente, o manejo de extração de folhas e o alagamento sazonal do solo exercem efeitos comparáveis na estrutura bacteriana do solo de carnaubais, este fato é evidenciado pela semelhança entre as áreas Manejada + Não alagada e Não manejada + Alagada. Por sua vez, o agrupamento consistente e a menor dispersão observados na área Não manejada + Não alagada indicam maior estabilidade e homogeneidade das comunidades bacterianas sob condições menos perturbadas, refletindo um ambiente edáfico mais equilibrado. Em ecossistemas com menor interferência antrópica, a estabilidade das condições físicas e químicas do solo tende a favorecer a manutenção de comunidades microbianas mais estruturadas, com menor variabilidade espacial e temporal (Wardle *et al.*, 2004). Esse padrão é frequentemente associado a sistemas em equilíbrio dinâmico, nos quais as interações entre microrganismos e a disponibilidade de recursos são mais previsíveis, resultando em menor dispersão na composição das comunidades (Fierer; Bradford; Jackson, 2007).

O efeito significativo da interação entre manejo e regime hídrico sobre a riqueza bacteriana (Chao1) indica que a estruturação das comunidades microbianas é fortemente condicionada pela combinação entre perturbações antrópicas e fatores edáficos. Em solos sujeitos ao alagamento sazonal, o manejo de extração de folhas e consequente deposição dos restos no solo pode causar alterações na aeração e nos gradientes redox, limitando o estabelecimento de táxons mais sensíveis. Esse cenário favorece uma seleção ambiental mais restritiva, resultando em menor riqueza bacteriana. Por outro lado, áreas não manejadas tendem a manter maior heterogeneidade de micro-habitats e recursos, o que contribui para a manutenção da riqueza microbiana (Manzoni; Schimel; Porporato, 2012; Schimel, 2018).

As medições da diversidade Alfa (Shannon e Simpson) confirmaram a influência do manejo de extração de folhas e do regime hídrico na diversidade das comunidades bacterianas do solo, dessa vez de forma independente. A diversidade e a composição das comunidades bacterianas do solo além de serem moduladas por condições edáficas e regime hídrico do solo também são influenciadas pela intensidade de perturbação ambiental, fato esse confirmado pelos menores valores terem sido observados nas áreas manejadas e alagadas. A disponibilidade de água no solo atua como um importante controlador da riqueza e da equitabilidade bacteriana, ao influenciar a difusão de oxigênio, o acesso a substratos orgânicos e as condições físico-químicas do ambiente edáfico (Zhang; Maltais-Landry; Liao, 2021). Especialmente em regimes de saturação hídrica ou alagamento que promovem reorganizações na estrutura das comunidades bacterianas, favorecendo grupos funcionalmente adaptados a condições de baixa oxigenação e alterando padrões de diversidade Alfa (Ansari *et*

al., 2023). Além disso, variações no manejo do solo e no regime hídrico podem atuar de forma independente na modulação da diversidade e do funcionamento microbiano, refletindo respostas distintas das comunidades bacterianas a filtros ambientais físicos e antrópicos (Ansari *et al.*, 2023).

A análise de abundância relativa no nível Filo revelou certa uniformidade entre as áreas estudadas com a predominância de filos frequentemente associadas a solos de ambientes semiáridos, como *Actinomycetota*, *Pseudomonadota*, *Bacillota*, *Chloroflexota* e *Acidobacteriota* (Zhu *et al.*, 2024). O domínio de filos *Actinomycetota* e *Pseudomonadota* reflete a elevada importância funcional desses grupos na manutenção dos processos biogeoquímicos do solo. Ambos os filos compartilham ampla versatilidade metabólica, com capacidade de produzir um conjunto diversificado de enzimas envolvidas na decomposição da matéria orgânica e na ciclagem do carbono. Além disso, esses microrganismos atuam na transformação de resíduos vegetais e na disponibilização de nutrientes. A presença desses filos em processos como degradação de compostos orgânicos complexos, metabolismo do carbono e interações benéficas com plantas indica um microbioma funcionalmente ativo e adaptado às condições edáficas dos ambientes estudados (Viruel *et al.*, 2022).

Na área Managed + Alagada observa-se maior abundância relativa de *Bacillota*, grupo frequentemente associado a ambientes submetidos a condições de estresse e distúrbios ambientais. A predominância desse filo em solos periodicamente alagados pode estar relacionada à sua elevada capacidade de formar endósporos e tolerar variações abruptas na disponibilidade de oxigênio e nutrientes, também podem degradar muitas fontes de carbono diferentes, incluindo polissacarídeos vegetais, e alguns membros fixam nitrogênio ou realizam a desnitrificação (Viruel *et al.*, 2022). Curiosamente, a área Não alagada + Não manejada foi a que apresentou a menor abundância relativa desse filo, o que pode estar associado a condições edáficas mais estáveis e menos seletivas a microrganismos com estratégias de tolerância ao estresse.

No nível taxonômico de classe, observou-se que a área Manejada + Alagada apresentou menor abundância relativa de *Alphaproteobacteria* e *Planctomycetes*. A classe *Alphaproteobacteria* são geralmente relacionados a solos com maior disponibilidade contínua de recursos e menor flutuação ambiental, respondendo negativamente a condições de estresse e perturbação física (Li *et al.*, 2019). De forma semelhante, *Planctomycetes* tendem a ser favorecidos em solos estruturalmente estáveis, com decomposição lenta da matéria orgânica e menor intensidade de distúrbios, sendo sensíveis a alterações abruptas nas condições físico-químicas do solo (Wiegand; Jogler; Jogler, 2018). Por outro lado, a menor abundância de

Bacilli na área Não manejada + Não alagada indica um ambiente menos seletivo a microrganismos tolerantes ao estresse, uma vez que essa classe inclui organismos com elevada capacidade de formar endósporos e persistir sob condições adversas, como variações de umidade e oxigenação (Galperin, 2016). Esses padrões reforçam que a combinação entre manejo e regime hídrico atua como um filtro ambiental determinante na estruturação taxonômica das comunidades bacterianas do solo.

No nível taxonômico de ordem, as diferenças mais marcantes entre as áreas Manejada + Alagada e Não manejada + Não alagada foram associadas às ordens *Bacillales*, *Gemmatales* e *Rhizobiales*, evidenciando respostas contrastantes às condições de manejo e regime hídrico. A ordem Bacillales, que teve maior abundância relativa na área Manejada + Alagada, tendem a ser favorecidas em ambientes sujeitos a distúrbios e estresse, devido à capacidade de formação de endósporos e elevada tolerância a variações físico-químicas do solo (Mandic-Mulec; Stefanic; Van Elsas, 2015; Fierer; Bradford; Jackson, 2007). Em contraste, *Gemmatales* e *Rhizobiales* são frequentemente associadas a solos mais estáveis e menos perturbados, estando relacionadas à decomposição gradual da matéria orgânica e à ciclagem do nitrogênio, além de interações benéficas com plantas (Buckley *et al.*, 2006; Philippot *et al.*, 2013; Wiegand *et al.*, 2018). Esses padrões reforçam o papel do manejo e do regime hídrico como filtros ambientais na estruturação das comunidades bacterianas do solo em nível de ordem.

A análise LEfSe evidenciou que o manejo de extração de folhas e o regime hídrico modulam de forma significativa a composição bacteriana do solo nos carnaubais, tanto em nível de família quanto de gênero. Na área Não manejada + Alagada, o enriquecimento de *Xanthobacteraceae* está associado a grupos bacterianos frequentemente relacionados à ciclagem de nitrogênio e à utilização de diferentes fontes de carbono em solos com maior influência de variações redox e umidade (Wei *et al.*, 2023; Soth *et al.*, 2025).

A condição Manejada + Alagada apresentou maior abundância de Bacillaceae, Alicyclobacillaceae e Anaerolineaceae, bem como dos gêneros *Bacillus* e *Pullulanibacillus*, grupos frequentemente associados a ambientes submetidos a estresse físico-químico. A dominância de Bacillaceae e do gênero *Bacillus* é coerente com sua elevada capacidade de formar endósporos, ampla versatilidade metabólica e tolerância a flutuações na disponibilidade de oxigênio e nutrientes, características que conferem vantagem competitiva em solos perturbados e sujeitos a alagamento (Mandic-Mulec; Stefanic; Van Elsas, 2015; Viruel *et al.*, 2022; Das *et al.*, 2025). A maior representatividade de Anaerolineaceae, pertencente ao filo *Chloroflexota*, sugere resposta positiva a condições de limitação de

oxigênio e à decomposição de matéria orgânica sob ambientes com variações redox, comuns em solos periodicamente alagados (Yamada *et al.*, 2006; Fierer, 2017).

Nas áreas Manejada + Não alagada, o enriquecimento de *Ktedonobacteraceae* e *Solirubrobacteraceae*, bem como dos gêneros *Conexibacter* e *Bryobacter*, sugere a seleção de grupos bacterianos adaptados a solos bem aerados e com menor influência de flutuações redox. Esses táxons são frequentemente associados a ambientes oligotróficos, caracterizados por menor disponibilidade imediata de carbono lábil e por processos mais lentos de decomposição da matéria orgânica, refletindo estratégias metabólicas conservativas e alta eficiência no uso de recursos (Janssen, 2006; Ward *et al.*, 2009; Yabe *et al.*, 2010).

Por fim, na área Não manejada + Não alagada, a maior representatividade de Gemmataceae e Chthoniobacteraceae, juntamente com os gêneros *Candidatus Udaeobacter* e *Bradyrhizobium*, indica uma composição bacteriana associada a ambientes com menor intensidade de perturbação antrópica. Esses grupos são frequentemente reportados como componentes recorrentes de comunidades bacterianas do solo em diferentes ecossistemas terrestres, incluindo solos naturais e agrícolas com regimes ambientais mais estáveis (Janssen, 2006; Brewer *et al.*, 2016; Willms *et al.*, 2020). A ocorrência de *Bradyrhizobium* nessas áreas é consistente com sua ampla distribuição em solos e com seu papel conhecido no ciclo do nitrogênio, embora sua presença não implique necessariamente maior atividade funcional ou simbiose ativa no sistema avaliado (Hungria *et al.*, 2015).

A predição funcional baseada na FAPROTAX indicou que o manejo de extração de folhas e o regime hídrico influenciaram o potencial metabólico das comunidades bacterianas do solo de todas as áreas avaliadas, refletindo mudanças nas condições ambientais e na disponibilidade de oxigênio e substratos orgânicos. Na área Não manejada + Não alagada, a maior contribuição de funções relacionadas à fototrofia e à fixação de nitrogênio sugere ambientes mais estáveis e bem aerados, favorecendo estratégias metabólicas eficientes e típicas de solos menos perturbados. Esse padrão é consistente com a ocorrência de grupos oligotróficos associados à ciclagem de nutrientes em ecossistemas terrestres estáveis (Hasan, 2000; Csotonyi *et al.*, 2010). Na área Não manejada + Alagada, o predomínio de quimioheterotrofia, desnitrificação e degradação de compostos complexos indicam forte influência de condições redox variáveis promovidas pelo alagamento sazonal. Solos saturados tendem a favorecer processos anaeróbios e o uso de aceptores alternativos de elétrons, intensificando as transformações do nitrogênio e a decomposição da matéria orgânica (Fierer, 2017; Kuypers *et al.*, 2018).

Nas áreas Manejadas + Não alagadas, a maior abundância de predições de funções

relacionadas à nitrificação, quitinólise e degradação de compostos complexos sugere aumento do turnover da matéria orgânica e maior atividade decompositora, possivelmente associada à maior disponibilidade de resíduos orgânicos decorrentes do manejo. Comunidades metabolicamente versáteis são frequentemente selecionadas em solos sujeitos a distúrbios moderados e variações na disponibilidade de recursos (Allison; Martiny, 2008). Por fim, nas áreas Manejadas + Alagadas, a predição de funções relacionadas à ciclagem do nitrogênio e do enxofre e à respiração anaeróbia indica maior predominância de processos redutores, típicos de ambientes com limitação de oxigênio. A combinação entre manejo e alagamento parece intensificar processos biogeoquímicos anaeróbios, promovendo mudanças funcionais associadas à decomposição da matéria orgânica e à transformação de nutrientes (Fierer, 2017).

As redes de coocorrência microbiana indicaram que o manejo de extração de folhas e regime hídrico influenciam a organização das comunidades bacterianas do solo. As redes menos complexas e com menor conectividade das áreas manejadas é um padrão frequentemente associado a ambientes submetidos a maior intensidade de distúrbios. Em contraste, as áreas não manejadas exibiram redes mais integradas, mesmo sob alagamento, enquanto a área Não manejada+ Não alagada apresentou a maior complexidade estrutural, característica de ambientes com menor perturbação e maior estabilidade ecológica (Barberán *et al.*, 2012; Banerjee *et al.*, 2018). A centralidade de *Actinomycetota*, *Pseudomonadota* e *Acidobacteriota* nas redes de coocorrência indica seu papel estrutural na organização das comunidades bacterianas do solo. Esses filos estão associados à decomposição da matéria orgânica, aos ciclos do carbono e do nitrogênio e à manutenção da estabilidade funcional, mesmo sob diferentes condições de manejo e regime hídrico (Kielak *et al.*, 2016; Fierer, 2017; Delgado-Baquerizo *et al.*, 2018).

A maior proporção de bactérias generalistas nas áreas não manejadas indica a presença de comunidades mais estáveis e funcionalmente flexíveis (Pandit *et al.*, 2009; Hu *et al.* 2024). Em contraste, a predominância de táxons especialistas nas áreas manejadas sugere que o manejo de extração de folhas e o regime hídrico atuam como filtros ambientais, favorecendo microrganismos adaptados às condições específicas de oxigenação do solo e disponibilidade de recursos nesses ambientes. As bactérias especialistas, possuem alta adaptabilidade dentro de nichos mais restritos, exibindo ainda uma forte capacidade competitiva, o que potencialmente facilita sua rápida adaptação (Zhao *et al.* 2019; Zhang *et al.*, 2024).

Em conjunto, os resultados demonstram que o manejo extrativista de folhas e o regime hídrico do solo atuam de forma integrada e determinante na estruturação taxonômica,

na diversidade e na organização das comunidades bacterianas do solo em carnaubais, reforçando o papel desses fatores como filtros ambientais relevantes no semiárido brasileiro.

5.5 Conclusões

As comunidades bacterianas do solo associadas a *Copernicia prunifera* no semiárido brasileiro são fortemente moduladas pela interação entre o manejo extrativista de folhas e o regime hídrico do solo. Esses fatores atuam como filtros ambientais interdependentes, influenciando a estrutura, a diversidade e a organização das comunidades bacterianas. A combinação entre manejo e alagamento sazonal exerce uma pressão de seleção que resulta em comunidades bacterianas menos diversas, com redes de coocorrência simplificadas e menor estabilidade estrutural, além de promover o enriquecimento de táxons específicos tolerantes ao estresse. Em contraste, as áreas preservadas (não manejadas e não alagadas) sustentam microbiomas mais estáveis, ricos e complexos.

Essa reorganização do perfil taxonômico refletiu-se diretamente nas predições funcionais do sistema, demonstrando que os perfis metabólicos e o potencial de ciclagem biogeoquímica da microbiota são sensíveis ao impacto antrópico e às variações hidrológicas. Embora a dominância dos filos *Actinomycetota*, *Pseudomonadota* e *Acidobacteriota* indiquem um núcleo taxonômico central adaptado ao semiárido, a abundância diferencial desses grupos varia conforme o ambiente. Em conjunto, os resultados evidenciam que o manejo extrativista e o regime hídrico modulam tanto a composição quanto a funcionalidade do bacterioma do solo, fornecendo subsídios essenciais para prever a sustentabilidade e a resiliência dos ecossistemas de carnaubais frente às pressões antrópicas e às mudanças climáticas.

REFERÊNCIAS

- ALLISON, S. D.; MARTINY, J. B. Resistance, resilience, and redundancy in microbial communities. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 105, supl. 1, p. 11512–11519, 2008.
- AMARAL, R. V. do. O manejo extrativista influencia a dinâmica do carbono e nutrientes em carnaubais nativos? 2023. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2023.
- ANSARI, J. *et al.* Bacterial community diversity for three selected land use systems as affected by soil moisture regime. **Applied Soil Ecology**, v. 192, p. 105100, 2023.
- BANERJEE, S.; SCHLAEPPI, K.; VAN DER HEIJDEN, M. G. Keystone taxa as drivers of microbiome structure and functioning. **Nature Reviews Microbiology**, v. 16, n. 9, p. 567–576, 2018.
- BARBERÁN, A. *et al.* Using network analysis to explore co-occurrence patterns in soil microbial communities. **The ISME Journal**, v. 6, n. 2, p. 343–351, 2012.
- BASTIAN, M.; HEYMANN, S.; JACOMY, M. Gephi: an open source software for exploring and manipulating networks. In: **Proceedings of the International AAAI Conference on Web and Social Media**, v. 3, n. 1, p. 361–362, 2009.
- BERG, B. Decomposition patterns for foliar litter: a theory for influencing factors. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 78, p. 222–232, 2014.
- BREWER, T. E. *et al.* Genome reduction in an abundant and ubiquitous soil bacterium “Candidatus Udaeobacter copiosus”. **Nature Microbiology**, v. 2, n. 2, p. 1–7, 2016.
- BUCKLEY, D. H. *et al.* Diversity of Planctomycetes in soil in relation to soil history and environmental heterogeneity. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 72, n. 7, p. 4522–4531, 2006.
- CALLAHAN, B. J. *et al.* DADA2: high-resolution sample inference from Illumina amplicon data. **Nature Methods**, v. 13, n. 7, p. 581–583, 2016.
- CHAZDON, R. L. *et al.* A novel statistical method for classifying habitat generalists and specialists. **Ecology**, v. 92, n. 6, p. 1332–1343, 2011.
- CHEN, Y. *et al.* Whole-soil warming leads to substantial soil carbon emission in an alpine grassland. **Nature Communications**, v. 15, n. 1, p. 4489, 2024.
- CHONG, J. *et al.* Using MicrobiomeAnalyst for comprehensive statistical, functional, and meta-analysis of microbiome data. **Nature Protocols**, v. 15, n. 3, p. 799–821, 2020.
- CONRAD, R. Microbial ecology of methanogens and methanotrophs. **Advances in Agronomy**, v. 96, p. 1–63, 2007.

CSOTONYI, J. T. *et al.* A new environment for aerobic anoxygenic phototrophic bacteria: biological soil crusts. **Environmental Microbiology Reports**, v. 2, n. 5, p. 651–656, 2010.

DAS, A. K. *et al.* The impact of flooding on soil microbial communities and their functions: a review. **Stresses**, v. 5, n. 2, p. 30, 2025.

DELGADO-BAQUERIZO, M. *et al.* A global atlas of the dominant bacteria found in soil. **Science**, v. 359, n. 6373, p. 320–325, 2018.

FIERER, N. Embracing the unknown: disentangling the complexities of the soil microbiome. **Nature Reviews Microbiology**, v. 15, n. 10, p. 579–590, 2017.

FIERER, N.; BRADFORD, M. A.; JACKSON, R. B. Toward an ecological classification of soil bacteria. **Ecology**, v. 88, n. 6, p. 1354–1364, 2007.

FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS. **World reference base for soil resources 2022**. Rome: FAO, 2022.

FRIEDMAN, J.; ALM, E. J. Inferring correlation networks from genomic survey data. **PLoS Computational Biology**, v. 8, n. 9, p. e1002687, 2012.

GALPERIN, M. Y. Genome diversity of spore-forming Firmicutes. In: DRIKS, A.; EICHENBERGER, P. (ed.). **The bacterial spore: from molecules to systems**. Washington, DC: ASM Press, 2016. p. 1–18.

GOMES, R. L. F.; NASCIMENTO, I. B. A cadeia produtiva da carnaúba no Nordeste brasileiro. **Revista Econômica do Nordeste**, v. 37, n. 3, p. 353–370, 2006.

GUO, R. *et al.* Soil nutrients drive changes in the structure and functions of soil bacterial communities in a restored forest soil chronosequence. **Applied Soil Ecology**, v. 195, p. 105247, 2024.

HARTMANN, M. *et al.* Distinct soil microbial diversity under long-term organic and conventional farming. **The ISME Journal**, v. 9, p. 1177–1194, 2015.

HASAN, H. A. H. Ureolytic microorganisms and soil fertility: a review. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, v. 31, n. 15–16, p. 2565–2589, 2000.

HIERA, M. D.; LIMA JÚNIOR, A. F.; ZANELLA, M. E. Tendência da precipitação no estado do Ceará. **Revista Brasileira de Climatologia**, v. 24, p. 1–22, 2019.

HOLANDA, S. J. R. *et al.* Impacto da salinidade no desenvolvimento e crescimento de carnaúba (*Copernicia prunifera* (Miller) H. E. Moore). **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 15, n. 1, p. 47–52, 2011.

HUNGRIA, M.; NOGUEIRA, M. A.; ARAUJO, R. S. Soybean seed co-inoculation with *Bradyrhizobium* spp. and *Azospirillum brasilense*: a new biotechnological tool to improve yield and sustainability. **American Journal of Plant Sciences**, v. 6, n. 6, p. 811–817, 2015.

INSTITUTO DE PESQUISA E ESTRATÉGIA ECONÔMICA DO CEARÁ (IPECE). Perfil

municipal. Fortaleza: IPECE, 2017.

JANSSEN, P. H. Identifying the dominant soil bacterial taxa in libraries of 16S rRNA and 16S rRNA genes. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 72, n. 3, p. 1719–1728, 2006.

KATO, K.; STANDLEY, D. M. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. **Molecular Biology and Evolution**, v. 30, n. 4, p. 772–780, 2013.

KIELAK, A. M. *et al.* The ecology of Acidobacteria: moving beyond genes and genomes. **Frontiers in Microbiology**, v. 7, p. 744, 2016.

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

LACERDA-JÚNIOR, G. V. *et al.* Land use and seasonal effects on the soil microbiome of a Brazilian dry forest. **Frontiers in Microbiology**, v. 10, p. 648, 2019.

LEAL, I. R. *et al.* Changing the course of biodiversity conservation in the Caatinga of northeastern Brazil. **Conservation Biology**, v. 19, n. 3, p. 701–706, 2005

LI, X. *et al.* Shifts in bacterial community composition increase with depth in three soil types from paddy fields in China. **Pedobiologia**, v. 77, p. 150589, 2019.

LIU, C.; CUI, Y.; LI, X.; YAO, M. microeco: an R package for data mining in microbial community ecology. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 97, n. 2, p. fiaa255, 2021.

LOUCA, S.; PARFREY, L. W.; DOEBELI, M. Decoupling function and taxonomy in the global ocean microbiome. **Science**, v. 353, n. 6305, p. 1272–1277, 2016.

MANDIC-MULEC, I.; STEFANIC, P.; VAN ELSAS, J. D. Ecology of Bacillaceae. **Microbiology Spectrum**, v. 3, n. 2, p. TBS-0017-2013, 2015.

MANZONI, S.; SCHIMEL, J. P.; PORPORATO, A. Responses of soil microbial communities to water stress: results from a meta-analysis. **Ecology**, v. 93, n. 4, p. 930–938, 2012.

MCMURDIE, Paul J.; HOLMES, Susan. phyloseq: an R package for reproducible interactive analysis and graphics of microbiome census data. **PloS one**, v. 8, n. 4, p. e61217, 2013.

MENDES, L. W. *et al.* Soil-borne microbiome: linking diversity to function. **Microbial Ecology**, v. 70, p. 255–265, 2015.

MISHRA, A.; SINGH, L.; SINGH, D. Unboxing the black box: one step forward to understand the soil microbiome: a systematic review. **Microbial Ecology**, v. 85, n. 2, p. 669–683, 2023.

MUNIZ, L. F. *et al.* Classificação climática para o estado do Ceará. 2017.

N'GUETTA, A. *et al.* Loss and damage in tropical fisheries: a systematic review of people, climate, and fisheries. **Regional Environmental Change**, v. 25, n. 1, p. 36, 2025.

OKSANEN, J. *et al.* **Vegan: community ecology package**. Version 2.9. [S.l.]: R Foundation, 2013.

PANDIT, S. N.; KOLASA, J.; COTTENIE, K. Contrasts between habitat generalists and specialists: an empirical extension to the basic metacommunity framework. **Ecology**, v. 90, n. 8, p. 2253–2262, 2009.

PHILIPPOT, L. *et al.* Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere. **Nature Reviews Microbiology**, v. 11, n. 11, p. 789–799, 2013.

PLACELLA, S. A.; BRODIE, E. L.; FIRESTONE, M. K. Rainfall-induced carbon dioxide pulses result from sequential resuscitation of phylogenetically clustered microbial groups. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 109, n. 27, p. 10931–10936, 2012.

PONNAMPERUMA, F. N. The chemistry of submerged soils. **Advances in Agronomy**, v. 24, p. 29–96, 1972.

PRADO, D. E. As caatingas da América do Sul: histórico, conceitos e vegetação atual. In: LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. (org.). **Ecologia e conservação da Caatinga**. Recife: Editora Universitária da UFPE, 2003. p. 3–73.

PRICE, M. N.; DEHAL, P. S.; ARKIN, A. P. FastTree 2—approximately maximum-likelihood trees for large alignments. **PLOS ONE**, v. 5, n. 3, p. e9490, 2010.

QUAST, C. *et al.* The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools. **Nucleic Acids Research**, v. 41, n. D1, p. D590–D596, 2012.

QUEIROZ, L. P. *et al.* Diversity and evolution of flowering plants of the Caatinga domain. **Journal of Systematics and Evolution**, v. 55, n. 3, p. 229–246, 2017.

SANTOS, H. G. *et al.* **Sistema brasileiro de classificação de solos**. 5. ed. Brasília, DF: Embrapa, 2018.

SCHIMMEL, J. P. Life in dry soils: effects of drought on soil microbial communities and processes. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 49, n. 1, p. 409–432, 2018.

SCHLOTTER, M. *et al.* Microbial indicators for soil quality. **Biology and Fertility of Soils**, v. 54, p. 1–10, 2018.

SEGATA, N. *et al.* Metagenomic biomarker discovery and explanation. **Genome Biology**, v. 12, n. 6, p. R60, 2011.

SILVA, J. M. C. *et al.* The Caatinga: understanding the challenges. **Biodiversity and Conservation**, v. 26, p. 2317–2326, 2017.

SOTH, S. *et al.* Microbiomes in action: multifaceted benefits and challenges across academic disciplines. **Frontiers in Microbiology**, v. 16, p. 1550749, 2025.

VIRUEL, E. *et al.* Land-use change affects the diversity and functionality of soil bacterial communities in semi-arid Chaco region, Argentina. **Applied Soil Ecology**, v. 172, p. 104362, 2022.

WARDLE, D. A.; WALKER, L. R.; BARDGETT, R. D. Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences. **Science**, v. 305, n. 5683, p. 509–513, 2004.

WEI, Q. *et al.* Analysis of bacterial diversity and community structure in gastric juice of patients with advanced gastric cancer. **Discover Oncology**, v. 14, n. 1, p. 7, 2023.

WIEGAND, S. *et al.* Cultivation and functional characterization of 79 planctomycetes uncovers their unique biology. **Nature Microbiology**, v. 5, n. 1, p. 126–140, 2020.

WIEGAND, S.; JOGLER, M.; JOGLER, C. On the maverick Planctomycetes. **FEMS Microbiology Reviews**, v. 42, n. 6, p. 739–760, 2018.

WILLMS, I. M. *et al.* Globally abundant “Candidatus Udaeobacter” benefits from release of antibiotics in soil and potentially performs trace gas scavenging. **mSphere**, v. 5, n. 4, p. e00128-20, 2020.

YABE, S. *et al.* *Thermosporothrix hazakensis* gen. nov., sp. nov., isolated from compost, description of *Thermosporotrichaceae* fam. nov. within the class *Ktedonobacteria* and emended description of the class *Ktedonobacteria*. **International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology**, v. 60, n. 8, p. 1794–1801, 2010.

YAMADA, T. *et al.* *Anaerolinea thermolimosa* sp. nov., *Levilinea saccharolytica* gen. nov., sp. nov. and *Leptolinea tardivitalis* gen. nov., sp. nov., and description of the new classes *Anaerolineae* and *Caldilineae* in the bacterial phylum *Chloroflexi*. **International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology**, v. 56, n. 6, p. 1331–1340, 2006.

YU, H. *et al.* Soil microbial responses to large changes in precipitation with nitrogen deposition in an arid ecosystem. **Ecology**, v. 104, n. 5, p. e4020, 2023.

ZHANG, K.; MALTAIS-LANDRY, G.; LIAO, H. L. How soil biota regulate C cycling and soil C pools in diversified crop rotations. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 156, p. 108219, 2021.

ZHANG, Z. *et al.* Community assembly of bacterial generalists and specialists and their network characteristics in different altitudinal soils on Fanjing Mountain in Southwest China. **Catena**, v. 238, p. 107863, 2024.

ZHAO, P. *et al.* Assembly mechanisms of soil bacterial communities in subalpine coniferous forests on the Loess Plateau, China. **Journal of Microbiology**, v. 57, n. 6, p. 461–469, 2019.

ZHU, J. *et al.* The first large-scale rDNA amplicon database of soil microbiomes from Pamir Plateau, China. **Scientific Data**, v. 11, n. 1, p. 856, 2024.

6 ISOLAMENTO E CARACTERIZAÇÃO DE BACTÉRIAS ASSOCIADAS À PLANTAS DE CARNAÚBA (*Copernicia prunifera*) COM POTENCIAL PARA PROMOÇÃO DO CRESCIMENTO VEGETAL.

RESUMO

A carnaúba (*Copernicia prunifera*) é uma palmeira nativa do semiárido brasileiro e apresenta elevada relevância ecológica e socioeconômica. Considerando que plantas adaptadas a ambientes semiáridos estabelecem interações estratégicas com comunidades microbianas capazes de favorecer a aquisição de nutrientes, a tolerância a estresses abióticos e a manutenção do crescimento vegetal, este estudo teve como objetivo avaliar o potencial funcional do microbioma associado à carnaúba como fonte de bactérias promotoras de crescimento de plantas (BPCP), investigando a influência do manejo de extração foliar e do regime hídrico do solo sobre a densidade e as funções microbianas cultiváveis. O estudo foi conduzido em quatro áreas de ocorrência natural de carnaúba no município de Caucaia, Ceará, selecionadas com base em duas variáveis principais: manejo de extração de folhas e regime hídrico do solo. Amostras de folhas, raízes, solo não rizosférico e solo rizosférico foram coletadas de três plantas por área. A partir das amostras, foram isoladas bactérias cultiváveis em meio TSA 10%, totalizando 80 isolados (20 por compartimento/área). A densidade bacteriana foi estimada em $\log_{10}$ UFC g⁻¹ e os isolados foram submetidos à triagem funcional para fixação biológica de nitrogênio (NFb), solubilização de fósforo inorgânico, solubilização de potássio, produção de ácido indolacético (AIA) e produção de exopolissacarídeos (EPS). As maiores densidades bacterianas foram observadas em raízes e rizosfera, especialmente em área manejada e alagada. A formação de película em meio NFb foi mais frequente em isolados radiculares e rizosféricos. A solubilização de fósforo e potássio apresentou predominância de índices intermediários, com poucos isolados de alta eficiência. A produção de AIA foi mais expressiva em isolados de raízes e solo, enquanto a produção de EPS foi mais comum na rizosfera. Conclui-se que a carnaúba abriga microrganismos com potencial biotecnológico relevante, influenciados pelas condições de manejo extração de folhas e regime hídrico, reforçando seu papel como reservatório de BPCP para sistemas agrícolas do semiárido.

Palavras-chave: Palmeiras; Microbioma do solo; Interação planta-microrganismo; Fixação biológica de nitrogênio; Solubilização de nutrientes.

ABSTRACT

Carnauba (*Copernicia prunifera*) is a palm tree native to the Brazilian semi-arid region and has high ecological and socioeconomic relevance. Considering that plants adapted to semi-arid environments establish strategic interactions with microbial communities capable of favoring nutrient acquisition, tolerance to abiotic stresses, and maintenance of plant growth, this study aimed to evaluate the functional potential of the microbiome associated with carnauba as a source of plant growth-promoting bacteria (PGPB), investigating the influence of leaf extraction management and soil water regime on the density and cultivable microbial functions. The study was conducted in four areas of natural occurrence of carnauba palm trees in the municipality of Caucaia, Ceará, selected based on two main variables: leaf extraction management and soil water regime. Samples of leaves, roots, non-rhizospheric soil, and rhizospheric soil were collected from three plants per area. From the samples, cultivable bacteria in 10% TSA medium were isolated, totaling 80 isolates (20 per compartment/area). Bacterial density was estimated in $\log_{10}$ CFU g^{-1} and the isolates were subjected to functional screening for biological nitrogen fixation (BNF), inorganic phosphorus solubilization, potassium solubilization, indoleacetic acid (IAA) production, and exopolysaccharide (EPS) production. The highest bacterial densities were observed in roots and rhizosphere, especially in managed and flooded areas. Film formation in NFb medium was more frequent in root and rhizosphere isolates. Phosphorus and potassium solubilization showed predominantly intermediate indices, with few isolates exhibiting high efficiency. IAA production was more significant in root and soil isolates, while EPS production was more common in the rhizosphere. It is concluded that carnauba palm harbors microorganisms with relevant biotechnological potential, influenced by management conditions, leaf extraction, and water regime, reinforcing its role as a reservoir of biochemical compounds for semi-arid agricultural systems.

Keywords: Palm trees; Soil microbiome; Plant-microorganism interaction; Biological nitrogen fixation; Nutrient solubilization.

6.1 Introdução

A carnaúba (*Copernicia prunifera* (Miller) H. E. Moore) é uma importante palmeira nativa do semiárido brasileiro cuja cadeia produtiva gera emprego e renda para comunidades que a exploram economicamente durante o período seco (junho a janeiro) do ano (Almeida *et al.*, 2021). Entre suas inúmeras aplicações, as mais comuns são a extração de pó para produção de cera, o uso da palha para confecção de artesanato e o uso da planta no paisagismo e na arborização urbana. O mais valioso produto obtido da carnaúba é a cera, obtida a partir do processamento do pó cerífero que se forma na superfície das folhas como uma camada protetora para evitar a perda excessiva de água por evapotranspiração no período seco e de elevadas temperaturas (Devi *et al.*, 2022). A cera de carnaúba destaca-se entre as ceras vegetais, devido às suas excelentes propriedades físico-químicas, o que lhe confere grande aceitação e aplicabilidade, especialmente nas indústrias farmacêutica, cosmética, informática e automobilística (Silva *et al.*, 2025).

A carnaúba é uma espécie emblemática da Caatinga, bioma exclusivamente brasileiro que cobre cerca de 10% do território nacional e está localizado na região semiárida do Nordeste do Brasil, sendo caracterizado predominantemente por formações de floresta seca sazonal (Martins *et al.*, 2024). Em comparação com outros biomas, a Caatinga apresenta condições ambientais extremas, marcadas por elevada radiação solar, baixa nebulosidade, altas temperaturas médias anuais, baixa umidade relativa do ar, elevada evapotranspiração potencial e precipitação pluviométrica baixa e irregular. Nesse contexto de forte estresse hídrico e alta variabilidade climática, diversas espécies desenvolveram adaptações morfofisiológicas que garantem sua sobrevivência, entre elas a *Copernicia prunifera* (Martins *et al.*, 2024).

No entanto, o manejo de retirada completa das folhas e a inexistência de programas de gestão sustentável representam grandes ameaças à sobrevivência desta espécie de palmeira. As populações de *C. prunifera* apresentam sinais de intensa exploração antropogênica como fogo, extração e corte de folhas, solo impactado pela pecuária e baixa ou ausência de regeneração (Costa *et al.*, 2016). Apesar de ser uma relevante planta da Caatinga e de ser uma temática frequente em trabalhos científicos mundialmente, estudos envolvendo carnaúba e o seu microbioma associado ainda são incipientes (Silva *et al.*, 2025).

O uso de micro-organismos capazes de melhorar a saúde vegetal e auxiliar na reciclagem de resíduos agrícolas representa uma estratégia promissora para a produção sustentável de alimentos e energia (Ndayisenga *et al.*, 2022; Compant *et al.*, 2025). Apesar

dos avanços recentes, grande parte da diversidade microbiana ainda permanece inexplorada, constituindo uma importante fonte potencial para o desenvolvimento de biotecnologias inovadoras aplicáveis à agricultura, indústria, farmacêutica e conservação ambiental (Compant *et al.*, 2025).

Plantas nativas adaptadas a ambientes extremos, como o semiárido brasileiro, frequentemente estabelecem associações com comunidades microbianas especializadas que contribuem para sua sobrevivência sob estresses hídricos, térmicos e nutricionais. Essas interações podem envolver mecanismos como fixação biológica de nitrogênio, solubilização de nutrientes, produção de fitormônios e indução de resistência sistêmica, tornando o microbioma de plantas tolerantes à seca uma importante fonte de bactérias promotoras de crescimento de plantas (BPCP), especialmente para sistemas agrícolas em regiões secas (Trivedi *et al.*, 2020; Compant *et al.*, 2025).

Nesse contexto, a carnaúba destaca-se como um exemplo promissor para a prospecção de micro-organismos benéficos, devido à sua elevada adaptação às condições edafoclimáticas do semiárido. A interação entre essa palmeira e seu microbioma associado pode favorecer a seleção de bactérias com elevada eficiência metabólica na aquisição de nutrientes e tolerância a estresses ambientais. Assim, o estudo do microbioma associado a *C. prunifera* pode revelar microrganismos ainda pouco explorados, com potencial aplicação como bioinsumos agrícolas sustentáveis (Berendsen; Pieterse; Bakker, 2012; CHOUHAN *et al.*, 2021).

Diante desse contexto, este estudo teve como objetivo avaliar o potencial do microbioma cultivável associado à carnaúba como fonte de bactérias promotoras de crescimento vegetal, por meio do isolamento e da caracterização funcional de bactérias com atributos relacionados à promoção do desenvolvimento vegetal. Nossa hipótese é que os diferentes compartimentos associados à carnaúba abrigam bactérias com capacidades funcionais distintas, capazes de desempenhar papéis relevantes na promoção do crescimento vegetal.

6.2 Material e métodos

6.2.1 Área de estudo

O estudo foi conduzido em áreas com ocorrência natural de carnaubais, no perímetro da Fazenda Domingos Pontes, localizada no município de Caucaia, estado do Ceará (3°07'32"S 36°24'37"W), região nordeste do Brasil. A região apresenta pluviosidade média anual de 1.243 mm, com a maior concentração das chuvas ocorrendo no primeiro semestre, principalmente entre os meses de fevereiro e maio (Hiera *et al.*, 2019; IPECE, 2017). Segundo a classificação climática de Koppen-Geiger, o município de Caucaia apresenta clima tropical com inverno seco. No entanto, por apresentar grande extensão territorial, a região pode apresentar até três classificações climáticas: tropical quente úmido, tropical quente sub-úmido e tropical semiárido brando. (Muniz *et al.*, 2017; IPECE, 2017).

O solo é classificado como Solonetz segundo o World Reference Base for Soil Resources (WRB/FAO, 2022), e como Planossolo nátrico segundo o Sistema Brasileiro de Classificação de Solos (Santos *et al.*, 2018; AmaraL, 2023). O solo apresenta textura arenosa, acidez média e fertilidade baixa a média (Tabela 3.1).

6.2.2 Design experimental

Quatro áreas de cultivo de palmeiras de carnaúba foram selecionadas com base em dois fatores: manejo da extração de folhas e regime hídrico do solo ao longo do ano. As áreas onde ocorreu extração de folhas foram classificadas como manejadas, enquanto aquelas sem extração foram classificadas como não manejadas. Além disso, os locais foram caracterizados de acordo com as condições hídricas do solo como alagados ou não alagados, resultando em um delineamento fatorial 2x2, combinando manejo (manejado vs. não manejado) e regime hídrico do solo (alagado vs. não alagado) (Figura 8).

Considerando que a carnaúba ocorre nos vales de rios, que frequentemente formam extensas planícies que podem permanecer inundadas por alguns meses do ano (Holanda et al., 2011), as áreas manejadas e não manejadas foram ainda subdivididas em: alagadas, que passam por alagamento durante os meses da estação chuvosa; e não alagadas, locais onde não ocorre acúmulo de água. Desta forma, foram determinados os seguintes tratamentos estudo: Manejada + alagada (M+A), Manejada + Não alagada (M+NA), Não manejada + Alagada (NM+A) e Não manejada + Não alagada (NM+NA).

6.2.3 Coleta de amostras

Em cada área foram selecionadas três carnaúbas de porte semelhante, cada palmeira teve sua localização georreferenciada e coletada utilizando o aplicativo Gaia GPS (versão 2023.7), sendo estas as mesmas palmeiras selecionadas para as análises subsequentes de atividade enzimática e de composição de microbioma. Nas áreas manejadas, a única atividade antrópica é a extração de folhas que ocorre nos meses de seca (de agosto a novembro). Nas áreas não manejadas, não ocorre a retirada de folhas há pelo menos 3 anos.

Foram coletadas amostras de folhas, raízes, solo não rizosférico (bulk soil) e solo rizosférico das plantas avaliadas. Cabe ressaltar que, no momento da amostragem, o solo das áreas caracterizadas como alagadas já se encontrava seco. As folhas foram coletadas diretamente da planta, evitando o contato com o solo, a fim de prevenir contaminações externas. Amostras de raízes foram obtidas cuidadosamente após a escavação ao redor do sistema radicular. O solo não rizosférico (bulk soil) foi coletado a aproximadamente 15 cm de distância do colo do caule de cada planta, na profundidade de 0–10 cm, representando o solo sem influência direta das raízes. O solo rizosférico foi obtido a partir do solo firmemente aderido às raízes após leve agitação para remoção do solo fracamente aderido. Apenas as amostras de solo não rizosférico foram tamisadas em peneira de malha de 2 mm e homogeneizadas, com posterior remoção de raízes e demais resíduos visíveis. Posteriormente as amostras de todos os materiais foram armazenadas a 4 °C até serem analisadas.

6.2.4 Isolamento de bactérias a partir de amostras de folhas, raízes, solo e solo rizosférico de Carnaúba

6.2.4.1 Isolamento de bactérias endofíticas de folhas e raízes

As amostras de folhas e raízes foram lavadas separadamente em água corrente por 3-5 minutos para remoção de resíduos de solo e poeira, seguidas de lavagem em água destilada estéril. Em câmara de fluxo laminar, o material foi cortado em fragmentos de aproximadamente 1 cm² cm com auxílio de tesoura previamente esterilizada. Os fragmentos foram imersos em etanol 70% (v/v) por 30 segundos e, na sequência, em solução de hipoclorito de sódio (NaOCl) a 2% (v/v) por 1 minuto. Ao final, os fragmentos foram submetidos a dupla lavagem consecutiva em água destilada estéril para remoção completa dos resíduos químicos. Este procedimento de desinfestação superficial foi realizado para garantir

a eliminação da microbiota epifítica, assegurando o posterior isolamento exclusivo de bactérias endofíticas."

Para cada amostra, aproximadamente 1 g do material vegetal foi transferido para cadinho e pistilo estéreis em câmara de fluxo laminar, onde foi macerado até a obtenção de uma suspensão homogênea. O macerado obtido foi transferido para Erlenmeyer estéreis contendo 3 mL de solução salina estéril (NaCl 0,85%) e submetido a agitação a 280 rpm por 3 horas, à temperatura ambiente, para favorecer a liberação e homogeneização das células bacterianas endofíticas. Após a agitação, foram realizadas diluições seriadas de 10^{-1} a 10^{-3} seguida da retirada de alíquotas de 200 μ L da suspensão das diluições que foram semeadas em placas de Petri contendo meio de cultura TSA 10%, em triplicata para cada diluição e para cada órgão vegetal (folha e raiz) (Araújo *et al.*, 2002). As placas foram incubadas em estufa bacteriológica a 28°C por 24 a 72 horas, com observações diárias do crescimento e posterior contagem de unidade formadora de colônia (UFC).

Após o período de incubação, foram selecionadas 20 colônias bacterianas de cada tipo de amostra (folhas e raízes). A seleção baseou-se em características morfológicas distintas, tais como cor, tamanho, borda, elevação, superfície e textura das colônias. Cada colônia selecionada foi repicada sucessivamente para novas placas contendo meio de cultura TSA 10% até a obtenção de culturas puras.

6.2.4.2 Isolamento de bactérias do solo e solo rizosférico

Em câmara de fluxo laminar, as amostras de solo e solo rizosférico foram processadas separadamente, seguindo os procedimentos descritos por Araújo *et al.* (2002): Para solo não rizosférico (bulk soil): aproximadamente 10 g de solo foram transferidos para Erlenmeyer estéreis contendo 90 mL de solução salina estéril (NaCl 0,85%). Os frascos foram submetidos a agitação a 280 rpm por 30 minutos à temperatura ambiente, para homogeneização e liberação das células bacterianas aderidas às partículas de solo. Para solo rizosférico: aproximadamente 1 g de solo foi transferido para tubos estéreis contendo 9 mL de solução salina estéril (NaCl 0.85%). Os tubos foram submetidos a agitação em vórtex por 2 minutos para homogeneização e liberação das células bacterianas.

A partir das suspensões iniciais (diluição 10^{-1}) de cada tipo de amostra (solo não rizosférico e solo rizosférico), foram preparadas diluições seriadas decimais até 10^{-5} em solução salina estéril (NaCl 0,85%). Para isso, alíquotas de 1 mL de cada suspensão foram transferidas para tubos de ensaio contendo 9 mL do mesmo diluente, homogeneizando-se em

vórtex a cada transferência. Aliquotas de 100 µL das diluições 10^{-1} , 10^{-3} e 10^{-5} foram semeadas em placas de Petri contendo meio de cultura TSA 10% em triplicata para cada diluição e para cada tipo de amostra (solo não rizosférico e solo rizosférico). As placas foram incubadas em estufa bacteriológica a 28°C por 24 a 72 horas, com observações diárias do crescimento bacteriano.

Após o período de incubação, foram selecionadas 20 colônias bacterianas de cada tipo de amostra (solo não rizosférico e solo rizosférico). A seleção baseou-se em características morfológicas distintas, tais como cor, tamanho, borda, elevação, superfície e textura das colônias. Cada colônia selecionada foi repicada sucessivamente para novas placas contendo meio de cultura TSA 10% até a obtenção de culturas puras.

6.2.5 Preservação e armazenamento

Após a purificação, todos isolados foram preservados em tubos de penicilina contendo meio Ágar TSA 10%, inclinado para formação de slant (ágar inclinado). Para isso, cada cultura pura foi estriada na superfície do ágar inclinado e os tubos foram incubados a 35°C por 3 dias para crescimento. Após a confirmação do crescimento, os tubos foram armazenados sob refrigeração a 4°C para preservação temporária, com repiques periódicos a cada 40 dias (Tortora; Case; Funke, 2016).

6.2.6 Triagem de bactérias promotoras de crescimento vegetal

Para selecionar os isolados com maior potencial para promoção de crescimento vegetal, os 80 isolados bacterianos obtidos de diferentes compartimentos da planta e do solo de carnaúba, foram submetidos a uma triagem laboratorial. Foram avaliados a capacidade de fixação biológica de nitrogênio, solubilização de fosfato inorgânico, solubilização de potássio, produção de ácido indolacético (AIA) e síntese de exopolissacarídeos (EPS).

6.2.6.1 Fixação de nitrogênio de modo assimbiótico em meio livre de nitrogênio

Seguindo as diretrizes de Döbereiner (1989), avaliou-se o potencial de fixação assimbiótica de nitrogênio dos isolados bacterianos em meio semissólido NFb (Tabela 5.1). Para isso, alíquotas de 100 µL de cada suspensão bacteriana foram transferidas para tubos de ensaio contendo 10 mL do referido meio, realizando-se o experimento em triplicata. Após a

inoculação os tubos foram cuidadosamente fechados com algodão estéril e vedados com filme termoplástico maleável e incubados a 35° C por 5 dias. Foram consideradas positivas aquelas que apresentaram uma película visível de crescimento abaixo da superfície do meio. A formação de película no meio semissólido NFb foi avaliada qualitativamente por meio de uma escala ordinal de intensidade, sendo atribuídas as seguintes notas: (–) ausência de formação; (+) baixa formação; (++) formação moderada; (+++) intensa formação de película.

Tabela 12 – Tabela de componentes para 1000 mL (1 Litro) de meio NFb semi-sólido.

Reagente	Quantidade
ácido málico	5,0 g
K ₂ HPO ₄	0,5 g
MgSO ₄ .7H ₂ O	0,2 g
NaCl	0,1 g
CaCl ₂	0,02 g
Solução de micronutrientes	2,0 mL
Solução de azul de bromotimol	2 mL
Fe EDTA (4 M)	4mL
solução de vitaminas	1,0 mL
KOH	4,5 g
Ágar	1,8 g
Água destilada	completar o volume para 1000 mL

6.2.6.2 Solubilização de Fosfato inorgânico

A capacidade dos isolados bacterianos da carnaúba em solubilizar fosfato inorgânico foi avaliada em meio sólido específico, conforme a formulação de Pikovskaya (PVK) (Sanchez-González *et al.*, 2022). O meio foi vertido em placas de Petri de vidro e, após solidificação, procedeu-se à inoculação dos isolados. Utilizando palitos de dente esterilizados, os isolados bacterianos, previamente cultivados em meio sólido TSA 10%, foram transferidos por picagem e depositados em pontos equidistantes na superfície do ágar. Cada isolado foi inoculado em triplicata. As placas foram incubadas a 35°C por 2 a 4 dias, em estufa bacteriológica. Após incubação, os isolados que apresentaram resultado positivo pra solubilização de fosfato (formação de halo em torno da colônia bacteriana), os diâmetros do halo e das colônias foram medidos.

O índice de solubilização (IS) foi determinado a partir da média das triplicatas, estabelecendo-se a relação entre a medida do halo e o tamanho da colônia (Berraqueiro *et al.*, 1976; Hara; Oliveira, 2004; Chagas Junior, 2007). Posteriormente, o potencial de solubilização foi categorizado conforme os valores de IS, seguindo os critérios de Silva Filho e Vidor (2000): baixo para resultados inferiores a 2; médio para variações de 2 a 3; e alto quando o índice ultrapassou 3 (Silva Filho; Vidor, 2000).

6.2.6.3 Solubilização de Potássio

Para avaliar a capacidade dos isolados bacterianos da carnaúba em solubilizar potássio foi avaliada em meio sólido específico, conforme a formulação de Aleksandrov (NUNES et al, 2025). O meio fundido foi vertido em placas de Petri de vidro e, após solidificação, procedeu-se à inoculação dos isolados. Utilizando palitos de dente esterilizados, os isolados bacterianos, previamente cultivados em meio sólido TSA 10%, foram transferidos por picagem e depositados em pontos equidistantes na superfície do ágar. Cada isolado foi inoculado em triplicata. As placas foram incubadas a 35°C por 2 a 4 dias, em estufa bacteriológica. Após incubação, os isolados que apresentaram resultado positivo pra solubilização de potássio (formação de halo em torno da colônia bacteriana), os diâmetros do halo e das colônias foram medidos.

O índice de solubilização (IS) foi determinado a partir da média das triplicatas, estabelecendo-se a relação entre a medida do halo e o tamanho da colônia (Berraqueiro *et al.*, 1976; Hara; Oliveira, 2004; Chagas Junior, 2007). Posteriormente, o potencial de solubilização foi categorizado conforme os valores de IS, seguindo os critérios de Silva Filho e Vidor (2000): baixo para resultados inferiores a 2; médio para variações de 2 a 3; e alto quando o índice ultrapassou 3 (Silva Filho; Vidor, 2000).

6.2.6.4 Produção de Ácido Indol Acético

A capacidade dos isolados bacterianos em produzir ácido indolacético (AIA) foi avaliada por método colorimétrico utilizando o reagente de Salkowski, conforme Bric, Bostock e Silverstone (1991). Os isolados, oriundos dos estoques mantidos em tubos de penicilina sob refrigeração, foram previamente reativados em 10 mL de meio de cultura TSB 10% (Tryptic Soy Broth), incubados em mesa agitadora a 150 rpm, a 35°C, por 48 horas. Após isso, foi preparado o meio de cultura TSB 10% suplementado com 5,0 mM de L-

triptofano (equivalente a $1,02 \text{ g L}^{-1}$), o qual atua como precursor metabólico da via de síntese do AIA. Após completa dissolução, alíquotas de 5 mL do meio foram distribuídas em tubos de ensaio, devidamente fechados e esterilizados. Em câmara de fluxo laminar, os tubos contendo o meio TSB 10% suplementado com triptofano foram inoculados com os isolados previamente reativados e incubados por 72 horas em mesa agitadora a 150 rpm, a 35°C .

Após o período de incubação, alíquotas de 1,5 mL de cada cultura bacteriana foram transferidas para microtubos de 2,0 mL e submetidas à centrifugação a 12.000 rpm durante 5 minutos. Em seguida, 900 μL do sobrenadante (livre de células) foram cuidadosamente transferidos para novos microtubos de 2,0 mL, aos quais foram adicionados 400 μL do reagente de Salkowski. A mistura foi homogeneizada com o auxílio de uma pipeta e incubada à temperatura ambiente por 30 minutos, para desenvolvimento da coloração. A leitura da absorbância das amostras foi realizada em espectrofotômetro no comprimento de onda de 530 nm (Hartmann; Singh; Klingmüller, 1983).

Conduzidos em triplicata, os ensaios tiveram sua positividade confirmada pelo surgimento de um tom róseo-avermelhado no meio. A concentração de AIA no meio de cultura (y) foi determinada pela comparação com uma curva padrão, utilizando-se AIA comercial, por meio da equação $y = 0.0273x + 0.0042$, onde x equivale aos valores de absorbância obtidos. Os valores de AIA foram obtidos em $\mu\text{g mL}^{-1}$.

Para a análise estatística da produção de AIA, a normalidade foi avaliada pelo teste de Shapiro–Wilk e a homogeneidade das variâncias pelo teste de Levene. Quando os pressupostos da análise de variância não foram atendidos, os dados foram submetidos à transformação logarítmica $\log_{10}(x + 1)$ (Jacques, 2003). Após a confirmação dos pressupostos, os dados foram analisados por análise de variância (ANOVA) bifatorial, considerando os efeitos de tratamento, material e sua interação. Quando observadas diferenças significativas ($p \leq 0,05$), as médias foram comparadas pelo teste de Tukey. Todas as análises estatísticas foram conduzidas no ambiente R (Versão 4.4.0).

6.2.6.5 Produção de Exopolissacarídeos

A produção de exopolissacarídeos (EPS) pelos isolados de carnaúba foi avaliada a partir do crescimento de colônias em meio sólido com corante Vermelho Congo (VC). Este corante interage com β -(1-3)- e β -(1-4)-glucanos (Wood; Fulcher, 1978) e tem sido usado com sucesso para identificar a formação de biofilme por bactérias (Darwish; Asfour, 2013). O meio TSA 10% suplementado com 0,005% (p/v) de VC é usado para diferenciar isolados

produtores e não produtores, avaliando a cor de colônias individuais após a incubação: colônias produtoras se ligam ao corante do meio e se coram de vermelho (em diferentes graus, ou seja, de rosa a vermelho escuro, e às vezes de maneiras diferentes, ou seja, totalmente vermelhas, vermelhas apenas na borda ou vermelhas no centro) (Rühmann; Schmid; Sieber, 2015).

A solução estoque de Vermelho Congo (VC) a 1% (p/v) (10 mg mL^{-1}) foi preparada pela dissolução de 1 g do corante em 100 mL de água destilada, sob agitação constante por, no mínimo, 1 h, até completa solubilização. Após dissolução total, a solução foi esterilizada por filtração e armazenada a 4 °C até o uso. O meio TSA 10% foi preparado e esterilizado por autoclavagem, sendo posteriormente resfriado até aproximadamente 50 °C para adição asséptica do VC, na concentração final de 0,005% (p/v), antes do vertimento em placas de Petri de vidro esterilizadas.

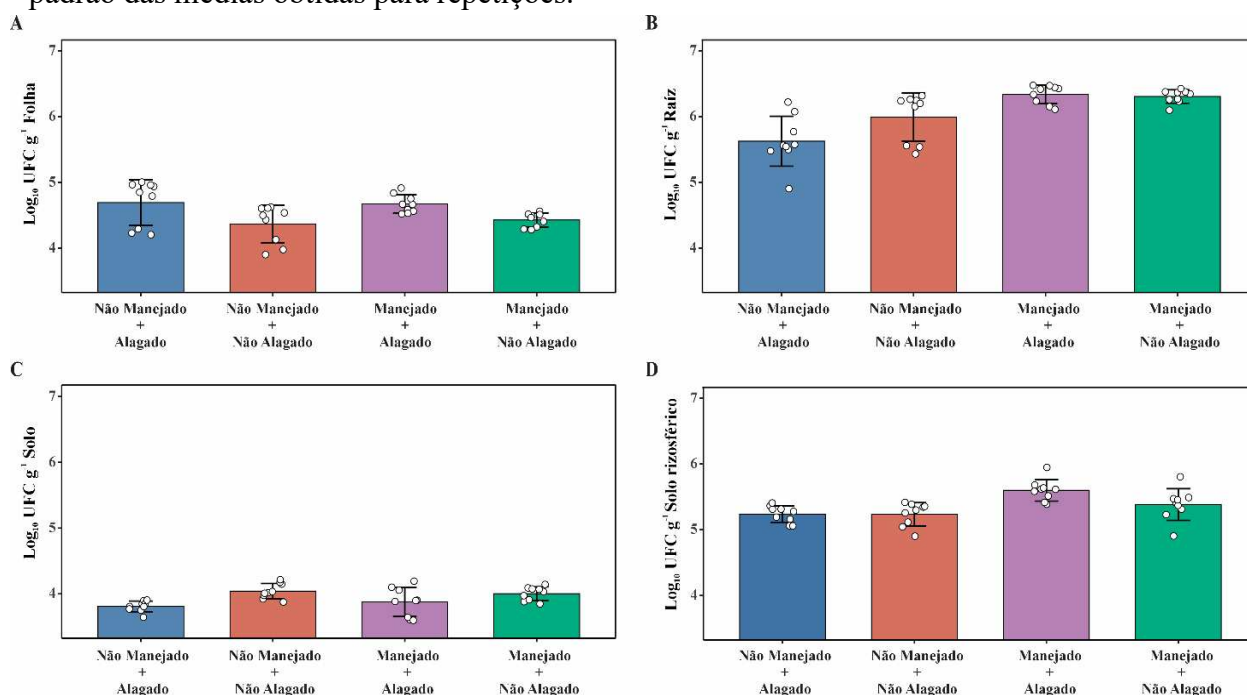
Utilizando palitos de dente esterilizados, os isolados bacterianos, previamente cultivados em meio sólido TSA 10%, foram transferidos por picagem e depositados em pontos equidistantes na superfície do ágar. Cada isolado foi inoculado em triplicata. As placas foram incubadas a 35°C por 2 a 3 dias, em estufa bacteriológica. As características fenotípicas das colônias foram avaliadas 4 dias após a inoculação.

6.3 Resultados

6.3.1 Abundância de bactérias cultivadas

A abundância de bactérias cultiváveis, expressa em $\log_{10}$ UFC g^{-1} , variou entre os diferentes materiais de origem da carnaúba e condições de manejo e alagamento (Figura 21). A contagem de bactérias cultiváveis das folhas (Figura 21A), apresentou valores com pequena variação entre os tratamentos.

Figura 21 – Densidade bacteriana cultivada a partir de amostras de folhas (A), raízes (B), solo (C) e solo rizosférico (D) de carnaúbas de quatro diferentes áreas. As barras indicam o desvio padrão das médias obtidas para repetições.



Fonte: Elaborada pela Autora.

Os maiores valores de UFC g^{-1} entre todos os materiais avaliados foram registrados para raízes. As áreas manejadas apresentaram maior abundância bacteriana em comparação às não manejadas, com destaque para a área manejada + alagada (Figura 21B). Nas amostras de solo, a abundância de bactérias cultiváveis foi inferior às observadas nos tecidos vegetais e no solo rizosférico (Figura 21C). As médias permaneceram semelhantes entre as áreas, com pequenas oscilações, indicando baixa variação da abundância microbiana em função do manejo de extração de folhas ou do alagamento no solo. Para o solo rizosférico, observou-se aumento das abundâncias bacterianas em relação ao solo não rizosférico. A área manejada + alagada apresentou a maior média (Figura 21D).

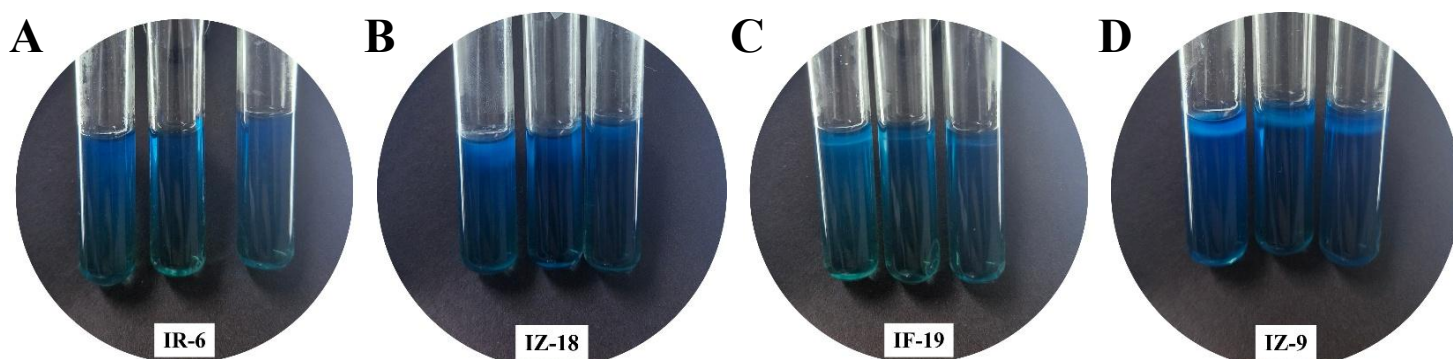
6.3.2 Fixação de nitrogênio de modo assimbiótico em meio livre de nitrogênio

Os isolados bacterianos foram avaliados quanto à capacidade de fixação biológica de nitrogênio em condição assimbiótica por meio da formação de película em meio semissólido NFb (Figura 22). De maneira geral, predominou a formação de película de intensidade moderada, indicando que a maior parte dos isolados apresentou potencial para fixação assimbiótica de nitrogênio. No carnaubal não manejado e alagado (NM+A), isolados provenientes de raízes e da rizosfera apresentaram maior frequência de crescimento moderado, enquanto isolados foliares e do solo exibiram maior variabilidade (Tabela 13).

No carnaubal não manejado + não alagado (NM+NA), verificou-se maior heterogeneidade entre os isolados. Destacaram-se isolados do solo e da rizosfera com crescimento intenso, enquanto a maioria dos isolados radiculares apresentou ausência ou baixa formação de película, sugerindo menor expressão da atividade diazotrófica nesse compartimento sob essa condição (Tabela 13). Para a área manejada + alagada (M+A), observou-se aumento na intensidade de crescimento, com predominância das categorias moderada e intensa, principalmente entre isolados de folhas e raízes.

Os isolados de solo e rizosfera apresentaram em sua maioria crescimento baixo a moderado, com poucos casos de ausência de formação de película. Na área manejada + não alagada (M+NA), a maior parte dos isolados apresentou crescimento moderado, com registros pontuais de crescimento intenso principalmente entre isolados do solo (Tabela 13). Isolados da rizosfera também demonstraram elevada capacidade de formação de película, predominando intensidades média e alta.

Figura 22 – Exemplos representativos da classificação da formação de película em meio semissólido NFb utilizada para avaliar qualitativamente a fixação biológica de nitrogênio em condição assimbiótica. (A) ausência de formação de película (–); (B) baixa formação (+); (C) formação moderada (++); (D) intensa formação de película (+++).



Fonte: Elaborada pela Autora.

Tabela 13 – Avaliação qualitativa da formação de película por isolados bacterianos em meio semissólido NFB, expressa por escala ordinal de intensidade: (–) ausência de formação; (+) baixa formação; (++) formação moderada; (+++) intensa formação de película. IF = isolados de folhas; IR = isolados de raízes; IS = isolados de solo; IZ = isolados de solo rizosférico.

Área	Isolados							
	Folhas	Formação de película	Raízes	Formação de película	Solo	Formação de película	Rizosfera	Formação de película
Não manejado + Alagado	IF1	++	IR1	++	IS1	+	IZ1	+
	IF2	-	IR2	+	IS2	-	IZ2	+
	IF3	+	IR3	++	IS3	++	IZ3	++
	IF4	+	IR4	+	IS4	-	IZ4	++
	IF5	+	IR5	++	IS5	++	IZ5	+
Não manejado + Não Alagado	IF6	++	IR6	-	IS6	+++	IZ6	+
	IF7	-	IR7	-	IS7	++	IZ7	+
	IF8	++	IR8	-	IS8	+++	IZ8	+
	IF9	+++	IR9	-	IS9	+	IZ9	+++
	IF10	-	IR10	++	IS10	+	IZ10	++
Manejado + Alagado	IF11	++	IR11	++	IS11	+	IZ11	++
	IF12	+++	IR12	+	IS12	++	IZ12	++
	IF13	++	IR13	-	IS13	++	IZ13	-
	IF14	++	IR14	+++	IS14	+	IZ14	-
	IF15	++	IR15	++	IS15	+	IZ15	++
Manejado + Não Alagado	IF16	++	IR16	++	IS16	+++	IZ16	+
	IF17	+	IR17	-	IS17	+	IZ17	+
	IF18	+	IR18	++	IS18	+	IZ18	++
	IF19	++	IR19	-	IS19	+	IZ19	++
	IF20	++	IR20	+	IS20	++	IZ20	++

Considerando os resultados, isolados provenientes de raízes e solo rizosférico apresentaram, em geral, maior intensidade de formação de película em meio NFb, indicando maior potencial para fixação assimbiótica de nitrogênio nesses compartimentos. Além disso, as condições de manejo e alagamento influenciaram a distribuição das intensidades de crescimento, com tendência de maior frequência de respostas positivas na área manejada e sob condição de alagamento.

6.3.3 Solubilização de Fósforo inorgânico

Dos 80 isolados de carnaúba avaliados, apenas 23 apresentaram capacidade de solubilização de fósforo. Entre os isolados capazes de solubilizar, observou-se predominância de baixa capacidade de solubilização independente do tratamento ou da fonte de isolamento

(Tabela 14).

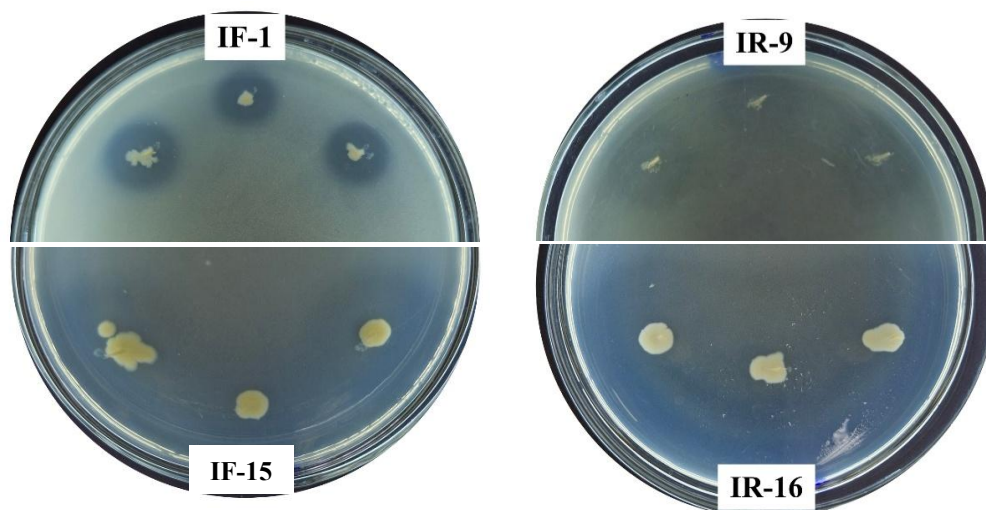
Tabela 14 – Eficiência da solubilização de fosfato inorgânico em meio sólido Pikovskaya indicada pelo índice de solubilização (IS-P) calculado pela razão entre a média dos diâmetros dos halos e a média dos diâmetros das colônias de cada isolado após 3 dias de incubação. Médias obtidas de três repetições.

Área	Isolado	Ø Halo (mm)	Ø Colônia (mm)	IS-P
Não manejado + Alagado	IF1	11,01	3,46	3,19
	IF3	5,40	4,25	1,27
	IR1	10,91	9,22	1,18
	IR4	9,35	4,37	2,14
	IZ1	10,19	8,59	1,19
	IZ3	9,05	6,01	1,51
	IZ5	10,71	9,02	1,19
Não manejado + Não Alagado	IF6	6,36	4,89	1,30
	IF9	11,56	7,27	1,59
	IR9	14,01	2,99	4,68
	IS6	9,07	7,22	1,26
	IS8	9,74	3,92	2,48
Manejado + Alagado	IF12	6,41	5,14	1,25
	IF13	9,30	4,23	2,20
	IF15	19,44	5,34	3,64
	IS15	9,06	6,37	1,42
	IZ11	11,00	4,15	2,65
	IZ12	14,59	5,36	2,72
Manejado + Não Alagado	IF20	4,67	4,25	1,10
	IR16	19,25	6,25	3,08
	IR18	6,47	5,72	1,13
	IR20	9,36	4,32	2,17
	IZ19	9,58	7,65	1,25

Na área NM+A, observaram-se isolados com baixa a média solubilização, destacando-se IF1 (IS = 3,19), classificado como de alta solubilização, enquanto IR4 apresentou solubilização média (IS = 2,14). Os demais isolados desse tratamento exibiram baixa capacidade solubilizadora. Na área NM+NA, verificou-se maior amplitude nos índices de solubilização. O isolado IR9 apresentou o maior valor observado entre todos os tratamentos (IS = 4,68), sendo classificado como de alta solubilização, enquanto IS8 apresentou solubilização média (IS = 2,48) (Tabela 14). Os demais isolados apresentaram baixa solubilização. Para a área M+A, houve um aumento na frequência de isolados com capacidade intermediária e elevada de solubilização. O isolado IF15 destacou-se com IS =

3,64, caracterizando alta solubilização, enquanto IF13, IZ11 e IZ12 apresentaram valores entre 2 e 3, classificados como solubilização média. Os demais isolados apresentaram baixos índices. Na área M+NA, predominou novamente a baixa solubilização, porém o isolado IR16 apresentou $IS = 3,08$, sendo classificado como de alta capacidade solubilizadora, enquanto IR20 apresentou solubilização média ($IS = 2,17$) (Tabela 14). Com base nos resultados, apenas quatro isolados (IF1, IR9, IF15 e IR16) apresentaram alta solubilização de fósforo, com maiores índices em isolados de raízes e folhas, indicando maior potencial desses compartimentos como reservatórios de bactérias solubilizadoras (Figura 23).

Figura 23 – Solubilização de fosfato inorgânico por isolados bacterianos cultivados em meio sólido Pikovskaya, evidenciando a capacidade de solubilização de fósforo inorgânico. Observam-se os isolados IF-1 e IF-15 (isolados de folhas de carnaúba) e IR-9 e IR-16 (isolados de raízes de carnaúba).



Fonte: Elaborada pela Autora.

6.3.4 Solubilização de Potássio

Dos 80 isolados de carnaúba avaliados, apenas 23 apresentaram capacidade de solubilização de potássio. Entre os isolados capazes de solubilizar K, observou-se predominância de isolados com capacidade média de solubilização (Tabela 15). Na área M+A, destacaram-se os isolados IF1 ($IS = 2,33$), IR4 ($IS = 2,81$) e IZ5 ($IS = 2,39$), classificados como de média solubilização. No tratamento não manejado e não alagado, predominou a baixa solubilização, embora IS9 ($IS = 2,09$) e IZ9 ($IS = 2,34$) tenham apresentado capacidade intermediária. Os demais isolados desse tratamento exibiram índices inferiores a 2, indicando baixa eficiência na solubilização de potássio (Tabela 15).

Para a área M+A, verificou-se comportamento semelhante, com a maioria dos isolados apresentando baixa solubilização. Entretanto, IF15 (IS = 2,06), IR14 (IS = 2,30) e IZ11 (IS = 2,04) foram classificados como de média solubilização, demonstrando potencial intermediário para disponibilização de potássio. No carnaubal M+NA, observou-se maior frequência de isolados com solubilização média, destacando-se IR16 (IS = 2,21), IR18 (IS = 2,37), IR20 (IS = 2,79) e IZ18 (IS = 2,45) (Tabela 15).

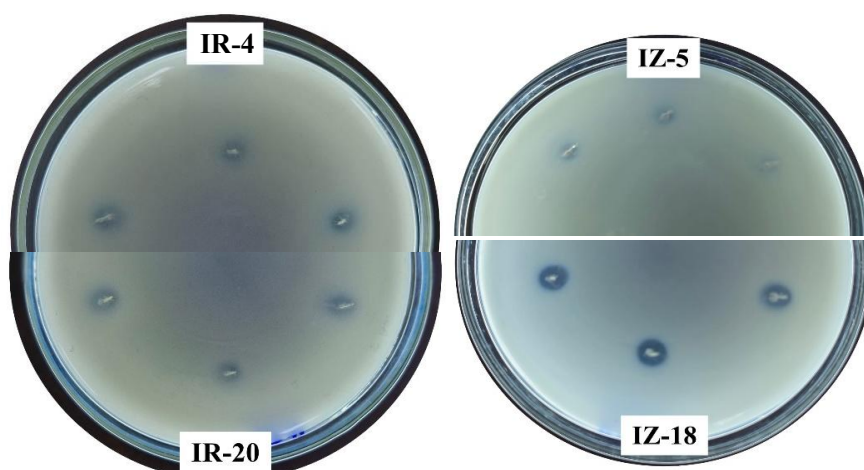
Tabela 15 – Eficiência da solubilização de potássio em meio sólido Aleksandrov indicada pelo índice de solubilização (IS-K) calculado pela razão entre a média dos diâmetros dos halos e a média dos diâmetros das colônias de cada isolado após 3 dias de incubação. Médias obtidas de três repetições.

Área	Isolado	Ø Halo (mm)	Ø Colônia (mm)	IS-K
Não manejado + Alagado	IF1	7,72	3,31	2,33
	IR4	6,15	2,19	2,81
	IZ2	7,95	5,23	1,52
	IZ3	6,29	3,65	1,72
	IZ5	4,71	1,97	2,39
Não manejado + Não Alagado	IF9	3,33	1,81	1,84
	IR9	7,26	4,46	1,63
	IS6	5,28	3,50	1,51
	IS8	7,37	4,91	1,50
	IS9	5,40	2,58	2,09
	IZ9	6,13	2,62	2,34
Manejado + Alagado	IF15	2,78	1,35	2,06
	IR11	5,03	2,86	1,76
	IR13	2,32	1,27	1,83
	IR14	3,67	1,60	2,30
	IS14	6,41	3,39	1,89
	IS15	6,43	3,75	1,71
	IZ11	4,30	2,11	2,04
	IZ12	3,55	1,85	1,92
Manejado + Não Alagado	IR16	4,50	2,04	2,21
	IR18	4,91	2,07	2,37
	IR20	6,42	2,30	2,79
	IS20	5,20	2,91	1,79
	IZ18	6,24	2,54	2,45

Nenhum isolado apresentou alta capacidade de solubilização de potássio (IS > 3), indicando que, embora os isolados IR4, IR20, IZ5 e IZ18 tenham se destacado quanto ao potencial para solubilização desse nutriente (Figura 24), a eficiência observada foi

predominantemente intermediária, com variações associadas tanto ao tratamento quanto à fonte de isolamento.

Figura 24 – Solubilização de potássio por isolados bacterianos cultivados em meio sólido Pikovskaya, evidenciando a capacidade de solubilização de potássio. Observam-se os isolados IR-4 e IR-20 (isolados de raízes de carnaúba) e IZ-5 e IZ-18 (isolados de solo rizosférico de carnaúba).



Fonte: Elaborada pela Autora.

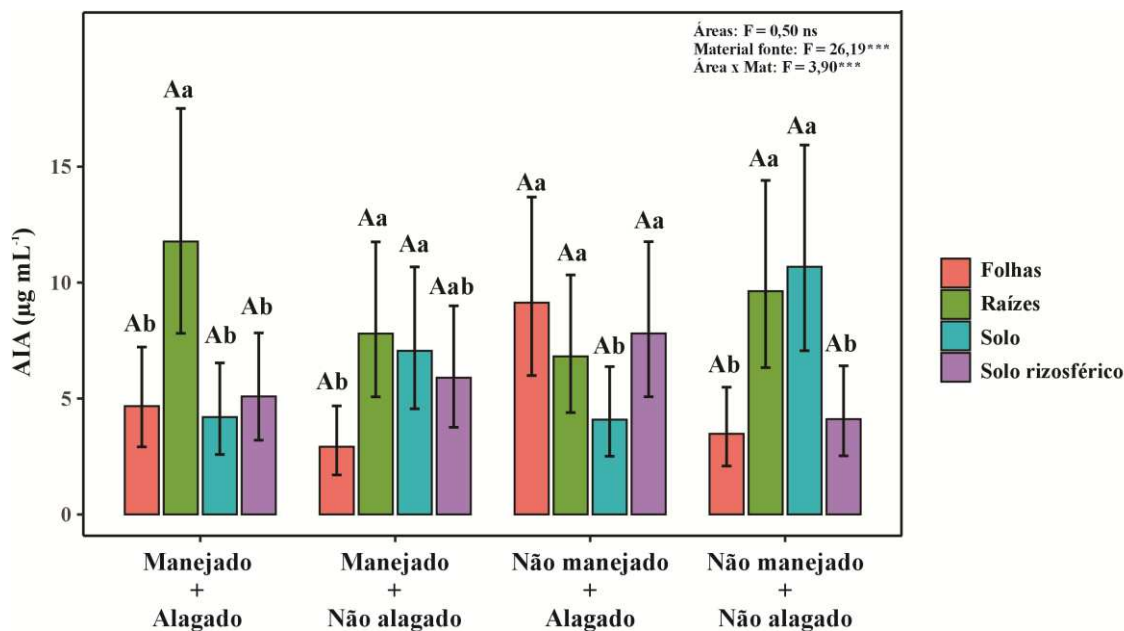
6.3.5 Produção de Ácido Indol Acético (AIA)

A produção de AIA ($\mu\text{g mL}^{-1}$) pelos isolados de carnaúba foi influenciada pela interação entre área estudada e material, indicando resposta diferenciada dos compartimentos avaliados conforme as condições de manejo de extração de folhas e alagamento (Figura 25). Não houve diferença entre as áreas avaliadas independente do material considerado, no entanto as maiores concentrações de AIA foram observadas nos isolados oriundos das raízes e do solo das carnaúbas (Figura 25).

No sistema M+A os isolados das raízes exibiram os maiores níveis de AIA entre os materiais avaliados. Na área M+NA, observou-se aumento relativo da produção de AIA dos isolados do solo em comparação aos das folhas, mantendo-se o padrão de maior contribuição das raízes. Já nas áreas não manejadas, verificou-se maior variabilidade entre os materiais, principalmente sob condição não alagada, na qual isolados bacterianos de raízes e solo apresentaram os maiores valores médios de AIA, enquanto folhas e solo rizosférico permaneceram com menores concentrações (Figura 25).

Figura 25 – Produção de Ácido Indol Acético (AIA, $\mu\text{g mL}^{-1}$) em diferentes materiais fonte (folhas, raízes, solo e solo rizosférico) de carnaúbas sob diferentes condições de manejo e

regime hídrico. As barras representam média $\pm$ desvio padrão. Letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre tratamentos dentro de cada material fonte, enquanto letras minúsculas indicam diferenças entre os materiais fonte dentro de cada tratamento, conforme teste de comparação de médias ($p \leq 0,05$). ns = não significativo; *** $p \leq 0,001$.



Fonte: Elaborada pela Autora.

Quando observados individualmente, os isolados apresentaram ampla variação na produção de AIA, independentemente do tratamento e do compartimento de origem. Os maiores valores foram registrados principalmente em isolados provenientes de solo e raízes, com destaque para IS8 ($117,78 \mu\text{g mL}^{-1}$) no tratamento não manejado + não alagado, seguido por IR9 ($72,49 \mu\text{g mL}^{-1}$) e IR13 ($63,67 \mu\text{g mL}^{-1}$), evidenciando elevado potencial de produção de AIA por microrganismos desses ambientes (Tabela 5.6).

Tabela 16 – Produção de Ácido Indol Acético (AIA), em $\mu\text{g mL}^{-1}$, por isolados microbianos obtidos de folhas, raízes, solo e rizosfera (IZ) em áreas de carnaúba sob diferentes condições de manejo de extração de folhas (manejado e não manejado) e regime hídrico do solo (alagado e não alagado). Os valores correspondem à média de três repetições para cada isolado dentro de cada tratamento (continua).

ÁREA	ISOLADOS							
	Folhas	AIA ($\mu\text{g mL}^{-1}$)	Raízes	AIA ($\mu\text{g mL}^{-1}$)	Solo	AIA ($\mu\text{g mL}^{-1}$)	Rizosfera	AIA ($\mu\text{g mL}^{-1}$)
Não manejada + Alagada	IF1	35,63	IR1	5,47	IS1	6,06	IZ1	3,42
	IF2	17,23	IR2	5,73	IS2	6,04	IZ2	6,33
	IF3	8,43	IR3	3,50	IS3	3,63	IZ3	5,21
	IF4	2,09	IR4	29,68	IS4	2,18	IZ4	32,00
	IF5	5,18	IR5	4,23	IS5	3,86	IZ5	7,21

Continua.

Tabela 16 – Produção de Ácido Indol Acético (AIA), em $\mu\text{g mL}^{-1}$, por isolados microbianos obtidos de folhas, raízes, solo e rizosfera (IZ) em áreas de carnaúba sob diferentes condições de manejo de extração de folhas (manejado e não manejado) e regime hídrico do solo (alagado e não alagado). Os valores correspondem à média de três repetições para cada isolado dentro de cada tratamento (conclusão).

ÁREA	ISOLADOS							
	Folhas	AIA ($\mu\text{g mL}^{-1}$)	Raízes	AIA ($\mu\text{g mL}^{-1}$)	Solo	AIA ($\mu\text{g mL}^{-1}$)	Rizosfera	AIA ($\mu\text{g mL}^{-1}$)
Não manejada + Não Alagada	IF6	4,50	IR6	6,82	IS6	3,89	IZ6	2,59
	IF7	1,04	IR7	1,07	IS7	5,84	IZ7	6,50
	IF8	4,29	IR8	32,45	IS8	117,78	IZ8	5,29
	IF9	5,94	IR9	72,49	IS9	12,72	IZ9	4,23
	IF10	3,39	IR10	2,86	IS10	3,12	IZ10	3,11
Manejada + Alagada	IF11	2,90	IR11	11,49	IS11	3,68	IZ11	3,64
	IF12	3,46	IR12	13,63	IS12	2,32	IZ12	2,90
	IF13	4,93	IR13	63,67	IS13	5,19	IZ13	4,52
	IF14	2,59	IR14	5,61	IS14	3,77	IZ14	17,17
	IF15	15,30	IR15	3,50	IS15	7,47	IZ15	3,90
Manejada + Não Alagada	IF16	1,27	IR16	5,83	IS16	3,39	IZ16	4,44
	IF17	3,33	IR17	2,73	IS17	12,45	IZ17	5,87
	IF18	1,07	IR18	8,71	IS18	16,34	IZ18	8,59
	IF19	5,71	IR19	12,37	IS19	6,56	IZ19	6,07
	IF20	5,84	IR20	15,32	IS20	4,64	IZ20	5,39

Na área não manejada + alagada, isolados como IR4 ($29,68 \mu\text{g mL}^{-1}$) e IZ4 ($32,00 \mu\text{g mL}^{-1}$) também se destacaram. Já na área manejada + alagada, os destaques foram IR13 e IZ14 ($17,17 \mu\text{g mL}^{-1}$), enquanto na área manejada + não alagada os valores foram, em geral, mais baixos e menos variáveis, com máximos em IS18 ($16,34 \mu\text{g mL}^{-1}$) e IR20 ($15,32 \mu\text{g mL}^{-1}$) (Tabela 17).

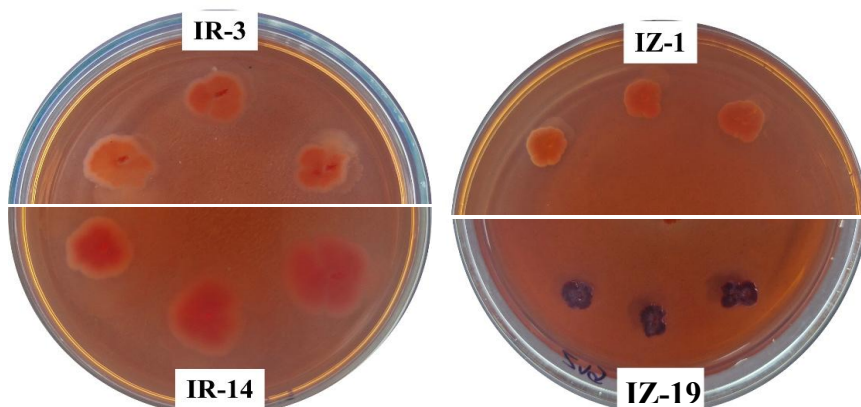
6.3.6 Produção de Exopolissacarídeos (EPS)

A produção de EPS variou entre os tratamentos e fontes de isolamento, de modo geral foi mais frequente em isolados provenientes da rizosfera e das raízes, enquanto isolados foliares apresentaram menor ocorrência, especialmente na área Não manejada + alagada, no qual todos foram negativos (Tabela 18). Isolados de solo exibiram comportamento variável, com predominância de resultados negativos nos tratamentos manejados. Em conjunto, os resultados indicam maior ocorrência de bactérias produtoras de EPS em compartimentos diretamente associados ao sistema radicular das carnaúbas (Figura 26).

Tabela 17 – Avaliação qualitativa da produção de exopolissacarídeos (EPS) por isolados bacterianos provenientes de folhas (IF), raízes (IR), solo (IS) e solo rizosférico (IZ) de carnaúba sob diferentes condições de manejo de extração de folhas e regime hídrico do solo, utilizando meio contendo vermelho Congo. A produção de EPS foi determinada visualmente com base na alteração da coloração e morfologia das colônias no meio de cultura, sendo classificada como positiva (+) ou negativa (-).

Tratamentos	Isolados							
	Folhas	Produção EPS	Raízes	Produção EPS	Solo	Produção EPS	Rizosfera	Produção EPS
Não manejado + Alagado	IF1	-	IR1	+	IS1	+	IZ1	+
	IF2	-	IR2	-	IS2	+	IZ2	+
	IF3	-	IR3	+	IS3	+	IZ3	-
	IF4	-	IR4	-	IS4	-	IZ4	+
	IF5	-	IR5	+	IS5	-	IZ5	+
Não manejado + Não Alagado	IF6	-	IR6	+	IS6	-	IZ6	-
	IF7	-	IR7	-	IS7	+	IZ7	+
	IF8	+	IR8	-	IS8	+	IZ8	+
	IF9	+	IR9	-	IS9	-	IZ9	+
	IF10	-	IR10	+	IS10	-	IZ10	-
Manejado + Alagado	IF11	-	IR11	-	IS11	+	IZ11	+
	IF12	+	IR12	+	IS12	+	IZ12	+
	IF13	-	IR13	-	IS13	-	IZ13	-
	IF14	+	IR14	+	IS14	-	IZ14	+
	IF15	-	IR15	+	IS15	-	IZ15	+
Manejado + Não Alagado	IF16	-	IR16	-	IS16	-	IZ16	+
	IF17	+	IR17	+	IS17	-	IZ17	+
	IF18	-	IR18	-	IS18	+	IZ18	+
	IF19	+	IR19	+	IS19	+	IZ19	+
	IF20	-	IR20	-	IS20	-	IZ20	-

Figura 26 – Exemplos de isolados bacterianos cultivados em meio sólido TSA 10% com Vermelho Congo, evidenciando a capacidade de produção de EPS. Observam-se os isolados IR-3 e IR-14 (isolados de raízes de carnaúba) e IZ-1 e IZ-19 (isolados de solo rizosférico de carnaúba).



Fonte: Elaborada pela Autora.

6.3.7 Seleção de isolados com melhor desempenho

A partir da avaliação do potencial funcional, foram selecionados 20 isolados no total, correspondendo a cinco representantes de cada material fonte, os quais demonstraram maior desempenho nos testes e potencial como bactérias promotoras de crescimento de plantas. Esses isolados foram destinados ao sequenciamento e à identificação taxonômica, visando à sua caracterização molecular. Os isolados selecionados foram: folhas = IF1, IF3, IF9, IF12 e IF15; raízes = IR4, IR9, IR13, IR18 e IR20); solo = IS6, IS8, IS11, IS12 e IS15 e rizosfera = IZ3, IZ5, IZ11, IZ12 e IZ19 (Anexo).

6.4 Discussão

Este estudo constitui o primeiro trabalho a abordar o isolamento de bactérias associadas à carnaúba e a investigar como o manejo extrativista das folhas dessa palmeira, aliado às variações no regime hídrico do solo, pode influenciar o potencial bacteriano de promoção do crescimento de plantas em ambientes do semiárido brasileiro. Os resultados obtidos evidenciam respostas distintas tanto no isolamento de bactérias associadas à carnaúba quanto em suas capacidades de promoção do crescimento vegetal, em função dos diferentes tipos de manejo e dos regimes hídricos avaliados.

A abundância de bactérias cultiváveis variou entre os diferentes materiais associados à carnaúba e às condições de manejo e regime hídrico. Os maiores valores de Log10 UFC g⁻¹ registrados nas raízes destacam o papel do sistema radicular como importante *hotspot* microbiológico, uma vez que exsudatos radiculares fornecem compostos orgânicos que estimulam o crescimento bacteriano (Bulgarelli *et al.*, 2013; Philippot *et al.*, 2013). As maiores densidades bacterianas em áreas manejadas, especialmente sob condição de alagamento sazonal do solo, sugerem que a maior disponibilidade hídrica e alterações nas condições redox do solo favorecem o crescimento de grupos bacterianos cultiváveis adaptados a ambientes com menor disponibilidade de oxigênio (Fierer, 2017).

As menores densidades bacterianas oriundas do solo não rizosférico podem estar associadas a menor influência direta das plantas e a redução da disponibilidade de compostos orgânicos facilmente assimiláveis (Philippot *et al.*, 2013). No entanto, é importante considerar que esses resultados refletem apenas a fração cultivável da comunidade microbiana. Por outro lado, o solo rizosférico apresentou maiores densidades bacterianas, possivelmente devido a influência das raízes, que pode estimular a atividade e abundância microbiana em resposta aos exsudatos radiculares (Philippot *et al.*, 2013). Todavia, essa interpretação deve ser feita com cautela, dado que grande parte dos microrganismos do solo não é recuperada em condições de cultivo.

A predominância de isolados que formaram película de intensidade moderada em meio semissólido NFB indica que grande parte dos isolados apresentou potencial para fixação biológica de nitrogênio em condição assimbiótica. A formação da película reflete o crescimento bacteriano em zonas microaerofílicas, condição necessária para a atividade da nitrogenase, enzima altamente sensível ao oxigênio, sendo esse método amplamente empregado como triagem qualitativa de bactérias diazotróficas (Döbereiner *et al.*, 1995; Baldani *et al.*, 2014). Em ambientes semiáridos, a disponibilidade hídrica é um dos principais

fatores reguladores da atividade microbiana do solo (Jiang *et al.*, 2024). A maior frequência de isolados com formação de película em condições alagadas sugere que o aumento temporário da umidade favorece a atividade diazotrófica ao reduzir limitações fisiológicas impostas pelo déficit hídrico, condição típica desses ecossistemas. Pulsos de umidade são reconhecidos por estimular rapidamente processos microbianos e ciclagem de nutrientes em solos secos, promovendo aumento da atividade metabólica e da fixação biológica de nitrogênio (Collins *et al.*, 2008; Jiang *et al.*, 2024).

A maior intensidade de respostas positivas entre isolados provenientes de raízes e do solo rizosférico das carnaúbas reforça o papel da rizosfera como hotspot microbiano em regiões semiáridas. Exsudatos radiculares fornecem carbono facilmente assimilável, reduzindo limitações energéticas impostas pelas condições ambientais adversas e favorecendo microrganismos funcionalmente ativos, incluindo bactérias diazotróficas (Philippot *et al.*, 2013). Em ecossistemas secos, a proximidade com as raízes é particularmente importante para a manutenção da atividade microbiana, uma vez que a vegetação atua como principal fonte de recursos e microambientes mais estáveis (Pointing; Belnap, 2012).

A maior variação de intensidade de crescimento dos isolados em meio NFb observada nas áreas NM+NA pode refletir oscilações naturais da atividade microbiana sob estresse hídrico, característica comum de solos do semiárido, nos quais a limitação de água reduz a difusão de substratos e a mobilidade microbiana, restringindo processos metabólicos energeticamente custosos, como a fixação de nitrogênio (Reed *et al.*, 2011). Por outro lado, a tendência de maior frequência de crescimento moderado a intenso em áreas manejadas sugere que alterações na entrada de resíduos vegetais e na dinâmica do carbono podem modular a estrutura funcional da microbiota, influenciando a ocorrência de bactérias com potencial promotor de crescimento vegetal (Fierer, 2017).

A predominância de isolados com baixa capacidade de solubilização de fósforo observada nos isolados de carnaúba mostra que apenas uma fração da comunidade bacteriana cultivável apresenta alta eficiência na solubilização de fosfatos inorgânicos (Billah *et al.*, 2019). A solubilização ocorre principalmente pela produção de ácidos orgânicos e outros metabólitos que promovem a acidificação do meio e a mobilização de fosfatos pouco solúveis (Billah *et al.*, 2019).

A variação nos índices entre tratamentos, com destaque para IR9 (IS = 4,68), IF15 (3,64), IF1 (3,19) e IR16 (3,08), evidencia que esse é um traço funcional quantitativo e dependente tanto do potencial genético do isolado quanto das condições ambientais. Estudos recentes demonstram que o manejo do solo pode modular a estrutura e a funcionalidade

microbiana, influenciando grupos envolvidos na ciclagem do fósforo (Liu *et al.*, 2023). Considerando que a maioria das bactérias solubilizadoras de fosfato é heterotrófica e depende de matéria orgânica como fonte de carbono, o manejo da área M+A, que envolve extração de folhas e deposição de restos foliares no solo, pode ter favorecido o estabelecimento de populações com maior potencial funcional (Dey *et al.*, 2021). Além disso, o alagamento modifica as condições redox do solo, promovendo alterações na dinâmica do ferro e do fósforo, o que pode influenciar tanto a disponibilidade do nutriente quanto a seleção de microrganismos tolerantes a estresse ambiental (Maranguit; Guillaume; Kuzyakov, 2017). Nesse contexto, o fato de IF15 e IR16 serem oriundos dessa mesma área sugere um possível efeito combinado entre aporte de carbono orgânico, salinidade moderada e condições redutoras na seleção de bactérias com maior eficiência solubilizadora.

O fato de isolados provenientes de raízes e folhas concentrarem os maiores IS reforça o papel desses compartimentos como nichos seletivos para bactérias promotoras de crescimento. A rizosfera, estimulada por exsudatos radiculares, favorece microrganismos capazes de mobilizar nutrientes, incluindo fósforo (Philippot; Griffiths; Langenheder, 2021). Assim, embora a maioria dos isolados apresente baixa solubilização, os quatro isolados com alta capacidade indicam potencial biotecnológico relevante, corroborando que microrganismos altamente eficientes representam pequena proporção da comunidade, mas podem desempenhar papel significativo na dinâmica do fósforo em solos tropicais (Billah *et al.*, 2019).

Embora nenhum isolado tenha apresentado alta capacidade de solubilização de potássio (IS > 3), a predominância de índices intermediários sugere que a mobilização desse nutriente no sistema pode ocorrer de forma gradual e dependente das condições edáficas. Diferentemente do fósforo, cuja solubilização está majoritariamente associada à acidificação do meio, a liberação de potássio envolve o intemperismo de minerais estruturais como feldspatos e micas, processo naturalmente mais lento e condicionado à mineralogia do solo (Etesami *et al.*, 2017; Meena *et al.*, 2016).

Além disso, a eficiência observada em ensaios *in vitro* pode não refletir integralmente o desempenho desses microrganismos no ambiente natural, onde fatores como matéria orgânica, pH, regime hídrico e interações planta-microrganismo modulam a atividade funcional (Philippot *et al.*, 2013). Assim, a maior frequência de isolados com solubilização intermediária nas áreas manejadas pode estar relacionada a alterações nas condições físico-químicas do solo, capazes de influenciar tanto a disponibilidade de minerais potássicos quanto a dinâmica da comunidade microbiana (Chen *et al.*, 2025).

Dessa forma, os resultados indicam que, embora a eficiência individual dos isolados seja moderada, sua atuação coletiva pode contribuir para a ciclagem de potássio no sistema de carnaúba, especialmente considerando que a solubilização microbiana de K é reconhecida como um processo complementar e de longo prazo na dinâmica desse nutriente em solos tropicais (Etesami; Emami; Alikhani, 2017).

A maior concentração de AIA em isolados provenientes de raízes e solo está de acordo com o conhecimento de que a rizosfera constitui um ambiente altamente seletivo, enriquecido por exsudatos radiculares que estimulam bactérias promotoras de crescimento vegetal, incluindo produtoras de auxinas (Spaepen *et al.*, 2007; Philippot *et al.*, 2013). Os maiores níveis de AIA observados em isolados radiculares no sistema manejado e alagado (M+A) indicam maior atividade funcional de microrganismos com potencial de produção de fitormônios. Esse fenômeno vincula-se à constante entrada de material orgânico gerada pela extração das folhas, que favorece de restos culturais no solo (Dodd *et al.*, 2010). Em conjunto, as maiores concentrações de carbono da biomassa microbiana e carbono orgânico total nas áreas alagadas (Figura 3.4) indicam que a saturação hídrica promove o acúmulo de carbono e o aumento da biomassa microbiana. Nessas condições, a decomposição da matéria orgânica é reduzida, sendo ainda mais retardada pelo baixo rendimento energético da decomposição anaeróbia, o que contribui para a maior retenção de carbono no solo. Esse ambiente mais rico em carbono tende a favorecer microrganismos heterotróficos metabolicamente ativos, incluindo aqueles capazes de produzir AIA (Marschner, 2021).

Nas áreas não manejadas, especialmente sob condição não alagada, a maior variabilidade entre compartimentos pode refletir menor homogeneização ambiental e maior dependência de microambientes específicos. Ainda assim, o padrão recorrente de maior produção de AIA em isolados de raízes e solo sugere que esses compartimentos funcionam como principais reservatórios de bactérias com potencial promotor de crescimento. A literatura destaca que a produção de AIA por bactérias associadas às raízes pode modular o desenvolvimento radicular e influenciar a absorção de nutrientes, especialmente em ambientes sob estresse (Egamberdieva *et al.*, 2017).

A maior frequência de produção de EPS em isolados provenientes do solo rizosférico e das raízes reforça o papel desses compartimentos como ambientes seletivos para microrganismos adaptados à interface solo-planta. Exopolissacarídeos bacterianos desempenham função central na formação de biofilmes, na agregação do solo e na proteção celular contra estresses ambientais, incluindo salinidade e variações hídricas (Costa; Raaijmakers; Kuramae, 2018). A rizosfera, enriquecida por exsudatos radiculares, favorece a

colonização por bactérias capazes de produzir EPS, os quais auxiliam na adesão às raízes e na estabilização de microambientes favoráveis à atividade microbiana (Philippot *et al.*, 2013).

A menor ocorrência de produção de EPS em isolados foliares, especialmente na área Não manejada + alagada, pode estar relacionada às diferenças estruturais e funcionais entre os nichos microbianos. O ambiente foliar apresenta maior exposição à radiação UV, flutuações de temperatura e menor disponibilidade de substratos orgânicos em comparação à rizosfera, além de tudo isso, as folhas da carnaúba produzem camada de pó cerífero, o que pode reduzir a pressão seletiva para produção de EPS como estratégia adaptativa predominante (Vorholt, 2012).

A produção de EPS é frequentemente associada a respostas a estresse osmótico e à necessidade de retenção de água no microambiente celular (Naseem *et al.*, 2018). Assim, a maior ocorrência de bactérias produtoras de EPS em compartimentos diretamente ligados ao sistema radicular sugere que a proximidade com a planta exerce influência determinante na seleção de microrganismos com essa característica funcional no sistema de carnaúba.

A análise conjunta apresentada na Tabela 8 evidencia que os isolados bacterianos associados às carnaúbas apresentam potencial funcional diversificado. Observa-se que a expressão dessas funções variou conforme o compartimento de origem, sendo raízes e rizosfera os principais reservatórios de isolados com múltiplos atributos. Esse padrão reforça o papel da interface solo–raiz como ambiente seletivo para microrganismos funcionalmente ativos, favorecidos pela disponibilidade de exsudatos radiculares e por condições físico-químicas mais estáveis. A ocorrência combinada de diferentes mecanismos promotores sugere potencial sinergia funcional, aspecto relevante para a adaptação vegetal em ambientes sujeitos a variações de manejo e regime hídrico.

A seleção de isolados com melhor desempenho para identificação taxonômica permite avançar na compreensão da diversidade microbiana associada a essa espécie e de seu papel na ciclagem de nutrientes e na tolerância a estresses ambientais. Assim, a caracterização funcional realizada não apenas amplia o conhecimento sobre a microbiota do carnaubal, mas também evidencia perspectivas para aplicação biotecnológica futura em sistemas produtivos sob condições edafoclimáticas semelhantes.

6.5 Conclusões

O manejo extrativista das folhas de carnaúba, associado às variações no regime hídrico do solo, influencia tanto a densidade de bactérias cultiváveis quanto o perfil funcional dos isolados com potencial de promoção de crescimento vegetal. As raízes e a rizosfera destacaram-se como os principais hotspots microbiológicos, concentrando maior abundância bacteriana e maior frequência de características funcionais, como fixação biológica de nitrogênio, produção de AIA, solubilização de fósforo e potássio e produção de EPS. Esses resultados reforçam o papel determinante da interface solo-planta na seleção de microrganismos funcionalmente ativos, especialmente em ambientes semiáridos, onde a disponibilidade de recursos é naturalmente limitada.

As áreas que passam por alagamento sazonal favoreceram principalmente características relacionadas à fixação biológica de nitrogênio, da mesma forma, o manejo com extração de folhas, ao modificar o aporte de matéria orgânica e a dinâmica do carbono no solo, pareceu contribuir para a seleção de grupos bacterianos com maior potencial funcional. Esses efeitos combinados indicam que práticas de manejo podem modular a estrutura e a funcionalidade da microbiota associada à carnaúba.

A ocorrência de isolados com múltiplas características promotoras de crescimento vegetal evidencia potencial ecológico e biotecnológico relevante. A atuação conjunta dessas funções pode contribuir para a ciclagem de nutrientes, melhoria da estrutura do solo e maior tolerância das plantas a estresses abióticos típicos do semiárido.

Assim, este trabalho amplia o conhecimento sobre a bacteriota cultivável associada à carnaúba e estabelece bases para investigações futuras envolvendo identificação taxonômica, estudos moleculares e ensaios em condições controladas e de campo. A prospecção de bactérias com potencial promotor de crescimento vegetal abre perspectivas para o desenvolvimento de estratégias sustentáveis de manejo e para a valorização biotecnológica de microrganismos adaptados às condições edafoclimáticas do semiárido brasileiro.

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, José Afonso Santana *et al.* Use, perception, and local management of *Copernicia prunifera* (Miller) H. E. Moore in rural communities in the Brazilian Savanna. **Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine**, v. 17, n. 1, p. 16, 2021.
- AMARAL, R. V. do. O manejo extrativista influencia a dinâmica do carbono e nutrientes em carnaubais nativos? 2023. Dissertação (Mestrado em Ciência do solo) – Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2023.
- ARAÚJO, W. L. *et al.* Manual: isolamento de microrganismos endofíticos. Piracicaba: CALQ, 2002.
- BALDANI, J. I. *et al.* How efficient are bacteria in promoting plant growth? **Plant and Soil**, v. 356, p. 1–22, 2014.
- BERENDSEN, Roeland L.; PIETERSE, Corné M. J.; BAKKER, Peter A. H. M. The rhizosphere microbiome and plant health. **Trends in Plant Science**, v. 17, n. 8, p. 478–486, 2012.
- BERRAQUERO, F. Ruiz; BAYA, Ana M.; CORMENZANA, A. Ramos. Establecimiento de índices para el estudio de la solubilización de fosfatos por bacterias del suelo. **Ars Pharmaceutica**, v. 17, n. 4, p. 399–406, 1976.
- BILLAH, Motsim *et al.* Phosphorus and phosphate solubilizing bacteria: keys for sustainable agriculture. **Geomicrobiology Journal**, v. 36, n. 10, p. 904–916, 2019.
- BRIC, John M.; BOSTOCK, Richard M.; SILVERSTONE, Sara E. Rapid in situ assay for indoleacetic acid production by bacteria immobilized on a nitrocellulose membrane. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 57, n. 2, p. 535–538, 1991.
- BULGARELLI, Davide *et al.* Structure and functions of the bacterial microbiota of plants. **Annual Review of Plant Biology**, v. 64, p. 807–838, 2013.
- CHAGAS JUNIOR, Aloísio Freitas. Características agronômicas e ecológicas de rizóbios isolados de solos ácidos e de baixa fertilidade da Amazônia. 2007. Tese (Doutorado) – Instituição não informada, 2007.
- CHEN, Xueli *et al.* Organic fertilizers increase microbial community diversity and stability slowing down the transformation process of nutrient cycling. **Environmental Microbiome**, v. 20, n. 1, p. 130, 2025.
- CHOUHAN, D. K.; JAISWAL, D. K.; GAURAV, A. K.; MUKHERJEE, A.; VERMA, J. P. PGPM as a potential bioinoculant to enhance crop productivity in sustainable agriculture. In: RAKSHIT, A.; MEENA, V. S.; SINGH, H. B.; SINGH, A. K. (ed.). **Biofertilizers**. [S.l.]: Springer, 2021. p. 221–237.
- COLLINS, Scott L. *et al.* Pulse dynamics and microbial processes in aridland ecosystems. **Journal of Ecology**, v. 96, n. 3, p. 413–420, 2008.

COMPANT, Stéphane *et al.* Harnessing the plant microbiome for sustainable crop production. **Nature Reviews Microbiology**, v. 23, n. 1, p. 9–23, 2025.

COSTA, Ohana Y. A.; RAAIJMAKERS, Jos M.; KURAMAE, Eiko E. Microbial extracellular polymeric substances: ecological function and impact on soil aggregation. **Frontiers in Microbiology**, v. 9, p. 1636, 2018.

COSTA, V. L. S.; GOMES, J. M. A. Crédito e conservação ambiental no extrativismo da carnaúba (*Copernicia prunifera* (Mill.) H. E. Moore) no nordeste brasileiro no período de 2007 a 2012. **Interações (Campo Grande)**, v. 17, p. 4–14, 2016.

DARWISH, Samah F.; ASFOUR, Hanaa A. E. Investigation of biofilm forming ability in Staphylococci causing bovine mastitis using phenotypic and genotypic assays. **The Scientific World Journal**, v. 2013, p. 378492, 2013.

DEVI, L. Susmita *et al.* Carnauba wax-based composite films and coatings: recent advancement in prolonging postharvest shelf-life of fruits and vegetables. **Trends in Food Science & Technology**, v. 129, p. 296–305, 2022.

DEY, Gobinda *et al.* Management of phosphorus in salinity-stressed agriculture for sustainable crop production by salt-tolerant phosphate-solubilizing bacteria: a review. **Agronomy**, v. 11, n. 8, p. 1552, 2021.

DÖBEREINER, Johanna. Isolation and identification of root associated diazotrophs. In: SKINNER, F. A.; BODDEY, R. M.; FENDRIK, I. (ed.). **Nitrogen fixation with non-legumes**. Dordrecht: Springer, 1989. p. 103–108. (Developments in Plant and Soil Sciences, v. 35).

DÖBEREINER, Johanna; BALDANI, V. L. D.; BALDANI, J. I. **Endophytic diazotrophs in grasses and cereals**. Dordrecht: Springer, 1995.

DODD, I. C. *et al.* Rhizobacterial mediation of plant hormone status. **Annals of Applied Biology**, v. 157, n. 3, p. 361–379, 2010.

EGAMBERDIEVA, Dilfuza *et al.* Interactive effects of nutrients and Bradyrhizobium japonicum on growth and root architecture of soybean (*Glycine max* L.). **Frontiers in Microbiology**, v. 9, p. 1000, 2018.

ETESAMI, Hassan; EMAMI, Somayeh; ALIKHANI, Hossein Ali. Potassium solubilizing bacteria (KSB): mechanisms, promotion of plant growth, and future prospects: a review. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, v. 17, n. 4, p. 897–911, 2017.

FIERER, Noah. Embracing the unknown: disentangling the complexities of the soil microbiome. **Nature Reviews Microbiology**, v. 15, p. 579–590, 2017.

FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS. World reference base for soil resources 2022. Rome: FAO, 2022.

HARA, Francisco Adilson dos Santos; OLIVEIRA, Luiz Antonio de. Características

fisiológicas e ecológicas de isolados de rizóbios oriundos de solos ácidos e álicos de Presidente Figueiredo, Amazonas. *Acta Amazonica*, v. 34, n. 3, p. 343–357, 2004.

HARTMANN, A.; SINGH, Mahavir; KLINGMÜLLER, W. Isolation and characterization of *Azospirillum* mutants excreting high amounts of indoleacetic acid. **Canadian Journal of Microbiology**, v. 29, n. 8, p. 916–923, 1983.

HIERA, M. D.; LIMA JÚNIOR, A. F.; ZANELLA, M. E. Tendência da precipitação no estado do Ceará. **Revista Brasileira de Climatologia**, v. 24, p. 1–22, 2019.

IPECE – INSTITUTO DE PESQUISA E ESTRATÉGIA ECONÔMICA DO CEARÁ. Perfil municipal. Fortaleza: IPECE, 2017.

JACQUES, Callegari; SIDIA, M. Bioestatística: princípios e aplicações. In: **Bioestatística: princípios e aplicações**. [S.l.: s.n.], 2003. p. 255.

JIANG, Hao *et al.* Seasonal dynamics of soil microbiome in response to dry–wet alternation along the Jinsha River Dry-hot Valley. **BMC Microbiology**, v. 24, n. 1, p. 496, 2024.

LIU, Lei *et al.* Balanced phosphorus fertilization enhances soil bacterial network complexity to maintain multifunctionality and plant production in dryland agricultural systems. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 356, p. 108647, 2023.

MARANGUIT, Deejay; GUILLAUME, Thomas; KUZUYAKOV, Yakov. Effects of flooding on phosphorus and iron mobilization in highly weathered soils under different land-use types: short-term effects and mechanisms. **Catena**, v. 158, p. 161–170, 2017.

MARSCHNER, Petra. Processes in submerged soils–linking redox potential, soil organic matter turnover and plants to nutrient cycling. **Plant and Soil**, v. 464, n. 1, p. 1–12, 2021.

MARTINS, Suelem Farias Soares *et al.* The drivers of fire in the Caatinga biome in Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 572, p. 122260, 2024.

MEENA, Vijay Singh *et al.* (ed.). Potassium solubilizing microorganisms for sustainable agriculture. New Delhi: Springer, 2016.

MUNIZ, L. F. *et al.* Classificação climática para o estado do Ceará. [S.l.: s.n.], 2017.

NASEEM, Hafsa *et al.* Exopolysaccharides producing rhizobacteria and their role in plant growth and drought tolerance. **Journal of Basic Microbiology**, v. 58, n. 12, p. 1009–1022, 2018.

NDAYISENGA, Fabrice *et al.* Using bioelectrohydrogenesis left-over residues as a future potential fertilizer for soil amendment. **Scientific Reports**, v. 12, n. 1, p. 17779, 2022.

NUNES, Juliana F. *et al.* Plant growth-promoting bacteria from tropical soils: in vitro assessment of functional traits. **Microorganisms**, v. 13, n. 10, p. 2321, 2025.

PHILIPPOT, Laurent *et al.* Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere. **Nature Reviews Microbiology**, v. 11, p. 789–799, 2013.

PHILIPPOT, Laurent; GRIFFITHS, Bryan S.; LANGENHEDER, Silke. Microbial community resilience across ecosystems and multiple disturbances. **Microbiology and Molecular Biology Reviews**, v. 85, n. 2, e00026-20, 2021.

POINTING, Stephen B.; BELNAP, Jayne. Microbial colonization and controls in dryland systems. **Nature Reviews Microbiology**, v. 10, n. 8, p. 551–562, 2012.

REED, S. C.; CLEVELAND, C. C.; TOWNSEND, A. R. Functional ecology of free-living nitrogen fixation. **Ecology**, v. 92, p. 1054–1064, 2011.

RÜHMANN, Broder; SCHMID, Jochen; SIEBER, Volker. Methods to identify the unexplored diversity of microbial exopolysaccharides. **Frontiers in Microbiology**, v. 6, p. 565, 2015.

SANCHEZ-GONZALEZ, Ma Esther *et al.* Effect of pH and carbon source on phosphate solubilization by bacterial strains in Pikovskaya medium. **Microorganisms**, v. 11, n. 1, p. 49, 2022.

SANTOS, H. G. *et al.* Sistema brasileiro de classificação de solos. 5. ed. Brasília: Embrapa, 2018.

SILVA FILHO, Germano Nunes; VIDOR, Caio. Solubilização de fosfatos por microrganismos na presença de fontes de carbono. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 24, p. 311–319, 2000.

SILVA, Elane Bezerra da *et al.* Current knowledge of carnauba plant (*Copernicia prunifera*): current stage, trends, and future perspectives. **Environments**, v. 12, n. 11, p. 437, 2025.

SPAEPEN, Stijn; VANDERLEYDEN, Jos; REMANS, Roseline. Indole-3-acetic acid in microbial and microorganism–plant signaling. **FEMS Microbiology Reviews**, v. 31, n. 4, p. 425–448, 2007.

TORTORA, Gerard J.; CASE, Christine L.; FUNKE, Berdell R. **Microbiologia**. 12. ed. Porto Alegre: Artmed, 2016.

TRIVEDI, Pankaj *et al.* Plant–microbiome interactions: from community assembly to plant health. **Nature Reviews Microbiology**, v. 18, n. 11, p. 607–621, 2020.

VORHOLT, Julia A. Microbial life in the phyllosphere. **Nature Reviews Microbiology**, v. 10, n. 12, p. 828–840, 2012.

WOOD, Peter J.; FULCHER, R. G. Specific interaction of aniline blue with (1→3)-β-D-glucan. **Carbohydrate Polymers**, v. 4, n. 1, p. 49–72, 1984.

7 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Esta tese contribui de forma pioneira para o entendimento da ecologia microbiana e do funcionamento biogeoquímico de solos sob carnaubais (*Copernicia prunifera*) no semiárido brasileiro, preenchendo uma lacuna estratégica identificada na literatura científica. A análise bibliométrica inicial confirmou que, embora a produção científica sobre a carnaúba tenha crescido expressivamente a partir de 2014, COM estudos centralizados nas propriedades físicas e químicas da cera, a sua integração às ciências do solo ainda era incipiente. Os achados experimentais deste trabalho avançam além do estado da arte, revelando que o manejo de extração de folhas e o regime hídrico do solo atuam como fatores determinantes e interdependentes na modulação da atividade microbiana, da estrutura das comunidades bacterianas e do potencial funcional de microrganismos nesses ecossistemas.

De forma geral, os efeitos desses fatores foram dependentes do atributo avaliado, evidenciando respostas complexas dos processos bioquímicos, ecológicos e funcionais do solo sob as condições edafoclimáticas do semiárido. A atividade enzimática e os teores de carbono revelaram que o regime hídrico exerce um forte controle sobre os processos relacionados à ciclagem de nutrientes. O alagamento sazonal reduziu significativamente o carbono orgânico total e a atividade de enzimas associadas aos ciclos do carbono e do fósforo (β -glicosidase, arilsulfatase e fosfatase ácida), evidenciando que a saturação hídrica pode limitar o acúmulo de C e a atividade microbiana no solo, além de demonstrar a elevada sensibilidade do sistema às variações hidrológicas. Por outro lado, a atividade da urease foi favorecida em condições de alagamento, indicando mudanças marcantes nos processos de transformação do nitrogênio sob maior saturação hídrica. Diante desse dinamismo, o manejo de extração de folhas mostrou-se capaz de atenuar parte dos impactos do alagamento, reduzindo a variabilidade de indicadores como a estequiometria enzimática, especialmente na relação C:P.

A análise dos vetores ecológicos indicou alterações nas limitações nutricionais microbianas, sugerindo que as áreas manejadas apresentam uma maior estabilidade funcional, onde o aporte de biomassa residual modula a oferta de substratos e equilibra a demanda por recursos.

Essa complexidade também se refletiu na estrutura da comunidade bacteriana, que foi significativamente influenciada pelos filtros ambientais avaliados, com alterações profundas na diversidade alfa e beta, bem como na composição taxonômica. De modo geral, o manejo extrativista favoreceu o enriquecimento de grupos microbianos associados a uma

maior capacidade de adaptação e decomposição, enquanto as áreas preservadas e não alagadas apresentaram maior abundância de grupos oligotróficos, sustentando microbiomas originalmente mais ricos e complexos.

As análises funcionais preditas indicaram que o regime hídrico desempenha um papel central na definição dos perfis metabólicos, promovendo a ocorrência de processos anaeróbios e heterotróficos nas áreas alagadas. Além disso, as redes de coocorrência e a distribuição de grupos generalistas e especialistas reforçaram que o manejo e o regime hídrico afetam diretamente a organização ecológica e a conectividade das comunidades microbianas, com implicações diretas para a estabilidade e a resiliência dos sistemas frente às pressões antrópicas e às mudanças climáticas.

No que se refere ao potencial funcional da bacteriota cultivável, verificou-se que as raízes e o solo rizosférico constituem os principais hotspots microbiológicos e reservatórios de microrganismos com elevado potencial biotecnológico. Esses compartimentos concentraram maior abundância bacteriana e maior intensidade de características essenciais para a promoção do crescimento vegetal, tais como a fixação biológica de nitrogênio (particularmente favorecida pelo alagamento sazonal), a produção de ácido indolacético (AIA) e a síntese de exopolissacarídeos (EPS). Embora a maioria dos isolados tenha apresentado baixa capacidade de solubilização de fósforo e potássio, microrganismos específicos destacaram-se com elevado potencial funcional, despontando como candidatos promissores para aplicações futuras voltadas à ciclagem de nutrientes e ao incremento da tolerância das plantas a estresses abióticos.

De maneira integrada, os resultados desta tese indicam que o manejo de extração de folhas de carnaúba, quando associado às condições naturais de variação hídrica, não é capaz de comprometer a funcionalidade microbiana dos carnaubais e pode, em alguns casos, contribuir para a estabilidade de processos ecológicos do solo. No entanto, o alagamento sazonal exerce a influência mais pronunciada sobre os atributos microbiológicos, moldando a dinâmica temporal do ecossistema.

Do ponto de vista prático, essas descobertas fornecem subsídios essenciais para a sustentabilidade do extrativismo. A constatação de que o manejo preserva a funcionalidade do solo valida a viabilidade ecológica da atividade, enquanto a identificação dos impactos do alagamento orienta a necessidade de um planejamento ambiental que respeite os pulsos hídricos da região. Além disso, a prospecção de bactérias nativas multifuncionais abre perspectivas inovadoras para o desenvolvimento de bioinsumos adaptados ao semiárido. Este trabalho estabelece, assim, as bases conceituais para investigações futuras envolvendo a

identificação taxonômica mais complexa, estudos moleculares avançados e ensaios em condições de campo, consolidando a ecologia microbiana como ferramenta indispensável para a conservação e valorização biotecnológica dos carnaubais.

REFERÊNCIAS

- ABAY, P. *et al.* Soil extracellular enzyme stoichiometry reveals the nutrient limitations in soil microbial metabolism under different carbon input manipulations. **Science of the Total Environment**, [s. l.], v. 913, p. 169793, 2024.
- ACOSTA-MARTÍNEZ, Verónica *et al.* Enzyme activities as affected by solo properties and land use in a tropical watershed. **Applied Soil Ecology**, [s. l.], v. 35, n. 1, p. 35–45, 2007.
- AISLABIE, J.; DESLIPPE, J. R.; DYMOND, J. Solo microbes and their contribution to solo services. In: **Ecosystem services in New Zealand: conditions and trends**. Lincoln: Manaaki Whenua Press, 2013. p. 143–161.
- ALLISON, S. D.; MARTINY, J. B. Resistance, resilience, and redundancy in microbial communities. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [s. l.], v. 105, supl. 1, p. 11512–11519, 2008.
- ALMEIDA, F. P.; SILVA, J. A.; SANTOS, M. G. Biogeochemical cycling in terrestrial ecosystems of the Caatinga biome. **Brazilian Journal of Biology**, [s. l.], v. 72, n. 3, p. 643–653, 2012.
- ALMEIDA, J. A. S. *et al.* Use, perception, and local management of *Copernicia prunifera* (Miller) H. E. Moore in rural communities in the Brazilian Savanna. **Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine**, [s. l.], v. 17, n. 1, p. 16, 2021.
- AMARAL, R. V. **O manejo extrativista influencia a dinâmica do carbono e nutrientes em carnaubais nativos?** 2023. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2023.
- ANSARI, J. *et al.* Bacterial community diversity for three selected land use systems as affected by soil moisture regime. **Applied Soil Ecology**, [s. l.], v. 192, p. 105100, 2023.
- ARAÚJO, W. L. *et al.* Manual: isolamento de microrganismos endofíticos. Piracicaba: CALQ, 2002.
- ARRUDA, G. M. T.; CALBO, M. E. R. Efeitos da inundação no crescimento, trocas gasosas e porosidade radicular da carnaúba (*Copernicia prunifera* (Mill.) H. E. Moore). **Acta Botanica Brasilica**, [s. l.], v. 18, p. 219–224, 2004.
- ASSOCIAÇÃO CAATINGA. **Cadeia produtiva da carnaúba: manual de boas práticas**. Fortaleza: Associação Caatinga, 2019.
- BADDAM, R. *et al.* Activity of soil enzymes in constructed wetlands treated with swine wastewater. **Ecological Engineering**, [s. l.], v. 91, p. 24–30, 2016.
- BALDANI, J. I. *et al.* How efficient are bacteria in promoting plant growth? **Plant and Soil**, v. 356, p. 1–22, 2014.
- BANERJEE, S.; SCHLAEPPI, K.; VAN DER HEIJDEN, M. G. Keystone taxa as drivers of

microbiome structure and functioning. **Nature Reviews Microbiology**, [s. l.], v. 16, n. 9, p. 567–576, 2018.

BARBERÁN, A. *et al.* Using network analysis to explore co-occurrence patterns in soil microbial communities. **The ISME Journal**, [s. l.], v. 6, n. 2, p. 343–351, 2012.

BARBOSA, F. L. A. *et al.* Potential of biochar to restore microbial biomass and enzymatic activity in a highly degraded semi-arid soil. **Scientific Reports**, [s. l.], v. 14, n. 1, p. 26065, 2024.

BARNEZE, Arlete S. *et al.* Plant communities can attenuate flooding induced N₂O fluxes by altering nitrogen cycling microbial communities and plant nitrogen uptake. **Soil Biology and Biochemistry**, [s. l.], v. 185, p. 109142, 2023.

BAS, T. G.; SÁEZ, M. L.; SÁEZ, N. Sustainable development versus extractivist deforestation in tropical, subtropical, and boreal forest ecosystems: repercussions and controversies about the mother tree and the mycorrhizal network hypothesis. **Plants**, [s. l.], v. 13, n. 9, p. 1231, 2024.

BASTIAN, M.; HEYMANN, S.; JACOMY, M. Gephi: an open source software for exploring and manipulating networks. *In: Proceedings of the International AAAI Conference on Web and Social Media*, [s. l.], v. 3, n. 1, p. 361–362, 2009.

BERENDSEN, R. L.; PIETERSE, C.M. J.; BAKKER, P. A. H. M. The rhizosphere microbiome and plant health. **Trends in Plant Science**, [s. l.], v. 17, n. 8, p. 478–486, 2012.

BERG, B. Decomposition patterns for foliar litter: a theory for influencing factors. **Soil Biology and Biochemistry**, [s. l.], v. 78, p. 222–232, 2014.

BERGSTROM, D. W. *et al.* Spatial dependence of soil enzyme activities along a slope. **Soil Science Society of America Journal**, [s. l.], v. 62, n. 5, p. 1302–1308, 1998.

BERRAQUERO, F. R.; BAYA, A. M.; CORMENZANA, A. R. Establecimiento de índices para el estudio de la solubilización de fosfatos por bacterias del suelo. **Ars Pharmaceutica**, [s. l.], v. 17, n. 4, p. 399–406, 1976.

BHATTACHARYYA, P. N.; JHA, D. K. Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): emergence in agriculture. **World Journal of Microbiology and Biotechnology**, [s. l.], v. 28, n. 4, p. 1327–1350, 2012.

BILLAH, Motsim *et al.* Phosphorus and phosphate solubilizing bacteria: keys for sustainable agriculture. **Geomicrobiology Journal**, [s. l.], v. 36, n. 10, p. 904–916, 2019.

BLAKE, A. I.; CO, E. D.; MARANGONI, A. G. Structure and physical properties of plant wax crystal networks and their relationship to oil binding capacity. **Journal of the American Oil Chemists' Society**, [s. l.], v. 91, n. 6, p. 885–903, 2014.

BONILLA-BEDOYA, S. *et al.* Mapping 50 years of contribution to the development of biological indicators of soil quality. **Ecological Indicators**, [s. l.], v. 148, p. 110091, 2023.

BRADY, Nyle C.; WEIL, Ray R. **The nature and properties of solos**. Upper Saddle River: Prentice Hall, 2008.

BREWER, T. E. *et al.* Genome reduction in an abundant and ubiquitous soil bacterium “*Candidatus Udaeobacter copiosus*”. **Nature Microbiology**, [s. l.], v. 2, n. 2, p. 1–7, 2016.

BRIC, J. M.; BOSTOCK, R. M.; SILVERSTONE, S. E. Rapid in situ assay for indoleacetic acid production by bacteria immobilized on a nitrocellulose membrane. **Applied and Environmental Microbiology**, [s. l.], v. 57, n. 2, p. 535–538, 1991.

BUCKLEY, D. H. *et al.* Diversity of Planctomycetes in soil in relation to soil history and environmental heterogeneity. **Applied and Environmental Microbiology**, [s. l.], v. 72, n. 7, p. 4522–4531, 2006.

BUKAR, U. A.; SAYEED, M. S.; RAZAK, S. F. A.; YOGARAYAN, S.; AMODU, O. A.; MAHMOOD, R. A. R. A method for analyzing text using VOSviewer. **MethodsX**, [s. l.], v. 11, p. 102339, 2023.

BULGARELLI, Davide *et al.* Structure and functions of the bacterial microbiota of plants. **Annual Review of Plant Biology**, [s. l.], v. 64, p. 807–838, 2013.

BURNS, R. G. *et al.* Soil enzymes in a changing environment: current knowledge and future directions. **Soil Biology & Biochemistry**, [s. l.], v. 58, p. 216–234, 2013.

CALDWELL, Bruce A. **Enzyme activities as a component of solo biodiversity**: a review. *Pedobiologia*, [s. l.], v. 49, n. 6, p. 637–644, 2005.

CALLAHAN, B. J. *et al.* DADA2: high-resolution sample inference from Illumina amplicon data. **Nature Methods**, [s. l.], v. 13, n. 7, p. 581–583, 2016.

CANFORA, L.; COSTA, C.; PALLOTTINO, F.; MOCALI, S. Trends in soil microbial inoculants research: a science mapping approach to unravel strengths and weaknesses of their application. **Agriculture**, [s. l.], v. 11, n. 2, p. 158, 2021.

CAPORASO, J. Gregory *et al.* Ultra-high-throughput microbial community analysis on the Illumina HiSeq and MiSeq platforms. **The ISME Journal**, [s. l.], v. 6, n. 8, p. 1621–1624, 2012.

CARVALHO, J. N. F.; GOMES, J. M. A. Pobreza, emprego e renda na economia da carnaúba. **Revista Econômica do Nordeste**, [s. l.], v. 40, n. 2, p. 361–378, 2009.

CEARÁ. Decreto nº 27.413, de 30 de março de 2004. Dispõe sobre a instituição da carnaúba (*Copernicia prunifera*) como árvore símbolo do Estado do Ceará e dá outras providências. Diário Oficial do Estado do Ceará, Fortaleza, 2 abr. 2004.

CHAGAS JUNIOR, A. F. Características agronômicas e ecológicas de rizóbios isolados de solos ácidos e de baixa fertilidade da Amazônia. 2007. Tese (Doutorado) – Instituição não informada, 2007.

CHAUHAN, P. *et al.* Solo microbiome: diversity, benefits and interactions with plants.

Sustainability, [s. l.], v. 15, n. 19, p. 14643, 2023.

CHAZDON, R. L. *et al.* A novel statistical method for classifying habitat generalists and specialists. **Ecology**, [s. l.], v. 92, n. 6, p. 1332–1343, 2011.

CHEN, J.; HEILING, M.; RESCH, C.; MBAYE, M.; GRUBER, R.; DERCON, G. Does maize and legume crop residue mulch matter in soil organic carbon sequestration? **Agriculture, Ecosystems & Environment**, [s. l.], v. 265, p. 123–131, 2018.

CHEN, X. *et al.* Organic fertilizers increase microbial community diversity and stability slowing down the transformation process of nutrient cycling. **Environmental Microbiome**, [s. l.], v. 20, n. 1, p. 130, 2025.

CHEN, Y. *et al.* Whole-soil warming leads to substantial soil carbon emission in an alpine grassland. **Nature Communications**, [s. l.], v. 15, n. 1, p. 4489, 2024.

CHERUBIN, M. R. *et al.* Exploring soil health research in Brazil: challenges, opportunities, and national priorities. **Land Use Policy**, [s. l.], v. 157, p. 107677, 2025.

CHIUMARELLI, M.; HUBINGER, M. D. Evaluation of edible films and coatings formulated with cassava starch, glycerol, carnauba wax and stearic acid. **Food Hydrocolloids**, [s. l.], v. 38, p. 20–27, 2014.

CHIUMARELLI, M.; HUBINGER, M. D. Stability, solubility, mechanical and barrier properties of cassava starch–carnauba wax edible coatings to preserve fresh-cut apples. **Food Hydrocolloids**, [s. l.], v. 28, n. 1, p. 59–67, 2012.

CHONG, J. *et al.* Using MicrobiomeAnalyst for comprehensive statistical, functional, and meta-analysis of microbiome data. **Nature Protocols**, [s. l.], v. 15, n. 3, p. 799–821, 2020.

CHOUHAN, D. K.; JAISWAL, D. K.; GAURAV, A. K.; MUKHERJEE, A.; VERMA, J. P. PGPM as a potential bioinoculant to enhance crop productivity in sustainable agriculture. *In*: RAKSHIT, A.; MEENA, V. S.; SINGH, H. B.; SINGH, A. K. (ed.). **Biofertilizers**. [s. l.]: Springer, 2021. p. 221–237.

CLARK, J. M.; LANE, S. N.; CHAPMAN, P. J.; ADAMSON, J. K. Link between DOC in near-surface peat and stream water in an upland catchment. **Science of the Total Environment**, [s. l.], v. 404, p. 308–315, 2008.

COLLINS, S. L. *et al.* Pulse dynamics and microbial processes in aridland ecosystems. **Journal of Ecology**, [s. l.], v. 96, n. 3, p. 413–420, 2008.

COMPANT, S. *et al.* Harnessing the plant microbiome for sustainable crop production. **Nature Reviews Microbiology**, [s. l.], v. 23, n. 1, p. 9–23, 2025.

CONRAD, R. Microbial ecology of methanogens and methanotrophs. **Advances in Agronomy**, [s. l.], v. 96, p. 1–63, 2007.

COSTA, O. Y. A.; RAAIJMAKERS, J. M.; KURAMAE, E. E. Microbial extracellular polymeric substances: ecological function and impact on soil aggregation. **Frontiers in**

Microbiology, [s. l.], v. 9, p. 1636, 2018.

COSTA, R. M. *et al.* Seasonal responses of solo microbial biomass C and enzymatic activity comparing no-tillage and integrated crop-livestock systems. **European Journal of Soil Biology**, [s. l.], v. 121, p. 103628, 2024.

COSTA, V. L. S.; GOMES, J. M. A. Crédito e conservação ambiental no extrativismo da carnaúba (*Copernicia prunifera* (Mill.) H. E. Moore) no nordeste brasileiro no período de 2007 a 2012. **Interações (Campo Grande)**, Campo Grande, v. 17, p. 4–14, 2016.

COTRUFO, M. F.; LAVALLEE, J. M. Solo organic matter formation, persistence, and functioning: a synthesis of current understanding to inform its conservation and regeneration. **Advances in Agronomy**, [s. l.], v. 172, p. 1–66, 2022.

CSOTONYI, J. T. *et al.* A new environment for aerobic anoxygenic phototrophic bacteria: biological soil crusts. **Environmental Microbiology Reports**, [s. l.], v. 2, n. 5, p. 651–656, 2010.

DARWISH, S. F.; ASFOUR, H. A. E. Investigation of biofilm forming ability in *Staphylococci* causing bovine mastitis using phenotypic and genotypic assays. **The Scientific World Journal**, [s. l.], v. 2013, p. 378492, 2013.

DAS, A. K. *et al.* The impact of flooding on soil microbial communities and their functions: a review. **Stresses**, [s. l.], v. 5, n. 2, p. 30, 2025.

DASSANAYAKE, L. S. K.; KODALI, D. R.; UENO, S.; SATO, K. Physical properties of rice bran wax in bulk and organogels. **Journal of the American Oil Chemists' Society**, [s. l.], v. 86, p. 1163–1173, 2009.

DAUNORAS, J.; KAČERGIUS, A.; GUDIUKAITĖ, R. Role of solo microbiota enzymes in solo health and activity changes depending on climate change and the type of solo ecosystem. **Biology**, [s. l.], v. 13, n. 2, p. 85, 2024.

DELGADO-BAQUERIZO, M. *et al.* A global atlas of the dominant bacteria found in soil. **Science**, [s. l.], v. 359, n. 6373, p. 320–325, 2018.

DEVI, L. S.; KALITA, S.; MUKHERJEE, A.; KUMAR, S. Carnauba wax-based composite films and coatings: recent advancement in prolonging postharvest shelf-life of fruits and vegetables. **Trends in Food Science & Technology**, [s. l.], v. 129, p. 296–305, 2022.

DEVI, L. S. *et al.* Carnauba wax-based composite films and coatings: recent advancement in prolonging postharvest shelf-life of fruits and vegetables. **Trends in Food Science & Technology**, [s. l.], v. 129, p. 296–305, 2022.

DEY, Gobinda *et al.* Management of phosphorus in salinity-stressed agriculture for sustainable crop production by salt-tolerant phosphate-solubilizing bacteria: a review. **Agronomy**, [s. l.], v. 11, n. 8, p. 1552, 2021.

DIAS, J. C. P. Epidemiologia. *In: Trypanosoma cruzi e Doença de Chagas*. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2000. p. 48–74.

DICK, R. P.; BREAKWELL, D. P.; TURCO, R. F. Soil enzyme activities and biodiversity measurements as integrative microbiological indicators. In: DICK, R. P. (ed.). **Methods of soil enzymology**. Madison: Soil Science Society of America, 2011. p. 247–271.

DING, X.; YANG, Z. Knowledge mapping of platform research: a visual analysis using VOSviewer and CiteSpace. **Electronic Commerce Research**, [s. l.], p. 1–23, 2022.

DOAN, C. D.; VAN DE WALLE, D.; DEWETTINCK, K.; PATEL, A. R. Evaluating the oil-gelling properties of natural waxes in rice bran oil. **Journal of the American Oil Chemists' Society**, [s. l.], v. 92, p. 801–811, 2015.

DÖBEREINER, Johanna. Isolation and identification of root associated diazotrophs. In: SKINNER, F. A.; BODDEY, R. M.; FENDRIK, I. (ed.). **Nitrogen fixation with non-legumes**. Dordrecht: Springer, 1989. p. 103–108.

DÖBEREINER, Johanna; BALDANI, V. L. D.; BALDANI, J. I. **Endophytic diazotrophs in grasses and cereals**. Dordrecht: Springer, 1995.

DODD, I. C. *et al.* Rhizobacterial mediation of plant hormone status. **Annals of Applied Biology**, [s. l.], v. 157, n. 3, p. 361–379, 2010.

DONAGEMMA, G. K.; VIANA, J. H. M.; ALMEIDA, B. G. de; RUIZ, H. A.; KLEIN, V. A.; DECHEN, S. C. F.; FERNANDES, R. B. A. **Manual de métodos de análise de solo**. 3. ed. rev. e ampl. Brasília, DF: Embrapa, 2017. 573 p.

DONG, H. *et al.* Responses of soil microbial biomass carbon and dissolved organic carbon to drying–rewetting cycles: a meta-analysis. **Catena**, [s. l.], v. 207, p. 105610, 2021.

DONTHU, N.; KUMAR, S.; MUKHERJEE, D.; PANDEY, N.; LIM, W. How to conduct a bibliometric analysis. **Journal of Business Research**, [s. l.], v. 133, p. 285–296, 2021.

DUAN, X. *et al.* Effects of extreme flooding on solo characteristics, solo enzyme activity, and microbial structure in Shengjin Lake. **Water**, [s. l.], v. 17, n. 12, p. 1789, 2025.

EGAMBERDIEVA, D. *et al.* Interactive effects of nutrients and Bradyrhizobium japonicum on growth and root architecture of soybean (Glycine max L.). **Frontiers in Microbiology**, [s. l.], v. 9, p. 1000, 2018.

ETESAMI, H.; EMAMI, S.; ALIKHANI, H. A. Potassium solubilizing bacteria (KSB): mechanisms, promotion of plant growth, and future prospects: a review. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, [s. l.], v. 17, n. 4, p. 897–911, 2017.

FEDERATION OF INDUSTRIES OF THE STATE OF CEARÁ (FIEC). Setorial em comex: cera de carnaúba. Fortaleza, 2019.

FERREIRA, C. S.; NUNES, J. A. R.; GOMES, R. L. F. Manejo de corte das folhas de *Copernicia prunifera* (Miller) H. E. Moore no Piauí. **Revista Caatinga**, [s. l.], v. 26, n. 2, p. 25–30, 2013.

FERREIRA, K. B.; SOUZA, A. M. B.; MUNIZ, A. C. C.; PIVETTA, K. F. L. Germinação de sementes de palmeiras sob períodos de reidratação. **Ornamental Horticulture**, [s. l.], v. 27, p. 446–452, 2021.

FERRIS, H.; VENETTE, R. C.; SCOW, K. M. Solo management to enhance bacterivore and fungivore nematode populations and their nitrogen mineralisation function. **Applied Soil Ecology**, [s. l.], v. 25, n. 1, p. 19–35, 2004.

FIERER, N. Embracing the unknown: disentangling the complexities of the soil microbiome. **Nature Reviews Microbiology**, [s. l.], v. 15, n. 10, p. 579–590, 2017.

FIERER, N.; BRADFORD, M. A.; JACKSON, R. B. Toward an ecological classification of soil bacteria. **Ecology**, [s. l.], v. 88, n. 6, p. 1354–1364, 2007.

FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS. World reference base for soil resources 2022. Rome: FAO, 2022.

FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION. Codex Alimentarius: general standard for food additives. 1995.

FOOD AND DRUGS ADMINISTRATION. Federal Food, Drug, and Cosmetic Act. 1983.

FOREZI, L. S. M.; HÜTHER, C. M.; FERREIRA, P. G.; et al. Aqui tem Química: Parte V. Ceras naturais. **Revista Virtual de Química**, [s. l.], v. 14, n. 5, 2022.

FOX, J. *et al.* **Package ‘car’**. Vienna: R foundation for statistical computing, v. 16, n. 332, p. 333, 2012.

FREITAS, C. A. S.; SOUSA, P. H. M.; SOARES, D. J. Carnauba wax uses in food: a review. **Food Chemistry**, [s. l.], v. 291, p. 38–48, 2019.

FREITAS, F. M. M. **Atividade enzimática do solo em sistemas de manejo da Carnaúba (*Copernicia prunifera*) no bioma Caatinga**. 2023. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Agronomia) – Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2023.

FRIEDMAN, J.; ALM, E. J. Inferring correlation networks from genomic survey data. **PLoS Computational Biology**, [s. l.], v. 8, n. 9, p. e1002687, 2012.

GALPERIN, M. Y. Genome diversity of spore-forming Firmicutes. In: DRIKS, A.; EICHENBERGER, P. (ed.). **The bacterial spore: from molecules to systems**. Washington, DC: ASM Press, 2016. p. 1–18.

GALUS, S.; KADZIŃSKA, J. Food applications of emulsion-based edible films and coatings. **Trends in Food Science & Technology**, [s. l.], v. 45, n. 2, p. 273–283, 2015.

GAO, H. *et al.* Effects of litter input on soil enzyme activities and their stoichiometric ratios in sandy soil. **Agronomy**, [s. l.], v. 15, n. 5, p. 1152, 2025.

GARSSSEN, A. G. *et al.* Effects of increased flooding on riparian vegetation: field experiments

simulating climate change along five European lowland streams. **Global Change Biology**, [s. l.], v. 23, n. 8, p. 3052–3063, 2017.

GLICK, B. R. Plant growth-promoting bacteria: mechanisms and applications. **Scientifica**, [s. l.], v. 2012, p. 963401, 2012.

GOMES, J. A. F. *et al.* Resíduo agroindustrial da carnaúba como fonte de volumoso para a terminação de ovinos. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, [s. l.], v. 44, p. 58–67, 2009.

GOMES, R. L. F.; NASCIMENTO, I. B. A cadeia produtiva da carnaúba no Nordeste brasileiro. **Revista Econômica do Nordeste**, [s. l.], v. 37, n. 3, p. 353–370, 2006.

GONÇALVES, F.; AXIMOFF, I.; RESENDE, A. S.; CHAER, G. M. Effect of carnaúba bagana mulching. **Floresta e Ambiente**, [s. l.], v. 30, 2023.

GONÇALVES, M. P. M.; SILVA, M. I. O.; GRUGIK, M. A.; FELICIANO, A. L. P.; SILVA, L. B. Substratos alternativos na produção de mudas de *Harpalyce brasiliana* Benth. **Oecologia Australis**, [s. l.], v. 23, n. 3, p. 464–472, 2019.

GU, C. *et al.* Soil enzyme activity in soils subjected to flooding and effects on nitrogen and phosphorus uptake by oilseed rape. **Frontiers in Plant Science**, [s. l.], v. 10, p. 368, 2019.

GUIMARÃES, P. P.; BOTREL, R. T.; NOGUEIRA, N. W.; CASTRO, V. D.; AGUIAR, G. D.; CARMO, F. D. A. Produtos florestais não madeireiros do nordeste brasileiro: carnaúba. **Nativa**, Sinop, [s. l.], v. 6, n. 2, p. 213–218, 2018.

GUO, R. *et al.* Soil nutrients drive changes in the structure and functions of soil bacterial communities in a restored forest soil chronosequence. **Applied Soil Ecology**, [s. l.], v. 195, p. 105247, 2024.

HARA, F. A. S.; OLIVEIRA, L. A. Características fisiológicas e ecológicas de isolados de rizóbios oriundos de solos ácidos e álcos de Presidente Figueiredo, Amazonas. **Acta Amazonica**, [s. l.], v. 34, n. 3, p. 343–357, 2004.

HARTMANN, A.; SINGH, Mahavir; KLINGMÜLLER, W. Isolation and characterization of *Azospirillum* mutants excreting high amounts of indoleacetic acid. **Canadian Journal of Microbiology**, Canadá, v. 29, n. 8, p. 916–923, 1983.

HARTMANN, M. *et al.* Distinct soil microbial diversity under long-term organic and conventional farming. **The ISME Journal**, [s. l.], v. 9, p. 1177–1194, 2015.

HARTMANN, M.; SIX, J. Solo structure and microbiome functions in agroecosystems. **Nature Reviews Earth & Environment**, [s. l.], v. 4, n. 1, p. 4–18, 2023.

HASAN, H. A. H. Ureolytic microorganisms and soil fertility: a review. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, [s. l.], v. 31, n. 15–16, p. 2565–2589, 2000.

HAYAT, Rifat *et al.* Solo beneficial bacteria and their role in plant growth promotion: a review. **Annals of Microbiology**, [s. l.], v. 60, n. 4, p. 579–598, 2010.

HEREDIA - GUERRERO, José A. et al. All - natural sustainable packaging materials inspired by plant cuticles. **Advanced Sustainable Systems**, [s. l.], v. 1, n. 1-2, p. 1600024, 2017.

HIERA, M. D.; LIMA JÚNIOR, A. F.; ZANELLA, M. E. Tendência da precipitação no estado do Ceará. **Revista Brasileira de Climatologia**, [s. l.], v. 24, p. 1–22, 2019.

HIRSCH, P. R.; MAUCLINE, T. H.; CLARK, I. M. Culture-independent molecular techniques for solo microbial ecology. **Soil Biology and Biochemistry**, [s. l.], v. 42, n. 6, p. 878–887, 2010.

HOLANDA, S. J.; ARAÚJO, F. S.; GALLÃO, M. I.; MEDEIROS FILHO, S. Impacto da salinidade no desenvolvimento e crescimento de mudas de *Copernicia prunifera* (Miller) H. E. Moore. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Brasil, v. 15, p. 47–52, 2011.

HUNGRIA, M.; NOGUEIRA, M. A.; ARAUJO, R. S. Soybean seed co-inoculation with *Bradyrhizobium* spp. and *Azospirillum brasilense*: a new biotechnological tool to improve yield and sustainability. **American Journal of Plant Sciences**, [s. l.], v. 6, n. 6, p. 811–817, 2015.

INKOTTE, Jonas et al. Métodos de avaliação da ciclagem de nutrientes no bioma Cerrado: uma revisão sistemática. **Ciência florestal**, [s. l.], v. 29, n. 2, p. 988-1003, 2019.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA (IBGE). Produção da extração vegetal e da silvicultura 2021. Brasília: IBGE, 2021. Disponível em: https://biblioteca.ibge.gov.br/visualizacao/periodicos/74/pevs_2021_v36_informativo.pdf. Acesso em: 28 ago. 2023.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA (IBGE). **Produção da extração vegetal e da silvicultura 2021**. Brasília: IBGE, 2021. Disponível em: https://biblioteca.ibge.gov.br/visualizacao/periodicos/74/pevs_2021_v36_informativo.pdf. Acesso em: 28 ago. 2023.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA (IBGE). **Produção da extração vegetal e da silvicultura 2023**. Brasília: IBGE, 2024. Disponível em: <https://www.ibge.gov.br/estatisticas/economicas/agricultura-e-pecuaria/9105-producao-da-extracao-vegetal-e-da-silvicultura.html>. Acesso em: 7 set. 2024.

INSTITUTO DE PESQUISA E ESTRATÉGIA ECONÔMICA DO CEARÁ (IPECE). Perfil municipal. Fortaleza: IPECE, 2017.

JACQUES, Callegari; SIDIA, M. Bioestatística: princípios e aplicações. In: **Bioestatística: princípios e aplicações**. [s. l.: s. n.], 2003. p. 255.

JANDA, J. Michael; ABBOTT, Sharon L. 16S rRNA gene sequencing for bacterial identification in the diagnostic laboratory: pluses, perils, and pitfalls. **Journal of Clinical Microbiology**, [s. l.], v. 45, n. 9, p. 2761–2764, 2007.

JANSSEN, P. H. Identifying the dominant soil bacterial taxa in libraries of 16S rRNA and 16S

rRNA genes. **Applied and Environmental Microbiology**, [s. l.], v. 72, n. 3, p. 1719–1728, 2006.

JETTER, R.; KUNST, L. Plant surface lipid biosynthetic pathways and their utility for metabolic engineering of waxes and hydrocarbon biofuels. **The Plant Journal**, [s. l.], v. 54, n. 4, p. 670–683, 2008.

JIANG, H. *et al.* Seasonal dynamics of soil microbiome in response to dry–wet alternation along the Jinsha River Dry-hot Valley. **BMC Microbiology**, [s. l.], v. 24, n. 1, p. 496, 2024.

JIANG, W. *et al.* Water content alters soil organic carbon metabolism via microbial traits in Tibetan alpine peatlands. **Scientific Reports**, [s. l.], v. 15, n. 1, p. 27793, 2025.

JIAO, H. *et al.* Contrasting effects of above- and belowground litter inputs in shaping the solo microbiome worldwide. **Plant and Solo**, [s. l.], v. 515, p. 363–375, 2025.

JOLLIFFE, Ian T. Principal components in regression analysis. *In: Principal component analysis*. New York, NY: Springer New York, 1986. p. 129–155.

KANDELER, E.; GERBER, H. Short-term assay of soil urease activity. **Biology and Fertility of Soils**, [s. l.], v. 6, n. 1, p. 68–72, 1988.

KASSAMBARA, Alboukadel. Package ‘rstatix’. **R topics documented**, [s. l.: s. n.], 2020.

KATOH, K.; STANDLEY, D. M. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. **Molecular Biology and Evolution**, [s. l.], v. 30, n. 4, p. 772–780, 2013.

KHERADMANDNIA, Soheila *et al.* Preparation and characterization of ketoprofen-loaded solid lipid nanoparticles made from beeswax and carnauba wax. **Nanomedicine: Nanotechnology, Biology and medicine**, [s. l.], v. 6, n. 6, p. 753–759, 2010.

KIELAK, A. M. *et al.* The ecology of Acidobacteria: moving beyond genes and genomes. **Frontiers in Microbiology**, [s. l.], v. 7, p. 744, 2016.

KNIGHT, Rob *et al.* Best practices for analysing microbiomes. **Nature Reviews Microbiology**, [s. l.], v. 16, n. 7, p. 410–422, 2018.

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

LACERDA, V. S. R. B removal with activated carbons obtained from lignocellulosic waste. **Journal of environmental management**, [s. l.], v. 155, p. 67–76, 2015.

LACERDA-JÚNIOR, G. V. *et al.* Land use and seasonal effects on the soil microbiome of a Brazilian dry forest. **Frontiers in Microbiology**, [s. l.], v. 10, p. 648, 2019.

LAL, R. Restoring solo quality to mitigate solo degradation. **Sustainability**, [s. l.], v. 7, n. 5, p. 5875–5895, 2015.

LANGILLE, M. G. I. *et al.* Predictive functional profiling of microbial communities using 16S rRNA marker gene sequences. **Nature Biotechnology**, [s. l.], v. 31, n. 9, p. 814–821, 2013.

LEAL, I. R. *et al.* Changing the course of biodiversity conservation in the Caatinga of northeastern Brazil. **Conservation Biology**, [s. l.], v. 19, n. 3, p. 701–706, 2005

LI, X. *et al.* Shifts in bacterial community composition increase with depth in three soil types from paddy fields in China. **Pedobiologia**, [s. l.], v. 77, p. 150589, 2019.

LI, X.; SARAH, P. Arylsulfatase activity of soil microbial biomass along a Mediterranean–arid transect. **Soil Biology & Biochemistry**, [s. l.], v. 35, n. 7, p. 925–934, 2003.

LIMA, A. Y. V. *et al.* Mapping soil health research in the Brazilian Semiarid region: A bibliometric approach. **Experimental Agriculture**, [s. l.], v. 60, p. e29, 2024.

LIU, C.; CUI, Y.; LI, X.; YAO, M. Microeco: an R package for data mining in microbial community ecology. **FEMS Microbiology Ecology**, [s. l.], v. 97, n. 2, p. fiae255, 2021.

LIU, Lei *et al.* Balanced phosphorus fertilization enhances soil bacterial network complexity to maintain multifunctionality and plant production in dryland agricultural systems. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, [s. l.], v. 356, p. 108647, 2023.

LOGAN, W. B. **Dirt: the ecstatic skin of the earth**. New York: Riverhead Books, 1995.

LORENZI, H.; SOUZA, H. M.; COSTA, J. T. M.; SIQUEIRA, L. S. C.; VON BREHR, N. **Palmeiras no Brasil: nativas e exóticas**. Nova Odessa: Plantarum, 1996.

LOUCA, S.; PARFREY, L. W.; DOEBELI, M. Decoupling function and taxonomy in the global ocean microbiome. **Science**, [s. l.], v. 353, n. 6305, p. 1272–1277, 2016.

LUGTENBERG, Ben; KAMILOVA, Faina. Plant-growth-promoting rhizobacteria. **Annual Review of Microbiology**, [s. l.], v. 63, p. 541–556, 2009.

LUO, Ling; MENG, Han; GU, Ji-Dong. Microbial extracellular enzymes in biogeochemical cycling of ecosystems. **Journal of Environmental Management**, [s. l.], v. 197, p. 539–549, 2017.

MANDIC-MULEC, I.; STEFANIC, P.; VAN ELSAS, J. D. Ecology of Bacillaceae. **Microbiology Spectrum**, [s. l.], v. 3, n. 2, p. TBS-0017-2013, 2015.

MANZONI, S. *et al.* Stoichiometric controls on carbon, nitrogen, and phosphorus dynamics. **Ecological Monographs**, [s. l.], v. 80, n. 1, p. 89–106, 2010.

MANZONI, S.; SCHIMEL, J. P.; PORPORATO, A. Responses of soil microbial communities to water stress: results from a meta-analysis. **Ecology**, [s. l.], v. 93, n. 4, p. 930–938, 2012.

MARANGUIT, D.; GUILLAUME, T.; KUZUYAKOV, Y. Effects of flooding on phosphorus and iron mobilization in highly weathered solos under different land-use types: short-term effects and mechanisms. **Catena**, [s. l.], v. 158, p. 161–170, 2017.

MARSCHNER, P. Processes in submerged soils—linking redox potential, soil organic matter turnover and plants to nutrient cycling. **Plant and Soil**, [s. l.], v. 464, n. 1, p. 1-12, 2021.

MARTINS, Suelem Farias Soares *et al.* The drivers of fire in the Caatinga biome in Brazil. **Forest Ecology and Management**, [s. l.], v. 572, p. 122260, 2024.

MCLAREN, A. D. Soil as a system of humus and clay immobilized enzymes. **Chemical Scripta**, [s. l.], v. 8, p. 97–99, 1975.

MCMURDIE, P. J.; HOLMES, S. phyloseq: an R package for reproducible interactive analysis and graphics of microbiome census data. **PloS one**, [s. l.], v. 8, n. 4, p. e61217, 2013.

MEENA, Vijay Singh *et al.* (ed.). **Potassium solubilizing microorganisms for sustainable agriculture**. New Delhi: Springer, 2016.

MEIRELES, R. D. O.; MEIRELES, V. M.; SENA, W. D. L.; et al. Methods for overcoming seed dormancy. **Ornamental Horticulture**, [s. l.], v. 30, 2024.

MENDES, L. W. *et al.* Soil-borne microbiome: linking diversity to function. **Microbial Ecology**, [s. l.], v. 70, p. 255–265, 2015.

MENDES, M. S. *et al.* Look down—there is a gap. **Restoration Ecology**, [s. l.], v. 27, n. 2, p. 361–370, 2019.

MENDES, R.; GARBEVA, P.; RAAIJMAKERS, J. M. The rhizosphere microbiome: significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms. **FEMS Microbiology Reviews**, [s. l.], v. 37, n. 5, p. 634–663, 2013.

MESQUITA, E. F. T.; ARRUDA COELHO, F. C.; NADJA, I.; MONTENEGRO, S. Resistividade elétrica aparente do concreto autoadensável com incorporação do pó de carnaúba. In: **CONGRESSO BRASILEIRO DO CONCRETO**, 54., 2012, Maceió. Anais [...]. Maceió: Instituto Brasileiro do Concreto, 2012. p. 1–12.

MIRANDA, M. et al. Carnauba wax nanoemulsion applied as an edible coating on fresh tomato for postharvest quality evaluation. **Heliyon**, [s. l.], v. 8, n. 7, 2022.

MISHRA, A.; SINGH, L.; SINGH, D. Unboxing the black box: one step forward to understand the soil microbiome: a systematic review. **Microbial Ecology**, [s. l.], v. 85, n. 2, p. 669–683, 2023.

MITSCH, William J.; GOSSELINK, James G. **Wetlands**. Hoboken: John Wiley & Sons, 2015.

MOBIN, M.; HOLANDA, L. C. Myxomycetes on carnaubeira (*Copernicia prunifera* (Miller) H. E. Moore, Arecaceae). **Acta Botanica Brasilica**, [s. l.], v. 14, p. 71–75, 2000.

MOORHEAD, D. L. *et al.* Vector analysis of ecoenzyme activities. **Soil Biology & Biochemistry**, [s. l.], v. 93, p. 1–7, 2016.

- MOTAMEDI, E. et al. Performance of carnauba wax-nanoclay emulsion coatings on postharvest quality of 'Valencia' orange fruit. **Scientia Horticulturae**, [s. l.], v. 240, p. 170-178, 2018.
- MUNIZ, L. F. et al. Classificação climática para o estado do Ceará. **Revista Brasileira de Climatologia**, Curitiba, v. 20, p. 97-113, 2017.
- N'GUETTA, A. *et al.* Loss and damage in tropical fisheries: a systematic review of people, climate, and fisheries. **Regional Environmental Change**, [s. l.], v. 25, n. 1, p. 36, 2025.
- NASCIMENTO, C. R.; RODRIGUES, A. C.; ARRUDA, F. P.; SOUSA, R. S.; NUNES, L. A. P. L. Efeito da bagana de carnaúba nos atributos microbiológicos, umidade e temperatura do solo. **Científica**, [s. l.], v. 49, n. 4, p. 174–182, 2021.
- NASEEM, H. *et al.* Exopolysaccharides producing rhizobacteria and their role in plant growth and drought tolerance. **Journal of Basic Microbiology**, [s. l.], v. 58, n. 12, p. 1009–1022, 2018.
- NDAYISENGA, F. *et al.* Using bioelectrohydrogenesis left-over residues as a future potential fertilizer for soil amendment. **Scientific Reports**, [s. l.], v. 12, n. 1, p. 17779, 2022.
- NIKITIN, D. A. *et al.* Microbiological indicators of solo ecological functions: a review. **Eurasian Solo Science**, [s. l.], v. 55, p. 221–234, 2022.
- NUNES, J. F. *et al.* Plant growth-promoting bacteria from tropical soils: in vitro assessment of functional traits. **Microorganisms**, [s. l.], v. 13, n. 10, p. 2321, 2025.
- NUNES, L. A. P. L.; SOUSA, R. S.; LUZ, E. M. S. Edaphic fauna under continuous application of carnauba bagana in a Plinthosol. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, [s. l.], v. 17, n. 4, 2022.
- OEURNIG, Chantha; SAUVAGE, Sabine; SÁNCHEZ-PÉREZ, José-Miguel. Temporal variability of nitrate transport through hydrological response during flood events within a large agricultural catchment in south-west France. **Science of the Total Environment**, [s. l.], v. 409, n. 1, p. 140-149, 2010.
- OKSANEN, J. *et al.* **Vegan: community ecology package**. Version 2.9. [s.l.]: R Foundation, 2013.
- OLIVEIRA FILHO, J. G. et al. Edible coating based on carnauba wax nanoemulsion and Cymbopogon martinii essential oil on papaya postharvest preservation. **Coatings**, [s. l.], v. 12, n. 11, p. 1700, 2022.
- OLIVEIRA PAULA, E. A. et al. Propriedades mecânicas do talo de carnaúba (*Copernicia prunifera*) obtidas através de ensaios de tração. **Agropecuária Científica No Semiárido**, [s. l.], v. 16, p. 122-125, 2020.
- PANDIT, S. N.; KOLASA, J.; COTTENIE, K. Contrasts between habitat generalists and specialists: an empirical extension to the basic metacommunity framework. **Ecology**, [s. l.], v. 90, n. 8, p. 2253–2262, 2009.

PARRON, L. M. et al. Research on ecosystem services in Brazil: a systematic review. **Revista Ambiente & Água**, [s. l.], v. 14, p. e2263, 2019.

PEZESHKI, S. R.; DELAUNE, R. D. Solo oxidation-reduction in wetlands and its impact on plant functioning. **Biology**, [s. l.], v. 1, n. 2, p. 196–221, 2012.

PHILIPPOT, Laurent *et al.* Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere. **Nature Reviews Microbiology**, [s. l.], v. 11, p. 789–799, 2013.

PHILIPPOT, L.; GRIFFITHS, B. S.; LANGENHEDER, S. Microbial community resilience across ecosystems and multiple disturbances. **Microbiology and Molecular Biology Reviews**, [s. l.], v. 85, n. 2, e00026-20, 2021.

PLACELLA, S. A.; BRODIE, E. L.; FIRESTONE, M. K. Rainfall-induced carbon dioxide pulses result from sequential resuscitation of phylogenetically clustered microbial groups. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [s. l.], v. 109, n. 27, p. 10931–10936, 2012.

POINTING, Stephen B.; BELNAP, Jayne. Microbial colonization and controls in dryland systems. **Nature Reviews Microbiology**, [s. l.], v. 10, n. 8, p. 551–562, 2012.

PONNAMPERUMA, F. N. Effects of flooding on solos. In: KOZLOWSKI, T. T. (ed.). **Flooding and plant growth**. Orlando: Academic Press, 1984.

PONNAMPERUMA, F. N. The chemistry of submerged soils. **Advances in Agronomy**, [s. l.], v. 24, p. 29–96, 1972.

PRADO, D. E. As caatingas da América do Sul: histórico, conceitos e vegetação atual. In: LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. (org.). **Ecologia e conservação da Caatinga**. Recife: Editora Universitária da UFPE, 2003. p. 3–73.

PRICE, M. N.; DEHAL, P. S.; ARKIN, A. P. FastTree 2—approximately maximum-likelihood trees for large alignments. **PLOS ONE**, [s. l.], v. 5, n. 3, p. e9490, 2010.

QUAST, C. *et al.* The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools. **Nucleic Acids Research**, [s. l.], v. 41, n. D1, p. D590–D596, 2012.

QUEIROZ, A. M. Recursos genéticos vegetais da Caatinga. **Revista Brasileira de Geografia Física**, [s. l.], v. 6, 2011.

QUEIROZ, L. P. *et al.* Diversity and evolution of flowering plants of the Caatinga domain. **Journal of Systematics and Evolution**, [s. l.], v. 55, n. 3, p. 229–246, 2017.

RAMAKRISHNA, Wusirika; YADAV, Radheshyam; LI, Kefeng. Plant growth promoting bacteria in agriculture: two sides of a coin. **Applied Soil Ecology**, [s. l.], v. 138, p. 10–18, 2019.

RANA, S. *et al.* Soil biochemical quality indices can capture transitional changes of tillage

and residue regime in lateritic soils. **BMC Plant Biology**, [s. l.], v. 25, n. 1, p. 1128, 2025.

RAYBURG, S.; NEAVE, M.; THOMPSON-LAING, J. The impact of flood frequency on the heterogeneity of floodplain surface solo properties. **Solo Systems**, [s. l.], v. 7, n. 3, p. 63, 2023.

REDDY, K. R.; DELAUNE, R. D.; INGLETT, P. W. Biogeochemistry of wetlands: science and applications. **Boca Raton: CRC Press**, 2022.

REED, S. C.; CLEVELAND, C. C.; TOWNSEND, A. R. Functional ecology of free-living nitrogen fixation. **Ecology**, [s. l.], v. 92, p. 1054–1064, 2011.

REIS, R. G. E. et al. Biometria e efeito da temperatura e tamanho das sementes na protrusão do pecíolo cotiledonar de carnaúba. **Revista Ciência Agronômica**, [s. l.], v. 41, n. 1, p. 81-86, 2010.

RODRIGUES, L. C. et al. Conhecimento e uso da carnaúba e da algaroba em comunidades do Sertão do Rio Grande do Norte, Nordeste do Brasil. **Revista Árvore**, [s. l.], v. 37, p. 451-457, 2013.

RODRIGUES, L. C.; SILVA, A. A. D.; SILVA, R. B. D.; OLIVEIRA, A. F. M. D.; ANDRADE, L. D. H. C. Conhecimento e uso da carnaúba e da algaroba em comunidades do Sertão do Rio Grande do Norte, Nordeste do Brasil. **Revista Árvore**, [s. l.], v. 37, p. 451–457, 2013.

RÜHMANN, B.; SCHMID, J.; SIEBER, V. Methods to identify the unexplored diversity of microbial exopolysaccharides. **Frontiers in Microbiology**, [s. l.], v. 6, p. 565, 2015.

RUPNGAM, T.; MESSIGA, A. J. Unraveling the interactions between flooding dynamics and agricultural productivity in a changing climate. **Sustainability**, [s. l.], v. 16, n. 14, p. 6141, 2024.

SANCHEZ-GONZALEZ, M. E. *et al.* Effect of pH and carbon source on phosphate solubilization by bacterial strains in Pikovskaya medium. **Microorganisms**, [s. l.], v. 11, n. 1, p. 49, 2022.

SANTOS, H. G. *et al.* **Sistema brasileiro de classificação de solos**. 5. ed. Brasília, DF: Embrapa, 2018.

SAO, Sochan; PRAISE, Susan; WATANABE, Toru. Effect of flood duration on water-extractable dissolved organic matter in floodplain solos: a laboratory investigation. **Geoderma**, [s. l.], v. 432, p. 116392, 2023.

SARKAR, Binoy *et al.* Clay minerals–organic matter interactions in relation to carbon stabilization in solos. In: LAL, R.; STEWART, B. A. (ed.). **The future of solo carbon**. London: Academic Press, 2018. p. 71–86.

SCALENGHE, R. *et al.* Are agricultural solos under a continental temperate climate susceptible to episodic reducing conditions and increased phosphorus leaching? **Journal of Environmental Management**, [s. l.], v. 97, p. 141–147, 2012.

SCHIMEL, J. P. Life in dry soils: effects of drought on soil microbial communities and processes. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, [s. l.], v. 49, n. 1, p. 409–432, 2018.

SCHLOTTER, M. *et al.* Microbial indicators for soil quality. **Biology and Fertility of Soils**, [s. l.], v. 54, p. 1–10, 2018.

SEGATA, N. *et al.* Metagenomic biomarker discovery and explanation. **Genome Biology**, [s. l.], v. 12, n. 6, p. R60, 2011.

SHAH, V. *et al.* Bacterial and archaeal community present in the Pine Barrens forest, Long Island, NY: exceptionally high percentage of ammonia-oxidizing bacteria. **PLoS ONE**, [s. l.], v. 6, n. 10, p. e26263, 2011.

SHANG, Peng *et al.* Climatic and watershed controls of dissolved organic matter variation in streams across a gradient of agricultural land use. **Science of the Total Environment**, [s. l.], v. 612, p. 1442–1453, 2018.

SHRESTHA, B. B. *et al.* Assessing flood disaster impacts in agriculture under climate change in the river basins of Southeast Asia. **Natural Hazards**, [s. l.], v. 97, n. 1, p. 157–192, 2019.

SILVA FILHO, G. N.; VIDOR, C. Solubilização de fosfatos por microrganismos na presença de fontes de carbono. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, [s. l.], v. 24, p. 311–319, 2000.

SILVA, A. M. S. *et al.* Disponibilidade e formas de fósforo em solos da Caatinga. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, [s. l.], v. 41, p. e0160120, 2017.

SILVA, C. M.; SOUZA, R.; CUNHA, L.; VAL, A.; MENDES, M. R. Aspectos da fenologia de *Copernicia prunifera* (Mill.) H. E. Moore no litoral do Piauí, Brasil. **Enciclopédia Biosfera**, [s. l.], v. 16, n. 30, 2019.

SILVA, E. B. *et al.* Current Knowledge of Carnauba Plant (*Copernicia prunifera*): Current Stage, Trends, and Future Perspectives. **Environments**, [s. l.], v. 12, n. 11, p. 437, 2025.

SILVA, F. D. B. *et al.* Pre-soaking and the depth of sowing in the emergency of *Copernicia prunifera* (Miller) HE Moore. **Revista Ciência Agronômica**, [s. l.], v. 40, n. 2, p. 272, 2009.

SILVA, J. D. *et al.* Effect of different tannery sludge compost amendment rates on growth, biomass accumulation and yield responses of *Capsicum* plants. **Waste Management**, [s. l.], v. 30, n. 10, p. 1976–1980, 2010.

SILVA, J. M. C. *et al.* The Caatinga: understanding the challenges. **Biodiversity and Conservation**, [s. l.], v. 26, p. 2317–2326, 2017.

SINSABAUGH, R. L. *et al.* Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale. **Ecology Letters**, [s. l.], v. 11, n. 11, p. 1252–1264, 2008.

SINSABAUGH, R. L.; HILL, B. H.; FOLLSTAD SHAH, J. J. Ecoenzymatic stoichiometry. **Nature**, [s. l.], v. 462, n. 7274, p. 795–798, 2009.

- SIX, J. *et al.* A history of research on the link between (micro)aggregates, solo biota, and solo organic matter dynamics. **Solo and Tillage Research**, [s. l.], v. 79, n. 1, p. 7–31, 2004.
- SOTH, S. *et al.* Microbiomes in action: multifaceted benefits and challenges across academic disciplines. **Frontiers in Microbiology**, [s. l.], v. 16, p. 1550749, 2025.
- SOUSA, C. M. M. *et al.* Total phenolics and antioxidant activity of five medicinal plants. **Quimica Nova**, [s. l.], v. 30, p. 351–355, 2007.
- SPAEPEN, S.; VANDERLEYDEN, J.; REMANS, R. Indole-3-acetic acid in microbial and microorganism–plant signaling. **FEMS Microbiology Reviews**, [s. l.], v. 31, n. 4, p. 425–448, 2007.
- STOJAKOVIĆ, D.; BUGARSKI, B.; RAJIĆ, N. A kinetic study of the release of vanillin encapsulated in Carnauba wax microcapsules. **Journal of Food Engineering**, [s. l.], v. 109, n. 3, p. 640–642, 2012.
- SUDHIR, S. S. S. *et al.* Carnauba wax-based edible coating enhances shelf-life and retain quality of eggplant (*Solanum melongena*) fruits. **LWT**, [s. l.], v. 74, p. 420–426, 2016.
- SUN, X. *et al.* Effect of X-ray irradiation and carnauba wax coating on quality of lime (*Citrus latifolia* Tan.) fruit. **HortScience**, [s. l.], v. 59, n. 5, p. 684–690, 2024.
- SUZUKI, C. *et al.* Microbial indices of solo fertility. **Journal of Applied Microbiology**, [s. l.], v. 98, n. 5, p. 1062–1074, 2005.
- TORSVIK, V.; ØVREÅS, L. Microbial diversity and function in solo: from genes to ecosystems. **Current Opinion in Microbiology**, [s. l.], v. 5, n. 3, p. 240–245, 2002.
- TORTORA, G. J.; CASE, C. L.; FUNKE, B. R. **Microbiologia**. 12. ed. Porto Alegre: Artmed, 2016.
- TRIVEDI, P. *et al.* Plant–microbiome interactions: from community assembly to plant health. **Nature Reviews Microbiology**, [s. l.], v. 18, n. 11, p. 607–621, 2020.
- VAN ECK, N. J.; WALTMAN, L. Citation-based clustering of publications using CitNetExplorer and VOSviewer. **Scientometrics**, [s. l.], v. 111, n. 2, p. 1053–1070, 2017.
- VAN ECK, N.; WALTMAN, L. VOSviewer. Software survey: VOSviewer, a computer program for bibliometric mapping. **Scientometrics**, [s. l.], v. 84, n. 2, p. 523–538, 2010.
- VAN ELSAS, J. D.; BOERSMA, F. G. H. A review of molecular methods to study the microbiota of solo and the mycosphere. **European Journal of Solo Biology**, [s. l.], v. 47, n. 2, p. 77–87, 2011.
- VANCE, E. D.; BROOKES, P. C.; JENKINSON, D. S. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. **Soil Biology & Biochemistry**, [s. l.], v. 19, n. 6, p. 703–707, 1987.
- VESSEY, J. K. Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers. **Plant and Soil**, [s. l.],

v. 255, n. 2, p. 571–586, 2003.

VIRUEL, E. *et al.* Land-use change affects the diversity and functionality of soil bacterial communities in semi-arid Chaco region, Argentina. **Applied Soil Ecology**, [s. l.], v. 172, p. 104362, 2022.

VORHOLT, Julia A. Microbial life in the phyllosphere. **Nature Reviews Microbiology**, [s. l.], v. 10, n. 12, p. 828–840, 2012.

WANG, Yajing *et al.* The effects of reverse seasonal flooding on solo texture within the hydro-fluctuation belt in the Three Gorges Reservoir, China. **Journal of Solos and Sediments**, [s. l.], v. 18, n. 1, p. 109–115, 2018.

WARDLE, D. A.; WALKER, L. R.; BARDGETT, R. D. Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences. **Science**, [s. l.], v. 305, n. 5683, p. 509–513, 2004.

WEI, Q. *et al.* Analysis of bacterial diversity and community structure in gastric juice of patients with advanced gastric cancer. **Discover Oncology**, [s. l.], v. 14, n. 1, p. 7, 2023.

WESTAD, Frank *et al.* Variable selection in PCA in sensory descriptive and consumer data. **Food Quality and Preference**, v. 14, n. 5-6, p. 463-472, 2003.

WICKHAM, Hadley. Getting Started with ggplot2. In: **ggplot2: Elegant graphics for data analysis**. Cham: Springer International Publishing, 2016. p. 11-31.

WIEGAND, S. *et al.* Cultivation and functional characterization of 79 planctomycetes uncovers their unique biology. **Nature Microbiology**, [s. l.], v. 5, n. 1, p. 126–140, 2020.

WIEGAND, S.; JOGLER, M.; JOGLER, C. On the maverick Planctomycetes. **FEMS Microbiology Reviews**, [s. l.], v. 42, n. 6, p. 739–760, 2018.

WILLMS, I. M. *et al.* Globally abundant “Candidatus Udaeobacter” benefits from release of antibiotics in soil and potentially performs trace gas scavenging. **mSphere**, [s. l.], v. 5, n. 4, p. e00128-20, 2020.

WOOD, Peter J.; FULCHER, R. G. Specific interaction of aniline blue with (1→3)-β-D-glucan. **Carbohydrate Polymers**, [s. l.], v. 4, n. 1, p. 49–72, 1984.

WYDRO, U. Solo microbiome study based on DNA extraction: a review. **Water**, [s. l.], v. 14, n. 24, p. 3999, 2022.

XAVIER, F. A. S.; MAIA, S. M. F.; RIBEIRO, K. A. Effect of cover plants on soil C and N dynamics in different soil management systems in dwarf cashew culture. **Agriculture, ecosystems & environment**, [s. l.], v. 165, p. 173-183, 2013.

XIANGZHEN, L.; PARENTE, S. Arylsulfatase activity of soil microbial biomass along a Mediterranean-arid transect. **Soil Biology & Biochemistry**, [s. l.], v. 35, n. 7, p. 925–934, 2003.

XIMENES, F. R. G.; CRISPIM, F. S. P.; BRAGA, P. E. T. Processos produtivos de trabalhadores rurais no extrativismo da palha de carnaúba. **Interações (Campo Grande)**, Campo Grande, v. 20, p. 1263–1273, 2019.

XIN-YUAN, W. et al. Effects of environmental factors on litter decomposition in arid and semi-arid regions: A review. **Chinese Journal of Applied Ecology/Yingyong Shengtai Xuebao**, [s. l.], v. 24, n. 11, 2013.

XU, Y. et al. A bibliometric and visualized analysis of the global literature on black soil conservation from 1983–2022 based on CiteSpace and VOSviewer. **Agronomy**, [s. l.], v. 12, n. 10, p. 2432, 2022.

YABE, S. *et al.* *Thermosporothrix hazakensis* gen. nov., sp. nov., isolated from compost, description of *Thermosporotrichaceae* fam. nov. within the class *Ktedonobacteria* and emended description of the class *Ktedonobacteria*. **International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology**, [s. l.], v. 60, n. 8, p. 1794–1801, 2010.

YAMADA, T. *et al.* *Anaerolinea thermolimosa* sp. nov., *Levilinea saccharolytica* gen. nov., sp. nov. and *Leptolinea tardivitalis* gen. nov., sp. nov., and description of the new classes *Anaerolineae* and *Caldilineae* in the bacterial phylum *Chloroflexi*. **International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology**, [s. l.], v. 56, n. 6, p. 1331–1340, 2006.

YARBERRY, W. Dplyr. In: **CRAN recipes: DPLYR, stringr, lubridate, and regex in R**. Berkeley, CA: Apress, 2021. p. 1-58.

YEOMANS, J. C.; BREMNER, J. M. A rapid method for determination of organic carbon. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, [s. l.], v. 19, n. 13, p. 1467–1476, 1988.

YU, H. *et al.* Soil microbial responses to large changes in precipitation with nitrogen deposition in an arid ecosystem. **Ecology**, [s. l.], v. 104, n. 5, p. e4020, 2023.

ZHANG, K.; MALTAIS-LANDRY, G.; LIAO, H. L. How soil biota regulate C cycling and soil C pools in diversified crop rotations. **Soil Biology and Biochemistry**, [s. l.], v. 156, p. 108219, 2021.

ZHANG, W. et al. Fabrication of superhydrophobic paper surface via wax mixture coating. **Chemical Engineering Journal**, [s. l.], v. 250, p. 431–436, 2014.

ZHANG, Z. *et al.* Community assembly of bacterial generalists and specialists and their network characteristics in different altitudinal soils on Fanjing Mountain in Southwest China. **Catena**, [s. l.], v. 238, p. 107863, 2024.

ZHAO, P. *et al.* Assembly mechanisms of soil bacterial communities in subalpine coniferous forests on the Loess Plateau, China. **Journal of Microbiology**, [s. l.], v. 57, n. 6, p. 461–469, 2019.

ZHOU, G. *et al.* Resistance of ecosystem services to global change weakened by increasing number of environmental stressors. **Nature Geoscience**, [s. l.], v. 17, n. 9, p. 882–888, 2024.

ZHU, J. *et al.* The first large-scale rDNA amplicon database of soil microbiomes from Pamir Plateau, China. **Scientific Data**, [*s. l.*], v. 11, n. 1, p. 856, 2024.

ZUKSWERT, J. M.; PRESCOTT, C. E. Relationships among leaf functional traits, litter traits, and mass loss during early phases of leaf litter decomposition in 12 woody plant species. **Oecologia**, [*s. l.*], v. 185, n. 2, p. 305–316, 2017.

APÊNDICE A – CLASSIFICAÇÃO QUALITATIVA DO POTENCIAL FUNCIONAL DOS ISOLADOS BACTERIANOS DE CARNAÚBA

Tabela 1 – Classificação qualitativa do potencial funcional dos isolados bacterianos de carnaúba quanto à crescimento em meio semissólido para fixação biológica de nitrogênio (NFb), solubilização de fósforo (IS-P) e potássio (IS-K), produção de Ácido Indol Acético (AIA) e produção de exopolissacarídeos (EPS). Os isolados selecionados para sequenciamento estão em destaque (continua).

Área	Fonte	Isolado	NFb	IS-P	IS-K	AIA ($\mu\text{g mL}^{-1}$)	EPS
Não manejado + Alagado	Folhas	IF1	++	3,19	2,33	35,63	-
		IF2	-	NS	NS	17,23	-
		IF3	+	1,27	NS	8,43	-
		IF4	+	NS	NS	2,09	-
		IF5	+	NS	NS	5,18	-
	Raízes	IR1	++	1,18	NS	5,47	+
		IR2	+	NS	NS	5,73	-
		IR3	++	NS	NS	3,50	+
		IR4	+	2,14	2,81	29,68	-
		IR5	++	NS	NS	4,23	+
	Solo	IS1	+	NS	NS	6,06	+
		IS2	-	NS	NS	6,04	+
		IS3	++	NS	NS	3,63	+
		IS4	-	NS	NS	2,18	-
		IS5	++	NS	NS	3,86	-
	Rizosfera	IZ1	+	1,19	NS	3,42	+
		IZ2	+	NS	1,52	6,33	+
		IZ3	++	1,51	1,72	5,21	-
		IZ4	++	NS	NS	32,00	+
		IZ5	+	1,19	2,39	7,21	+
Não manejado + Não Alagado	Folhas	IF6	++	1,30	NS	4,50	-
		IF7	-	NS	NS	1,04	-
		IF8	++	NS	NS	4,29	+
		IF9	+++	1,59	1,84	5,94	+
		IF10	-	NS	NS	3,39	-
	Raízes	IR6	-	NS	NS	6,82	+
		IR7	-	NS	NS	1,07	-
		IR8	-	NS	NS	32,45	-
		IR9	-	4,68	NS	72,49	-
		IR10	++	NS	NS	2,86	+
	Solo	IS6	+++	1,26	1,51	3,89	-
		IS7	++	NS	NS	5,84	+
		IS8	+++	2,48	1,50	117,78	+
		IS9	+	NS	2,09	12,72	-

Continua.

Tabela 1 – Classificação qualitativa do potencial funcional dos isolados bacterianos de carnaúba quanto à crescimento em meio semissólido para fixação biológica de nitrogênio (NFb), solubilização de fósforo (IS-P) e potássio (IS-K), produção de Ácido Indol Acético (AIA) e produção de exopolissacarídeos (EPS). Os isolados selecionados para sequenciamento estão em destaque (continuação).

Área	Fonte	Isolado	NFb	IS-P	IS-K	AIA ($\mu\text{g mL}^{-1}$)	EPS
Não manejado + Não Alagado	Solo	IS10	+	NS	NS	3,12	-
		IZ6	+	NS	NS	2,59	-
	Rizosfera	IZ7	+	NS	NS	6,50	+
		IZ8	+	NS	NS	5,29	+
		IZ9	+++	NS	2,34	4,23	+
		IZ10	++	NS	NS	3,11	-
Manejado + Alagado	Folhas	IF11	++	NS	NS	2,90	-
		IF12	+++	1,25	NS	3,46	+
		IF13	++	2,20	NS	4,93	-
		IF14	++	NS	NS	2,59	+
		IF15	-	3,64	2,06	15,30	-
	Raízes	IR11	++	NS	1,76	11,49	-
		IR12	+	NS	NS	13,63	+
		IR13	-	NS	1,83	63,67	-
		IR14	+++	NS	2,30	5,61	+
		IR15	++	NS	NS	3,50	+
	Solo	IS11	+	NS	NS	3,68	+
		IS12	++	NS	NS	2,32	+
		IS13	++	NS	NS	5,19	-
		IS14	+	NS	1,89	3,77	-
		IS15	+	1,42	1,71	7,47	-
	Rizosfera	IZ11	++	2,65	2,04	3,64	+
		IZ12	++	2,72	1,92	2,90	+
		IZ13	-	NS	NS	4,52	-
		IZ14	-	NS	NS	17,17	+
		IZ15	++	NS	NS	3,90	+
Manejado + Não Alagado	Folhas	IF16	++	NS	NS	1,27	-
		IF17	+	NS	NS	3,33	-
		IF18	+	NS	NS	1,07	-
		IF19	++	NS	NS	5,71	+
		IF20	++	1,10	NS	5,84	-
	Raízes	IR16	++	3,08	2,21	5,83	-
		IR17	-	NS	NS	2,73	+
		IR18	++	1,13	2,37	8,71	-
		IR19	-	NS	NS	12,37	+
		IR20	+	2,17	2,79	15,32	-

Continua.

Tabela 1 – Classificação qualitativa do potencial funcional dos isolados bacterianos de carnaúba quanto à crescimento em meio semissólido para fixação biológica de nitrogênio (NFb), solubilização de fósforo (IS-P) e potássio (IS-K), produção de Ácido Indol Acético (AIA) e produção de exopolissacarídeos (EPS). Os isolados selecionados para sequenciamento estão em destaque (conclusão).

Área	Fonte	Isolado	NFb	IS-P	IS-K	AIA ($\mu\text{g mL}^{-1}$)	EPS
Manejado + Não Alagado	Solo	IS16	+++	NS	NS	3,39	-
		IS17	+	NS	NS	12,45	-
		IS18	+	NS	NS	16,34	+
		IS19	+	NS	NS	6,56	+
		IS20	++	NS	1,79	4,64	-
	Rizosfera	IZ16	+	NS	NS	4,44	+
		IZ17	+	NS	NS	5,87	+
		IZ18	++	NS	2,45	8,59	+
		IZ19	++	1,25	NS	6,07	+
		IZ20	++	NS	NS	5,39	-

A solubilização foi categorizada com base no índice de solubilização de fosfato e potássio (IS-P e IS-K), sendo: NS = ausência de halo; B = baixa ($IS < 2$); M = média ($2 \leq IS < 3$); A = alta ($IS \geq 3$). A produção de EPS foi registrada como positiva (+) ou negativa (-). Para NFb, utilizou-se escala ordinal de intensidade: (-) ausência de formação de película; (+) baixa formação; (++) formação moderada; (+++) intensa formação de película.