



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

RUGGERI MIKAHAKNEM MARIANO SANTOS

**A DESERTIFICAÇÃO DA CAATINGA: IMPACTOS NA ESTRUTURA DA
COMUNIDADE DE FUNGOS E NA ATIVIDADE ENZIMÁTICA DO SOLO**

FORTALEZA

2026

RUGGERI MIKAHAKNEM MARIANO SANTOS

A DESERTIFICAÇÃO DA CAATINGA: IMPACTOS NA ESTRUTURA DA
COMUNIDADE DE FUNGOS E NA ATIVIDADE ENZIMÁTICA DO SOLO

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciência do Solo, da Universidade Federal do Ceará para obtenção do título de Mestre em Ciência do Solo.

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

FORTALEZA

2026

RUGGERI MIKAHAKNEM MARIANO SANTOS

A DESERTIFICAÇÃO DA CAATINGA: IMPACTOS NA ESTRUTURA DA
COMUNIDADE DE FUNGOS E NA ATIVIDADE ENZIMÁTICA DO SOLO

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-
Graduação em Ciência do Solo, da
Universidade Federal do Ceará para obtenção
do título de Mestre em Ciência do Solo.

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

Aprovado em: 28/01/2026.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Arthur Prudêncio de Araújo Pereira
(Universidade Federal do Ceará/UFC)

Dr. Kaio Gráculo Vieira Garcia
(Universidade Federal do Ceará/UFC)

Dra. Vânia Maria Maciel Melo
(Universidade Federal do Ceará/UFC)

Dra. Vanessa Nessner Kavamura
(Rothamsted Research/Reino Unido)

AGRADECIMENTOS

Inicialmente agradeço ao meu orientador, Dr. Arthur Prudêncio de Araújo Pereira, por toda a dedicação e conhecimento partilhado e, principalmente, por conduzir esse processo de forma calma e respeitosa. Tornando mais leve a jornada para obtenção do título de Mestre.

Aos meus amigos e companheiros de mestrado, Joseph Poveda, Bruno Eduardo, Israel Oliveira, Lorena Gomes, Victor Hugo, João Ivo e Paula Ingrid. Pela parceria que tivemos durante nossa jornada e o apoio mútuo, desde os dias mais estressantes de seminário coletivo até as risadas soltas na salinha da pós-graduação. Em especial, agradeço à Katriny Negreiros, que junto a mim desenvolveu todas as etapas dessa pesquisa, sempre presente ao longo de todo esse processo e com quem pude desenvolver uma parceria mais forte.

Ao Dr. Kaio Gráculo, técnico do laboratório de Microbiologia, que por muitas vezes também foi orientador, auxiliando principalmente na condução das análises laboratoriais.

Ao Doutorando Murilo Sousa, por estar sempre disponível para tirar dúvidas, repassar os seus conhecimentos e pela contribuição e suporte na condução das análises.

Ao Grupo de Estudos em Microbiologia e Biotecnologia do Solo (GEMBios) e a Caatinga Microbiome Initiative pela oportunidade de desenvolver e discutir os resultados desta pesquisa.

Aos Doutores Jaedson Mota, Assis Junior, Maria Eugênia, Gabriel Nuto, Raul Shiso, Paulo Mendes Furtado, Arthur Prudêncio, Ícaro Vasconcelos, Gleiciane Silva e Wardsson Borges. Pela dedicação e conhecimento partilhado nas aulas ministradas durante suas respectivas disciplinas.

Aos membros da banca de qualificação e defesa da Dissertação, pelas sugestões, feedbacks e contribuições que foram fundamentais para o aprimoramento desta pesquisa: Wardsson Borges, Diogo Paes, Vanessa Kavamura, Vânia Maciel e Kaio Gráculo.

Aos secretários do Programa de Pós-graduação em Ciência do Solo, Edilson e Dona Marilene, por todo o suporte e atenção prestado de forma sempre humana e respeitosa.

Não posso deixar de agradecer também a CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior), pelo fomento e apoio financeiro durante os 24 meses de mestrado, permitindo o pleno desenvolvimento desta pesquisa.

RESUMO

É crescente a perda da capacidade produtiva de solos utilizados para fins agrícolas e pecuária em todo o mundo, principalmente em virtude da superexploração e/ou adoção de práticas inadequadas de manejo. A compactação do solo, salinização, erosão e reduzido crescimento de biomassa vegetal são consequências de um solo em processo de desertificação. No entanto, o impacto na comunidade fúngica do solo ainda é pouco compreendido. Diversas técnicas de recuperação são desenvolvidas com o objetivo de atenuar ou reverter a degradação do solo. Portanto, foi testada a hipótese que a desertificação altera a diversidade, composição de grupos fúngicos e atividade enzimática do solo e que técnicas de recuperação ambiental (exclusão do pastoreio, plantio de cobertura e reflorestamento) recuperam e aumentam a diversidade fúngica do solo em áreas degradadas do semiárido brasileiro. Amostras de solo foram coletadas (0-10 cm) em quatro núcleos de desertificação no nordeste brasileiro divididos em 3 cenários: i) área com vegetação nativa da Caatinga, ii) áreas afetadas pela desertificação, iii) áreas em recuperação. As amostras de solo foram submetidas a análises físicas (estabilidade de agregados), químicas (teor de C, N, pH, salinidade) e biológicas (carbono orgânico total, carbono microbiano, atividade e estequiometria enzimática, teor de glomalina e diversidade fúngica por meio do sequenciamento do DNA (região ITS)). As análises de sequenciamento de amplicons foram realizadas no software QIIME2. Análises uni e multivariadas foram utilizadas para interrelacionar os dados no R Studio. As enzimas extracelulares foram sensíveis ao processo de degradação e recuperação em todos os núcleos. No geral, o processo de degradação não promoveu mudanças significativas na alfa-diversidade, mas promoveu alterações na β -diversidade em todos os núcleos. Os gêneros *Aspergillus* e *Penicillium* apresentaram maior abundância relativa em áreas de mata nativa e de recuperação ambiental, enquanto *Curvularia* foi mais abundante em áreas degradadas. Tanto a degradação como a recuperação do solo parecem favorecer o surgimento de grupos especialistas nos diferentes cenários. Atividade enzimática, carbono microbiano e teor de glomalina, C e N apresentaram maior correlação positiva com a comunidade fúngica. A análise de co-ocorrência demonstrou que tanto a degradação do solo como a recuperação ambiental promovem mudanças dos grupos fúngicos dominantes, que se conectam e formam novas redes de interações complexas. A degradação do solo altera a funcionalidade das comunidades fúngicas, marcada pelo aumento de fitopatógenos e redução de grupos saprófitas.

Palavras-Chave: degradação; microbioma; enzimas; semiárido; saúde do solo.

ABSTRACT

The loss of productive capacity in soils used for agricultural and livestock purposes has increased worldwide, mainly due to overexploitation and the adoption of inadequate management practices. Soil compaction, salinization, erosion, and reduced plant biomass growth are common consequences of soils undergoing desertification. However, the impacts of this process on soil fungal communities are still poorly understood. Several restoration techniques have been developed to mitigate or reverse soil degradation. Therefore, the hypothesis tested was that desertification alters soil fungal diversity, the composition of fungal groups, and soil enzymatic activity, and that environmental restoration techniques—such as grazing exclusion, cover crop planting, and reforestation—can restore and increase soil fungal diversity in degraded areas of the Brazilian semiarid region. Soil samples (0–10 cm) were collected from four desertification nuclei in northeastern Brazil and classified into three scenarios: (i) areas with native Caatinga vegetation, (ii) areas affected by desertification, and (iii) areas under environmental restoration. Soil samples were subjected to physical (aggregate stability), chemical (C and N content, pH, and salinity), and biological analyses (total organic carbon, microbial carbon, enzymatic activity and stoichiometry, glomalin content, and fungal diversity through DNA sequencing of the ITS region). Amplicon sequencing analyses were performed using QIIME 2, and uni- and multivariate analyses were conducted in RStudio to integrate the datasets. Extracellular enzymes were sensitive to degradation and restoration processes across all nuclei. Overall, the degradation process did not promote significant changes in alpha diversity but caused shifts in beta diversity in all nuclei. The fungal genera *Aspergillus* and *Penicillium* showed higher relative abundance in native vegetation and restoration areas, whereas *Curvularia* was more abundant in degraded areas. Both soil degradation and restoration appear to favor the emergence of specialist groups under different environmental scenarios. Enzymatic activity, microbial carbon, glomalin content, and soil C and N levels showed strong positive correlations with the fungal community structure. Co-occurrence network analysis demonstrated that both soil degradation and environmental restoration promote shifts in dominant fungal groups, which establish new and complex interaction networks. Overall, soil degradation alters the functional structure of fungal communities, characterized by an increase in phytopathogenic groups and a reduction in saprotrophic groups.

Keywords: degradation; microbiome; enzymes; semiarid; soil health.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	8
2	HIPÓTESE	10
3	OBJETIVOS	11
3.1	Objetivo geral	11
3.2	Objetivos específicos	11
4	REFERENCIAL TEÓRICO	12
4.1	Caatinga e o semiárido brasileiro	12
4.2	Degradação do solo e a desertificação	12
4.3	Degradação em terras semiáridas: causas e consequências	14
4.4	Técnicas de recuperação do solo	15
4.5	Comunidade fúngica do solo	18
5	METODOLOGIA	20
5.1	Caracterização da área	20
5.1.1	<i>Núcleo de Irauçuba</i>	21
5.1.2	<i>Núcleo de Cabrobó</i>	21
5.1.3	<i>Núcleo de Cariris Velhos</i>	21
5.1.4	<i>Núcleo de Gilbués</i>	22
5.1.5	<i>Áreas experimentais</i>	23
5.1.6	<i>Coleta do solo</i>	24
5.2	Caracterização do solo	24
5.2.1	<i>Análises químicas e físicas</i>	24
5.2.2	<i>Análises biológicas</i>	25
5.2.3	<i>Extração de DNA</i>	26
5.3	Análise de Bioinformática	26
5.3.1	<i>Tratamento dos dados</i>	26
5.3.2	<i>Análise de diversidade e composição taxonômica</i>	27
5.3.3	<i>Análise de correlação ambiental</i>	27
5.3.4	<i>Análise de nichos ecológicos</i>	27
5.3.5	<i>Análise de networks</i>	28
5.3.6	<i>Análise de predição funcional</i>	28
6	RESULTADOS	29

6.1	Atividade e estequiometria enzimática	29
6.2	Composição taxonômica	31
6.3	Diversidade fúngica do solo	32
6.4	Correlação com fatores ambientais	33
6.5	Nichos ecológicos	34
6.6	Networks	36
6.7	Predição funcional	38
7	DISCUSSÃO	39
7.1	Atividade e estequiometria enzimática	39
7.2	Diversidade fúngica do solo	40
7.3	Correlação com fatores ambientais	42
7.4	Nichos ecológicos	44
7.5	Networks	47
7.6	Predição funcional	48
8	CONCLUSÕES	51
	REFERÊNCIAS	52

1 INTRODUÇÃO

O semiárido brasileiro tem como principais características climáticas as altas taxas de evapotranspiração, elevadas médias de temperatura e a grande irregularidade de chuvas, com variações nas precipitações que comumente se concentram em um curto período do ano (de 3 a 5 meses), enquanto a estação seca pode se prolongar por até 9 meses (CGEE, 2016). Nessa região predomina a Caatinga, bioma exclusivamente brasileiro que se estende por oito estados da região Nordeste e norte de Minas Gerais, abrigando cerca de 32 milhões de habitantes (Brasil, 2024). Como consequência da interferência humana, esse bioma já perdeu mais de 42% de vegetação nativa (Brasil, 2024).

Diversas práticas de manejo agropecuário contribuem para o processo de fragilização e degradação de terras no bioma Caatinga, como o uso intensivo de máquinas e implementos para preparo de área e colheita da produção, manejo de irrigação e a adoção de produtos químicos (Campos *et al.*, 2015). Outra prática comum no Nordeste brasileiro e que representa uma das principais causas de degradação e desertificação em todo o mundo é o sobrepastejo (Araujo Filho, 2013). O sobrepastejo traz consequências negativas para as propriedades do solo, contribui para a redução da capacidade produtiva e pode ser observada pela redução da biomassa vegetal e dominância de espécies daninhas (Yang e Sun, 2021).

Uma atenção maior é dispensada para regiões áridas, semiáridas e sub-úmidas secas, pois as condições climáticas desses ambientes somada às atividades antrópicas supracitadas passa a ser um fator agravante para o processo de degradação de terras, classificando-as como áreas suscetíveis à desertificação, conforme Convenção das Nações Unidas para o Combate à Desertificação (UNCCD, 2006). Como sugere a terminologia, o fenômeno da desertificação tem como resultado a expressão de características semelhantes a desertos em áreas de ecossistemas fragilizados (Conti, 2009). Assim, o avanço da desertificação pode ser facilmente observado pela redução da composição vegetal, tanto em diversidade quanto em biomassa e, de forma menos evidente aos olhos do homem, tem como impacto adicional a redução da abundância de grupos microbianos do solo (Liu *et al.*, 2024).

Os grupos microbianos do solo podem ser compostos por algas, bactérias, fungos, protozoários, arqueias e outros microrganismos. Estes seres representam grande diversidade e desempenham diferentes funções dentro do sistema solo (Bier *et al.*, 2024). Podem estar diretamente associados à planta ou de forma independente na rizosfera, atuar na ciclagem de nutrientes como o nitrogênio (Kuypers; Marchant; Kartal, 2018; Mattoo; Suman, 2023), como solubilizadores de fósforo e potássio (Jain *et al.*, 2022; Jiao *et al.*, 2024) promotores de

crescimento e incremento de biomassa (Boeni *et al.*, 2024). Outros grupos estabelecem relações mutualísticas que favorecem a resistência de plantas em condições de estresse hídrico (Armada *et al.*, 2016), promovendo a atenuação de estresses abióticos e processos de biorremediação em região semiárida (Andrade *et al.*, 2025; Garcia; Mendes Filho, 2022).

Entretanto, atividades antrópicas diversas causam alterações nas propriedades do solo que podem impactar as redes dos grupos fúngicos (Valdés *et al.*, 2025). Pesquisas evidenciam o impacto negativo da degradação de terras sobre as comunidades microbianas, acarretando perda de diversidade e funções ecossistêmicas (Pereira *et al.*, 2022b). Ao investigar os impactos da desertificação em área semiárida, Silva *et al.* (2022, 2024c) observaram redução da atividade enzimática, menor disponibilidade de nutrientes e redução na abundância de grupos fúngicos em solos intensamente degradados por práticas de sobrepastejo no nordeste do Brasil.

Diante dessa problemática, cientistas investigam a contribuição de técnicas de recuperação ambiental para o reestabelecimento das propriedades microbianas (Araujo *et al.*, 2024; Hu *et al.*, 2016) e para a restauração da saúde do solo em ambientes de clima semiárido (Lima *et al.*, 2024). Os esforços também estão em compreender como as comunidades microbianas do solo podem auxiliar no processo de restauração de áreas degradadas (Araujo *et al.*, 2025). Dentre as práticas utilizadas para a recuperação de solos degradados em regiões semiáridas do Brasil, destaca-se o reflorestamento (Leite *et al.*, 2020), o plantio de espécies para a cobertura do solo (Araújo *et al.*, 2013; Pereira *et al.*, 2022b) e a exclusão prolongada de pastoreio (Lima *et al.*, 2024; Oliveira *et al.*, 2021; Silva *et al.*, 2024a).

2 HIPÓTESE

A desertificação altera negativamente a diversidade, composição e funcionalidade da comunidade fúngica do solo, refletida na redução da atividade enzimática e na mudança dos padrões estequiométricos. A adoção prolongada de práticas de recuperação ambiental restabelece esses atributos, aproximando-os dos valores observados em áreas de Caatinga nativa.

3 OBJETIVOS

3.1 Objetivo geral

Avaliar o impacto da desertificação na comunidade fúngica e atividade enzimática do solo e investigar a contribuição de técnicas de recuperação ambiental através de experimentos de longa duração implantados em quatro núcleos de desertificação da Caatinga: Irauçuba (CE), Cabrobó (PE), Cariris Velhos (PB) e Gilbués (PI).

3.2 Objetivos específicos

- Caracterizar a comunidade fúngica do solo por meio do sequenciamento de *amplicons* de fungos (ITS) nos seguintes cenários: 1. Áreas de mata nativa, 2. Áreas em processo de desertificação e 3. Áreas em recuperação (i.e., exclusão de pastoreio, plantio de cobertura e reflorestamento);
- Avaliar a atividade enzimática associada à ciclagem de nutrientes (C, N, P e S) por meio da análise de enzimas extracelulares, relações estequiométricas e cálculo de vetores enzimáticos.

4 REFERENCIAL TEÓRICO

4.1 Caatinga e o semiárido brasileiro

A Caatinga é o único bioma exclusivamente brasileiro, com extensão territorial de 862.818 km², ocorrência predominante nos estados da região Nordeste e em uma parte do estado de Minas Gerais (IBGE, 2019). A formação geológica da região se caracteriza pela ocorrência de solos rasos e pedregosos, pouco desenvolvidos e com baixa capacidade de retenção de água, favorecendo apenas o aporte hídrico subterrâneo (Alves, 2007). Na vegetação predomina a ocorrência de arbustos e árvores de menor porte, com cobertura descontínua, apresentando como principal característica as adaptações fisiológicas desenvolvidas por diferentes espécies: presença de folhas modificadas (acúleos e espinhos), perda de folhas na época seca (caducifólia) e estruturas de reserva hídrica (Giulietti *et al.*, 2004).

O Semiárido brasileiro abrange os nove estados da região Nordeste e alguns municípios nos estados de Minas Gerais e Espírito Santo. Os critérios técnicos adotados para a delimitação são: média de precipitação pluviométrica igual ou inferior a 800 mm, déficit hídrico diário equivalente ou superior a 60% e índice de Aridez de Thorntwaite igual ou menor que 0,5 (SUDENE, 2021). O índice de aridez é um parâmetro mundial que relaciona a precipitação média anual de uma região com o potencial máximo de água que volta para a atmosfera através da evaporação pelo solo e transpiração das plantas (Silva, 2017). Isto é, em condições em que a evapotranspiração potencial é maior do que a precipitação, o clima é denominado seco, caracterizado pelo déficit hídrico; e é dito úmido no caso em que a precipitação supera o potencial de perda por evapotranspiração (Thornthwaite, 1948).

Apesar das adversidades naturais, a região semiárida se caracteriza por ser um ambiente bastante populoso. As populações que se estabeleceram na paisagem aberta da Caatinga encontraram ali meios e recursos para a manutenção e garantia de sua existência e reprodução. Entretanto, ao passo que foram desenvolvidas estratégias e práticas que permitiram o desenvolvimento e a sobrevivência dos sertanejos, também foi facilitado o processo de fragilização e degradação do bioma (Albuquerque; Melo, 2018).

4.2 Degradação do solo e a desertificação

A degradação de terras traz inúmeras consequências negativas em todo o mundo. Seus impactos comprometem o desenvolvimento sustentável, contribuindo para a perda de

biodiversidade e o aumento da pobreza (Oliveira *et al.*, 2021). A degradação em áreas agrícolas afeta diretamente a produção e colheita de produtos alimentícios, pondo em risco a segurança alimentar e a manutenção da fome (Bai *et al.*, 2024). Está fortemente ligada ao desequilíbrio de ecossistemas naturais, comprometendo a provisão de serviços ecossistêmicos essenciais na proteção contra adversidades climáticas, como a segurança hídrica, fornecimento de biomassa energética e segurança alimentar, o que afeta negativamente a vida de populações locais que se utilizam desses recursos naturais para seu desenvolvimento (Bai *et al.*, 2024; De Araujo *et al.*, 2021).

Um solo degradado é aquele que apresenta alterações em suas propriedades e características estruturais em decorrência do manejo inadequado, levando à perda da capacidade produtiva e modificações das características químicas, físicas e biológicas (Cooper, 2008). A degradação agrícola pode ser entendida como o estágio inicial do processo de degradação, caracterizado pela redução da produtividade e que leva a prejuízos econômicos como consequência dos desequilíbrios nas propriedades que garantem a manutenção de plantas cultivadas (Wadt *et al.*, 2003). Com o avanço dos processos erosivos, intensa perda de material orgânico e nutrientes, a capacidade de produzir biomassa torna-se mínima (Wadt *et al.*, 2003). Esse estágio final, no qual a erosão foi pronunciada de tal forma que o solo se encontra desestruturado e a vegetação já não consegue ali se estabelecer é definido como desertificação (Araujo Filho, 2013).

A desertificação foi considerada pela União das Nações Unidas para o Combate à Desertificação como sendo a deterioração das propriedades biológicas de um ecossistema que passou por uma série de modificações estruturais, distanciando-o de seu estado natural, seja este processo resultante da ação humana e/ou devido à fatores naturais (UNCCD, 2006). “É o processo pelo qual terras férteis se tornam desérticas, tipicamente como resultado de seca, desmatamento ou agricultura inadequada” (Marengo *et al.*, 2020). As regiões áridas, semiáridas e sub-úmidas secas são definidas como áreas susceptíveis à desertificação, pois o complexo de degradação de terras é potencializado pelos fatores climáticos (baixos índices pluviométricos e elevadas taxas de evapotranspiração) característicos dessas regiões (UNCCD, 2006).

O estudo da desertificação no Nordeste brasileiro teve início na década de 70 com o professor João Vasconcelos Sobrinho. O estudioso identificou inicialmente seis áreas cujas características foram consideradas como representativas das expressões máximas da degradação do solo - denominando-as como núcleos de desertificação - e vieram a se tornar áreas pilotos para o avanço dos estudos e mapeamento realizado pela Sudene (Brasil, 2005). Os seis núcleos identificados foram: Gilbués (Piauí), Irauçuba (Ceará), Seridó (Rio Grande do

Norte), Cabrobró (Pernambuco), Cariris Velhos (Paraíba) e Sertão do São Francisco (Bahia), no entanto, apenas os quatros primeiros entraram para o mapeamento realizado pelo Ministério do Meio Ambiente (Perez-Marin *et al.*, 2012).

4.3 Degradação em terras semiáridas: causas e consequências

Dados obtidos através de imagens de satélite identificaram que um quarto de toda a área do bioma Caatinga passou por intensa modificação entre os anos de 1985 e 2021, com mais de 13 mil hectares queimados (MapBiomias, 2022). Além da remoção da vegetação natural, houve o crescimento de áreas destinadas ao desenvolvimento de atividades agropecuárias (MapBiomias, 2022). A crescente substituição de mata nativa por pastagens e cultivos agrícolas, geralmente associados a práticas inadequadas de manejo, foi apontada como uma das principais causas da desertificação no Nordeste do Brasil por Vieira *et al.* (2015).

A maioria das atividades econômicas desenvolvidas no Nordeste brasileiro está relacionada à remoção da vegetação natural, sendo a pecuária a principal atividade degradadora praticada pelos camponeses nordestinos desde a época do Brasil colônia e que perdura em constante expansão de áreas (Alves; de Araújo; do Nascimento, 2009). O sobrepastejo se caracteriza pela inserção de animais acima da capacidade de suporte da área de pastagem; isto é, uma alta pressão é exercida sobre a vegetação nativa, na qual as culturas utilizadas como fonte de proteínas são expostas aos animais de maneira intensiva e frequente, impossibilitando a reposição de suas reservas e tendo como resultado a morte das plantas (Araujo Filho, 2013). Essa técnica gera impactos negativos como a redução drástica da vegetação natural e a exposição do solo a processos erosivos que concorrem para o empobrecimento das terras e avança para o processo de degradação (Oliveira *et al.*, 2021).

Junto ao desenvolvimento da pecuária houve o crescimento populacional nos sertões a partir do século XVII, aumentando a demanda por recursos e alimentos, passou então a ser adotada a prática de agricultura itinerante, caracterizada pelo uso do fogo e desmatamento para limpeza e extração de recursos lenhosos (Araujo Filho, 2013). Notadamente, a adoção de práticas agrícolas inadequadas representa um dos principais fatores para a alteração da vegetação natural na região semiárida brasileira, trazendo consigo a fragilização dos solos, ao passo que a terra fica desnuda e exposta às condições de clima adversas, que culminam em processos erosivos e levam à degradação de terras (Refati *et al.*, 2023).

Com o desenvolvimento tecnológico, a adoção de maquinários no sistema convencional de cultivo passou a ser outro fator a contribuir para o enfraquecimento e

empobrecimento do solo. Uma vez que o trânsito intenso e frequente de máquinas exerce uma pressão sobre as partículas do solo, originando uma camada de compactação, que representa uma barreira para a infiltração da água precipitada e favorece o movimento superficial e horizontal, dando origem à erosão (Campos *et al.*, 2015). Nesse processo ocorre a remoção das camadas mais superficiais dos solos, que se caracterizam por ter um maior aporte de matéria orgânica e nutrientes, acarretando a diminuição da fertilidade e comprometendo a capacidade de armazenamento de água (Delang, 2018).

Outra prática de manejo que pode levar à degradação é a agricultura irrigada. Pessoa *et al.* (2022) identificaram problemas de salinização tanto em locais de cultivo como naquelas já consideradas desertificadas em região semiárida brasileira. Segundo os pesquisadores, a problemática é resultante de uma série de fatores: negligência das características pedológicas ao se implantar um sistema de irrigação, a alta concentração de sais pré-existentes na água utilizada; adição de íons solúveis oriundos da utilização de insumos químicos e a ausência de sistemas de drenagem, o que favorece a concentração de íons por todo o perfil do solo. A soma dos fatores supracitados compromete a produtividade do solo, tendo como resultados problemas de salinização e sodicidade (AbdelRahman, 2023).

De maneira geral, as florestas naturais existentes em todo o globo encontram-se sob frequente pressão das diversas atividades pelo homem desenvolvidas. Queimadas e desmatamento foram práticas marcantes do processo de desenvolvimento em séculos passados e que acompanharam o crescimento econômico, seja para obtenção de energia, para fins de construção civil ou na produção de alimentos (Arraes; Mariano; Simonassi, 2012). Com a exploração exacerbada somada à fragilidade característica do bioma Caatinga as consequências observadas são: perda de biodiversidade, comprometimento de terras agricultáveis pelo aumento da concentração de sais, compactação e perda de material por erosão que culmina no assoreamento e comprometimento de corpos hídricos (Alves; de Araújo; do Nascimento, 2009; de Andrade; Tavares; Coutinho, 2003).

4.4 Técnicas de recuperação do solo

Conforme Instrução Normativa ICMBIO nº11 de 2014, o processo de recuperação ambiental é aquele capaz de restituir um ambiente que perdeu sua capacidade produtiva e de fornecimento de serviços ecossistêmicos a um nível mais próximo da sua condição natural, enquanto a restauração visa restituir o ambiente para o mais próximo possível da condição original. A instrução normativa afirma que dificilmente uma área que sofreu os impactos do

processo de degradação conseguirá ser restaurada, sendo mais viável e comum a adoção de estratégias que visam a recuperação (ICMBIO, 2014).

“A *recuperação ambiental* é a forma natural e desejável de reparação pelo dano causado no ambiente, com o intuito de se deter os efeitos nocivos e ainda reestabelecer minimamente os serviços ecossistêmicos interrompidos com a conduta ou atividade lesiva (IBAMA, 2024)”. Ou seja, a busca por recuperar uma área degradada não objetiva reestabelecer necessariamente as relações originais de determinado ecossistema, mas que a área objeto consiga voltar a expressar, ao menos, parte dos serviços ecossistêmicos que são essenciais para o equilíbrio ecológico e desenvolvimento sustentável.

Diversas técnicas foram desenvolvidas e são utilizadas com o objetivo de recuperar áreas que passaram por um processo de degradação, dentre elas a exclusão de pastejo, utilização de plantas de cobertura e reflorestamento. A adoção de plantas de cobertura é uma técnica conservacionista que objetiva proteger o solo do impacto das gotas de chuva, favorece a infiltração da água no perfil do solo e reduz a velocidade do movimento horizontal em áreas declivosas. Assim, é uma técnica que reduz a ocorrência de processos erosivos e promove uma maior retenção de água, beneficiando o crescimento vegetal e o abastecimento do lençol freático (Silva, 2016). Plantas da família Fabaceae, popularmente conhecidas como leguminosas, se destacam pela característica de estabelecer relações mutualísticas com bactérias e favorecer o incremento de nitrogênio na biomassa vegetal, através do processo de fixação biológica (Lima Filho *et al.*, 2023). Por isso são corriqueiramente utilizadas na proteção do solo (como cobertura morta ou viva) em busca de conter ou reverter processos de degradação de terras (Nogueira *et al.*, 2012).

Reis, De Lima e Pauletto (2014) relataram a influência positiva do sistema radicular de gramíneas nos atributos físicos de um solo recuperado em área de mineração. Os pesquisadores observaram um aumento do carbono orgânico total e uma melhoria na estruturação do solo, com maiores diâmetros dos agregados, aumento da macroporosidade e redução da compactação. Outros autores avaliaram o efeito benéfico do plantio de cobertura para a atenuação de erosão eólica no sul do Brasil: a pesquisa apontou que a utilização de uma gramínea e uma leguminosa para a cobertura do solo foi uma técnica eficaz na contenção de sedimentos, com resultados que podem ser observados desde o primeiro ano de implantação e com efeito cumulativo nos anos subsequentes (Rovedder; Eltz, 2008).

O reflorestamento também é uma técnica viável e utilizada para minimizar ou reverter processos de degradação do solo, com efeitos positivos no reestabelecimento de comunidades microbianas e na manutenção dos ciclos biogeoquímicos (Zhang *et al.*, 2024).

Macedo *et al.* (2008) observaram o reestabelecimento da ciclagem de nutrientes ao combinar o plantio de leguminosas com a inoculação de micro-organismos simbiotes, que auxiliaram no aumento do estoque de C e N no solo, após um período de 13 anos. Com o reflorestamento de uma área exaurida por sucessivos ciclos de cultivo foi observado um aumento linear em diversos atributos do solo conforme aumentou a idade da floresta plantada Hu *et al.* (2016). Segundo a pesquisa, a técnica apresentou respostas positivas para os parâmetros porosidade, teor de carbono orgânico total, umidade do solo e incremento da biomassa e atividade microbiana.

Para decidir a técnica a ser adotada é importante avaliar o nível de degradação, pois nem sempre o plantio de espécies nativas será a estratégia mais viável, em casos em que a flora nativa já não consegue se reestabelecer na área (Davies; Johnson, 2024). Por outro lado, há casos em que o processo de regeneração natural pode ser favorecido, quando a atividade degradadora não remove totalmente a vegetação nativa, permitindo a rebrota natural, que pode acelerar o processo de recuperação em áreas degradadas na Caatinga. Essa técnica pode ser vantajosa, por não ser necessário realizar o plantio de mudas, principalmente em áreas próximas à remanescentes (Macêdo *et al.*, 2024). Baseado nesse princípio, uma técnica simples que vem sendo utilizada no semiárido brasileiro é a exclusão do pastejo ou pousio. Consiste em delimitar uma área degradada pela prática do sobrepastejo, fazendo o uso de cercas para evitar a entrada de animais. A terra então irá descansar e a vegetação nativa poderá prosperar e se reestabelecer (Oliveira Filho *et al.*, 2019).

Diversos estudos em áreas da Caatinga têm demonstrado melhorias em parâmetros químicos e biológicos de áreas onde foi adotada a exclusão do pastoreio visando a regeneração natural da vegetação (Lima *et al.*, 2024; Oliveira *et al.*, 2021; Oliveira Filho *et al.*, 2019; Silva *et al.*, 2024b). Ao excluir a ação dos animais numa área previamente delimitada, é favorecido a rebrota e o crescimento de vegetação natural. A queda das folhas na época seca, aspecto característico no bioma caatinga, promove uma intensificação da atividade microbiana e da ciclagem de nutrientes (Lima *et al.*, 2024). A utilização de cercas como estratégia de recuperação também se mostrou eficaz na proteção da vegetação em pastagens degradadas (Adem *et al.*, 2024); sendo observado um aumento da biomassa aérea quanto maior for o tempo de exclusão/ cercamento em locais de extração de lenha (Mekuria *et al.*, 2019). Além da melhoria dos atributos físicos e químicos do solo, efeitos benéficos também são observados em comunidades fúngicas ao recuperar solos degradados no semiárido (Silva *et al.*, 2022, 2024c).

4.5 Comunidade fúngica do solo

O solo é espaço para o desenvolvimento e abrigo de uma grande variedade de micro-organismos, considerado o maior reservatório de diversidade microbiana no globo terrestre (Banerjee; Van der Heijden, 2023). Essa diversidade de micro-organismos ocupando o mesmo habitat, seus produtos metabólicos, enzimáticos e conteúdo genético, formam um complexo interativo, bem delimitado, denominado microbioma (Berg *et al.*, 2020).

Os fungos constituem um dos principais grupos presentes na biomassa do solo, desempenhando inúmeras funções ecológicas para o ecossistema onde vivem (Bahram; Netherway, 2022). Os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) possuem a característica de estabelecer uma relação mutualística com a maioria das plantas terrestres, na qual as plantas hospedeiras fornecem carboidratos e lipídeos para os fungos simbiossiontes (Chandrasekaran; Paramasivan; Ahmad, 2024). Em contrapartida, os fungos atuam como extensões das raízes, promovendo uma maior eficiência na absorção de água e nutrientes, além de melhorar as propriedades físicas do solo e auxiliar na supressão de doenças (Bhupenchandra *et al.*, 2025). A melhoria das propriedades físicas do solo ocorre tanto pela ação mecânica que as hifas exercem sobre as partículas do solo – estimulando a agregação -, como pela produção e liberação de glomalina (Fall *et al.*, 2022; Nobre *et al.*, 2015), uma glicoproteína que tem ação cimentante e confere maior estabilidade aos agregados do solo (Barbosa *et al.*, 2021). Assim contribuem para uma maior conservação e proteção do solo, uma vez que o solo bem estruturado será menos suscetível aos processos erosivos (Moreira; Siqueira, 2006).

Por meio de alterações fisiológicas e morfológicas induzidas por FMA, as plantas que estabelecem a relação mutualística desenvolvem a capacidade de tolerar períodos de seca e garantir o seu desenvolvimento e reprodução (Wang *et al.*, 2023). Estudo realizado no Nordeste Brasileiro demonstrou que plantas da Caatinga inoculadas com FMA superaram o estresse hídrico e melhora a eficiência do uso de água, evidenciando o potencial para a utilização desses microrganismos em processos de recuperação de terras áridas degradadas (Pereira, S. *et al.*, 2021). A inoculação com FMA promove o crescimento de raízes mais saudáveis e facilita a absorção de nutrientes, contribuindo para o crescimento de plantas no semiárido. Condições de estresse ambiental, como déficit hídrico, funcionam como impulsionador para um maior desenvolvimento das hifas, que buscam água e nutrientes para manter a relação simbiótica (Nobre *et al.*, 2015). Essa adaptabilidade também foi destacada por (Silva *et al.*, 2022, 2024c) ao estudar os impactos da desertificação em FMA no semiárido brasileiro e observar que houve maior abundância de esporos em solos degradados em

comparação com áreas de mata nativa. Outra vantagem ecológica desses microrganismos é a possibilidade de atuar em processos de biorremediação. Estudos em região semiárida demonstraram que a simbiose com fungos nativos promove um maior crescimento de espécie florestal nativa da Caatinga e atenua a toxicidade em solos contaminados por metais (Andrade *et al.*, 2025; Garcia; Mendes Filho, 2022).

Não somente os indivíduos que realizam simbiose trazem tais benefícios para o sistema solo-planta. Há também fungos que vivem livre no solo, obtendo energia de material orgânico ao atuar na decomposição de serapilheira – saprofíticos (Wang *et al.*, 2023). Essa ação decompositora está intimamente relacionada à ciclagem de nutrientes, acúmulo de carbono orgânico e maior agregação do solo (Kang *et al.*, 2023). Os fungos convertem a matéria orgânica morta em biomassa, dióxido de carbono e ácidos orgânicos, e fornecem nutrientes para o crescimento das plantas (Fraç *et al.*, 2018), se destacam por atuar nos principais ciclos biogeoquímicos que ocorrem no solo (nitrogênio, fósforo e carbono), essencial para a nutrição e desenvolvimento das plantas terrestres (Fall *et al.*, 2022). A atuação no ciclo biogeoquímico do P consiste na habilidade dos micro-organismos em facilitar a absorção desse elemento essencial, mas que frequentemente se encontra indisponível para as plantas, através da solubilização do nutriente na solução do solo (Fu *et al.*, 2024; Kaur *et al.*, 2024).

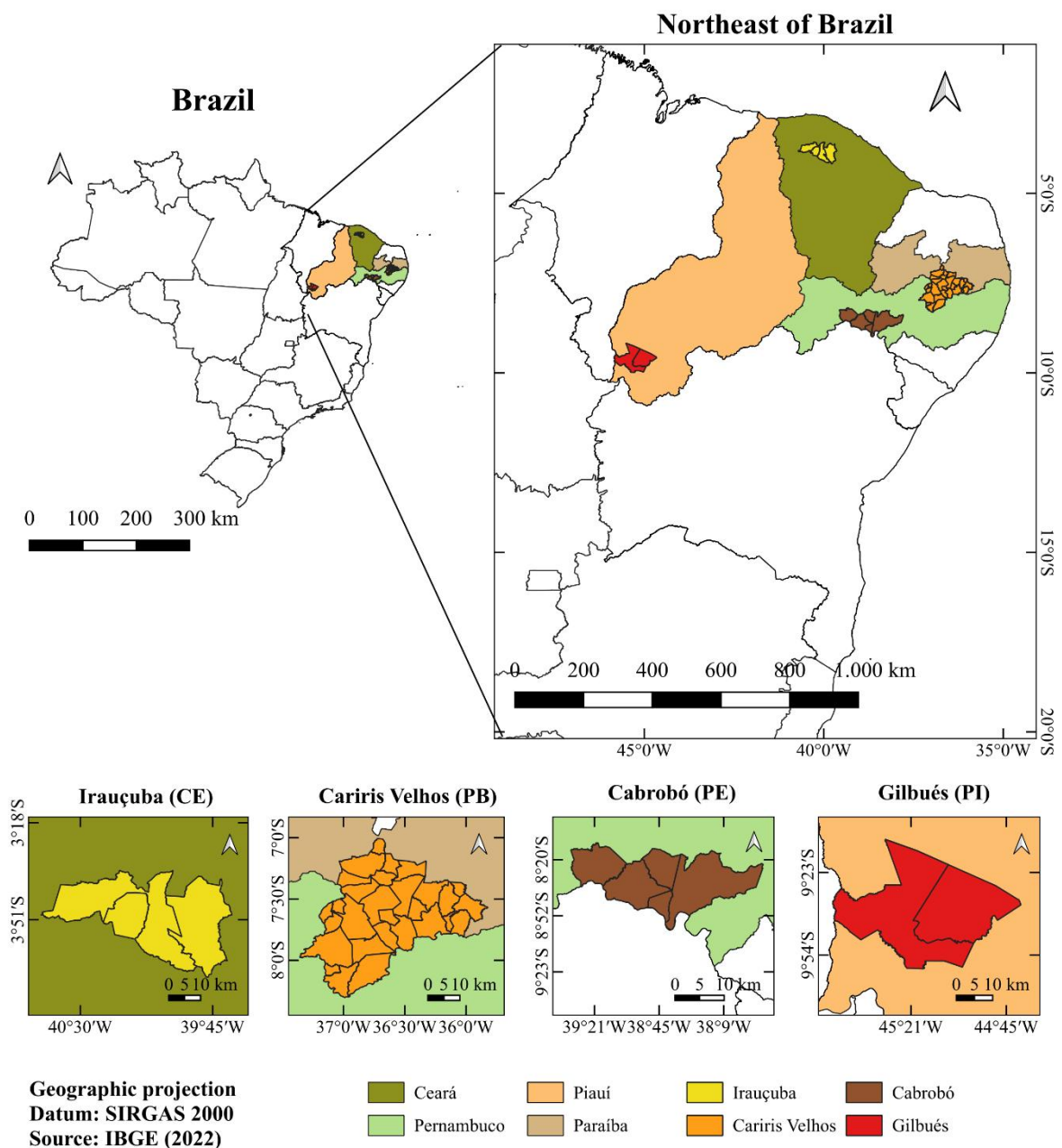
Conhecer os inúmeros benefícios desses microrganismos permite o desenvolvimento de produtos alternativos e estratégias que podem favorecer tanto a produtividade de culturas agrícolas como melhorar a saúde do solo em regiões secas (Araujo *et al.*, 2024). Estudos recentes constataram os efeitos positivos sobre a comunidade fúngica do solo em áreas onde foram adotadas a exclusão de pastoreio (Wang, Juan *et al.*, 2023). Da mesma forma, Silva *et al.* (2022, 2024c) observaram que a comunidade fúngica é positivamente influenciada pela exclusão de pastoreio em áreas desertificadas no semiárido brasileiro e ressalta o potencial dessa prática como método de recuperação de solos degradados.

5 METODOLOGIA

5.1 Caracterização da área

A pesquisa foi realizada em quatro Núcleos de Desertificação (ND) do semiárido brasileiro (Figura 1): Irauçuba (CE), Cariris Velhos (PB), Cabrobó (PE) e Gilbués (PI), caracterizados a seguir em relação à localização, condições climáticas e práticas de uso e manejo do solo.

Figura 1 - Mapa de localização dos quatro núcleos de desertificação onde foram realizadas as coletas do estudo



Fonte: Elaborado pelo autor.

5.1.1 Núcleo de Irauçuba

Fica localizado na parte norte do estado do Ceará (3°44'S e 39°46'W, 152 m acima do nível do mar) e distante 176 km da capital (Fortaleza). O clima predominante na região é o semiárido, com baixa precipitação média anual (~540 mm ano⁻¹), concentrada nos primeiros quatro meses do ano (janeiro-abril). Segundo o sistema de classificação de Köppen-Geiger, o clima da região pertence a classe BSh, ou seja, seco, semiárido e de baixa altitude (Alvares *et al.*, 2013).

A atividade antrópica mais realizada no ND de Irauçuba é a pecuária extensiva, a qual inclui o pastejo de ovinos, caprinos, bovinos e equinos sobre a vegetação nativa da Caatinga. Contudo, o número de animais geralmente excede a capacidade de suporte da área, levando a supressão da vegetação nativa (Oliveira *et al.*, 2021; Oliveira Filho *et al.*, 2019). Esse fenômeno, que recebe o nome de sobrepastejo, impulsiona o processo de desertificação do solo (Pereira, A. *et al.*, 2021).

5.1.2 Núcleo de Cabrobó

Em Pernambuco, o total da área degradada atinge 3.286,42 km². Essas áreas têm uma maior concentração na região sul do estado e corresponde ao Núcleo de Cabrobó (CGEE, 2016). Sua sede situa-se aproximadamente a 325 metros em relação ao nível do mar e coordenadas geográficas 08°30'43''S e 39°18'24''WGr (Soares *et al.*, 2016). Conforme classificação de Köppen, o clima predominante na região é do tipo BSh, semiárido quente, com precipitação média anual inferior a 500 mm (Alvares *et al.*, 2013). Dentre as atividades que colaboram para o processo de degradação no núcleo de Cabrobó, os principais fatores são: o desmatamento oriundo da extração de lenha ou para abertura de pastagens e a superlotação animal da pecuária extensiva (Lopes; Soares, 2016).

5.1.3 Núcleo de Cariris Velhos

Fica localizado na região centro-sul do estado da Paraíba (7°22'24"S, 36°31'40"W) distando de 180 a 300 km da capital João Pessoa, altitude acima de 300m do nível do mar. O clima predominante é o Bsh semiárido quente, conforme classificação de Koppen, e temperatura média anual em torno de 26 °C (Nascimento; Alves, 2008). Apresenta a menor média de precipitação pluviométrica entre todos os ND's, com valores em torno de 400mm; as

precipitações são escassas e irregulares, ocorrem entre fevereiro e maio, frequentemente concentrada em dois ou três meses (De Sousa *et al.*, 2007). O processo de degradação de terras no ND de Cariris Velhos está principalmente relacionado com o pastejo excessivo e atividades que levam à redução da mata nativa, como a obtenção de lenha e carvão para indústrias; e a mineração (De Sousa, 2007).

5.1.4 Núcleo de Gilbués

Fica localizado nas coordenadas 09°49'55''S e 45°20'38''W, 481 m acima do nível do mar) e distante 769 km da capital (Teresina). O clima predominante é o tropical subúmido seco, com médias anuais de precipitação de 1.000 mm e temperatura de 35°C (Pereira *et al.*, 2022b). A área mapeada tem 7592,90 km² concentradas no sudoeste do estado (CGEE, 2016). Além da substituição da caatinga pela agricultura e pecuária que foi a causa principal para a intensa degradação, essas áreas sofreram também com os impactos decorrentes de atividades de mineração (Brasil, 2005). Atualmente, as áreas degradadas do ND de Gilbués possuem menos que 1% da sua vegetação nativa (Pereira *et al.*, 2022b).

As informações resumidas de cada núcleo de desertificação em relação às condições edafoclimáticas e causas da degradação estão descritas a seguir na tabela 1.

Tabela 1 – Principais características dos núcleos de desertificação estudados

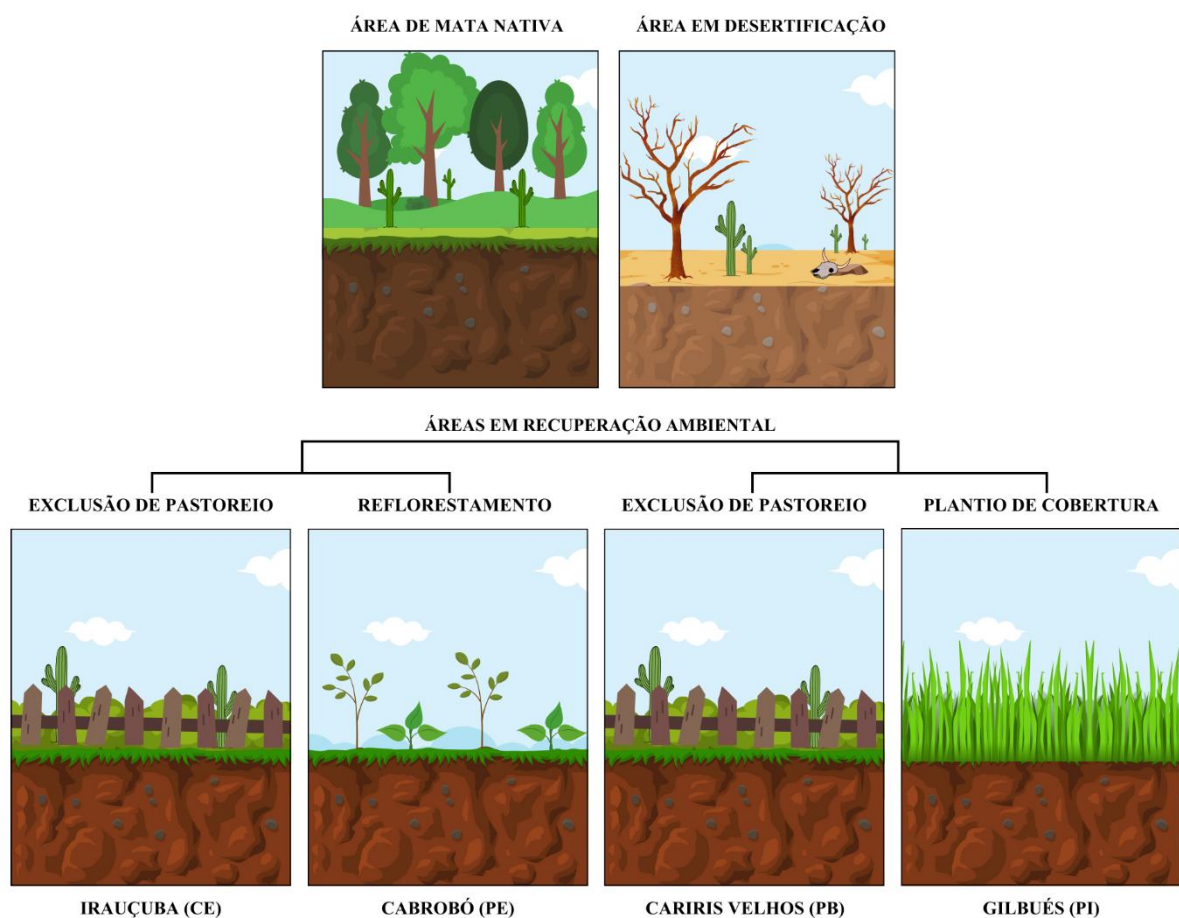
Núcleo	Coordenadas	Clima	Tipo de solo	Causas de degradação
Cariris Velhos (PB)	07° 22' 24" S e 36° 31' 33" W	semiárido quente	Planossolos	Sobrepastejo, e desmatamento
Cabrobó (PE)	08° 35' 42" S e 38° 31' 22.98" W	semiárido quente	Planossolos	Sobrepastejo e desmatamento
Gilbués (PI)	09° 46' 15.52" S e 45° 18' 0.49" W	subúmido seco	Luvissolos	Desmatamento e mineração
Irauçuba (CE)	03° 46' 49.63" S e 39° 49' 2.55" W	Semiárido quente	Planossolos	Desmatamento e Sobrepastejo

Fonte: Alvares *et al.* 2013; BRASIL, 2005; De Sousa, 2007; Lopes; Soares, 2016; Oliveira Filho *et al.* 2019.

5.1.5 Áreas experimentais

Foram analisados três cenários (Figura 2): 1) áreas de mata nativa da Caatinga, 2) áreas afetadas pela desertificação, 3) áreas em recuperação ambiental. Em cada núcleo foi adotada uma técnica diferente de recuperação do solo. Em Irauçuba (CE) e Cariris Velhos (PB), foram implementadas áreas de exclusão do pastoreio nos anos 2000 e 2010, respectivamente. Foram utilizadas cercas para evitar a entrada de animais, delimitando as áreas com dimensões de 50 m x 50 m. No ND de Gilbués (PI) a área de recuperação foi implantada no ano de 2006, quando foi realizado o plantio de cobertura utilizando sementes de *Crotalaria juncea* na proporção de 2.500 plantas ha⁻¹. Atualmente, a cultura cobre mais de 90% da superfície do solo. Para o ND de Cabrobó (PE) a técnica adotada foi o reflorestamento com espécies da Caatinga. As áreas de recuperação foram delimitadas no ano de 2001, onde foram plantadas espécies arbóreas e cactáceas, seguidos do isolamento da área.

Figura 2 - Ilustração das áreas experimentais



Fonte: Elaborada pelo autor

Em todos os núcleos, as áreas com vegetação nativa foram utilizadas como referência para comparação da eficiência do processo de recuperação ambiental. Assim, foram coletadas amostras de áreas com a presença de mata nativa próximas aos campos experimentais. Para a análise das terras degradadas as amostras foram coletadas também de áreas adjacentes, que apresentavam os sinais de desertificação, obedecendo sempre as mesmas dimensões do quadrante (50 m x 50 m).

Este projeto faz parte da iniciativa do Caatinga Microbiome Initiative (Araujo *et al.*, 2024), que tem como objetivo avaliar o microbioma do solo em áreas em processo de desertificação e identificar funções de grupos microbianos envolvidas em processo de restauração nas regiões áridas brasileiras. Neste trabalho específico, os grupos fúngicos são o foco do estudo.

5.1.6 Coleta de solo

As amostras de solo foram coletadas apenas na camada de 0-10 cm de profundidade, por ser a camada onde ocorre uma maior atividade biológica e maior aporte de matéria orgânica e nutrientes. Cada ND foi dividido em 3 áreas experimentais (cenários) e em cada um desses cenários foram coletadas 6 amostras compostas. Desta forma, serão 4 núcleos de desertificação x 3 cenários x 6 amostras compostas (repetições), totalizando 72 amostras. O solo coletado foi imediatamente armazenado em sacos plásticos estéreis devidamente identificados e transportados sob refrigeração ao Laboratório de Microbiologia do Solo pertencente ao Departamento de Ciências do Solo, Universidade Federal do Ceará.

5.2 Caracterização do solo

5.2.1 Análises químicas e físicas

Para a realização das análises físico-químicas, uma parte de cada amostra foi separada e, após secagem ao ar, submetida ao peneiramento utilizando peneiras com malha de 2 mm de diâmetro de abertura. O diâmetro médio ponderado foi determinado após submeter amostras de torrões por sucessivos peneiramentos. Foram realizadas também análises químicas para a determinação do pH do solo, condutividade elétrica, teor de Na⁺ e PST, além dos teores de macronutrientes (C, P, e N total). Todos os procedimentos supracitados foram realizados conforme metodologia proposta por Teixeira *et al.* (2017).

5.2.2 Análises biológicas

A glomalina presente no solo foi quantificada como proteína do solo relacionada à glomalina (PSRG), sendo diferenciadas duas frações em razão das condições de extração: a glomalina facilmente extraível (PSRG-FE) e a glomalina total (PSRG-T) (Wright & Upadhyaya, 1998; Rillig, 2004). A fração PSRG-FE foi extraída em autoclave, utilizando 1 g de solo seco e 8 mL de solução de citrato de sódio 20 mmol L⁻¹ (pH 7,4), a 121 °C por 30 minutos. A PSRG-T foi obtida utilizando-se 1 g de solo e 8 mL de citrato de sódio 50 mmol L⁻¹ (pH 8,0), a 121 °C por 60 min. Após a extração, ambas as amostras foram centrifugadas a 5.000 g por 20 minutos, e o sobrenadante foi separado para posterior quantificação da proteína. A concentração de PSRG foi determinada pelo método de Bradford (1976), conforme modificação proposta por Wright *et al.* (1996), utilizando albumina de soro bovino (BSA) como padrão. Os valores obtidos foram corrigidos para mg de proteína por grama de solo seco, considerando o volume total de sobrenadante e a massa seca da amostra.

O carbono orgânico total do solo foi quantificado pelo método de digestão por via úmida, que utiliza uma mistura de dicromato de potássio para a oxidação da matéria orgânica (Teixeira *et al.*, 2017). Para a determinação do carbono microbiano foi seguido o método de fumigação-extração, aplicando 1 mL de clorofórmio diretamente sobre as amostras e incubação por 24 h em ambiente fechado, sem luz e posterior extração utilizando sulfato de potássio (K₂SO₄) 0,5M (Vance, Brookes, Jenkinson, 1987).

A atividade das enzimas β-glicosidase, Fosfatase ácida e Arilsulfatase foram quantificadas para estimar a aquisição de C, P e S, respectivamente. As amostras de solo receberam 5 ml da solução tampão, 1 mL do indicador p-nitrofenol e foram submetidas ao banho maria por 1 hora a 37 °C (Eivazi e Tabatabai, 1988; Kandeler e Gerber, 1988). Para estimar a aquisição de N a enzima quantificada foi a urease, utilizando ureia como substrato e indicador da atividade, por um período de 2 horas em banho maria (Tabatabai e Bremner, 1969). Após esse período, a atividade foi interrompida com a inserção de reagente, filtrada e utilizada para leitura em aparelho espectrofotômetro. Os valores obtidos foram utilizados também para estabelecer as relações enzimáticas C/N, C/P, N/P e para calcular os vetores de ângulo (A) e comprimento (L), conforme (Moorhead *et al.*, (2016):

$$\text{Vetor L} = \sqrt{\left(\frac{\ln C}{\ln P}\right)^2 + \left(\frac{\ln C}{\ln N}\right)^2}$$

$$\text{Vetor A} = \text{DEGREES}(\text{ATAN2}\left(\left(\frac{\ln C}{\ln P}\right), \left(\frac{\ln C}{\ln N}\right)\right))$$

Os valores de atividade enzimática, os vetores enzimáticos e as relações estequiométricas foram submetidos à análise de variância (ANOVA) para verificar diferenças entre os cenários estudados. Quando constatada significância estatística, as médias foram comparadas pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade ($p \leq 0,05$), considerando-se cada cenário dentro de cada núcleo de desertificação. As análises estatísticas foram realizadas no programa AgroEstat e os gráficos foram elaborados no SigmaPlot (versão 15.0).

5.2.3 Extração de DNA

Para cada amostra foi utilizado 0,5 g de solo, transferida para microtubos e submetida ao processo de extração de DNA utilizando o DNeasy®PowerSoil®Pro Kit® e uma minicentrífuga (Qiagen, USA), conforme as recomendações do manual do fabricante. Desse procedimento foi obtido um volume de 50 µl para cada amostra de solo, contendo o material genético suspenso em solução. O material foi quantificado em aparelho NanoDrop ND-1000 (Thermo Scientific, Waltham, MA, USA) e destinados para o sequenciamento do amplicons da região ITS para a caracterização de grupos fúngicos usando o Illumina HiSeq X Ten na empresa NovoGene (China). Os produtos de PCR foram purificados com AMPure XP e a amplificação para o preparo de bibliotecas foi realizado com o par de *primers* ITS5 e ITS2.

5.3 Análise de Bioinformática

5.3.1 Tratamento dos dados

Das 72 amostras total, 4 amostras falharam no processo de sequenciamento. Foram analisados os dados brutos demultiplexados de 68 amostras no software QIIME 2 (Quantitative Insights Into Microbial Ecology; versão 2024.10) (Bolyen *et al.*, 2019). No total, foram obtidas 23279 ASV's a partir das leituras de alta qualidade pareadas e filtradas para a remoção de quimeras através do comando denoise, utilizando o pacote DADA2 (Callahan *et al.*, 2016). As ASVs foram classificadas utilizando o banco de dados pré-treinados para ITS Unite-its_classifier para atribuição da taxonomia de grupos fúngicos (Abarenkov *et al.*, 2025). As informações de taxonomia e de frequências de ASVs por amostras foram exportadas em planilhas de Excel e processadas no R Studio (v. 4.5.1), utilizando o pacote phyloseq

(McMurdie; Holmes, 2013) para análises de composição taxonômica; diversidade (alpha e beta); correlações com dados ambientais; determinação de grupos especialistas e generalistas; análises de redes ecológicas (networks) e predição funcional.

5.3.2 Análises de diversidade e composição taxonômica

A composição dos grupos fúngicos foi analisada utilizando os níveis de filo e gênero como entrada e a abundância relativa (%) por meio de um histograma. Os valores de p foram obtidos utilizando o teste de Tukey-Kramer bilateral com correção de Benjamini-Hochberg (Benjamini; Hochberg, 1995).

Para a análise da diversidade fúngica, foi realizada a rarefação a uma profundidade de 20000 sequências por amostra. As métricas de diversidade alfa, como a riqueza microbiana (número de ASVs) e o índice de Shannon, foram calculadas pelo algoritmo `core_diversity_analyses.py` no QIIME 2 (v. 2024.10), a diferença de médias foi calculada pelo teste de Kruskal-Wallis ($p \leq 0.05$). Para a determinação da β -diversidade, foi realizada a análise de coordenadas principais (PCoA) com base na distância de Bray-Curtis, utilizando o pacote `Vegan` (Oksanen *et al.*, 2025) no R. Adicionalmente, a análise de variância multivariada permutacional (PerMANOVA) foi utilizada para medir diferenças significativas na estrutura das comunidades entre os diferentes cenários avaliados (Luo *et al.*, 2021).

5.3.3 Análise de correlação ambiental

As propriedades físicas, químicas e biológicas do solo foram relacionadas com os grupos fúngicos a nível de gênero por meio do teste de Spearman para a criação de uma matriz de correlação, atribuindo significância estatística para valores de $p < 0,05$, utilizando o pacote `corrplot` (v. 0.95) no R Studio (v. 4.5.1) (Wei; Simko, 2024).

5.3.4 Análise de nichos ecológicos

Para a determinação de grupos especialistas e generalistas, foi utilizado o pacote `vegan` e a função `clamteste` no R Studio (Pedrinho *et al.*, 2020). O método de classificação multinominal de espécies (CLAM) compara a abundância relativa de espécies em dois habitats diferentes de forma simultânea, classificando como generalistas, especialistas ou raras demais para serem classificadas (Chazdon *et al.*, 2011). Em nosso estudo, as ASVs encontradas em

apenas um cenário (nativo, degradado, recuperado) foram consideradas especialistas de habitat e aquelas que estavam presentes simultaneamente em dois cenários correlacionados (nativo x degradado; nativo x recuperado; recuperado x degradado) foram denominadas generalistas.

5.3.5 *Análises de networks*

Foram construídas redes ecológicas moleculares fúngicas a partir de 200 ASV's de maior abundância relativa, utilizando o pacote ggClusterNet e o método de Spearman no Studio R, com um nível de correlação $\geq 0,6$ e $p \leq 0.05$ para obtenção de métricas (número de nós, arestas positivas e negativas, grau médio, número de clusters, e outros) para as áreas nativa, recuperada e degradada de cada núcleo, seguindo o pipeline desenvolvido por Wen *et al.* (2022). Posteriormente, o software Gephi (v 0.10.1) foi utilizado para a visualização da rede de coocorrência fúngica (Bastian; Heymann; Jacomy, 2009).

5.3.6 *Análise de predição funcional*

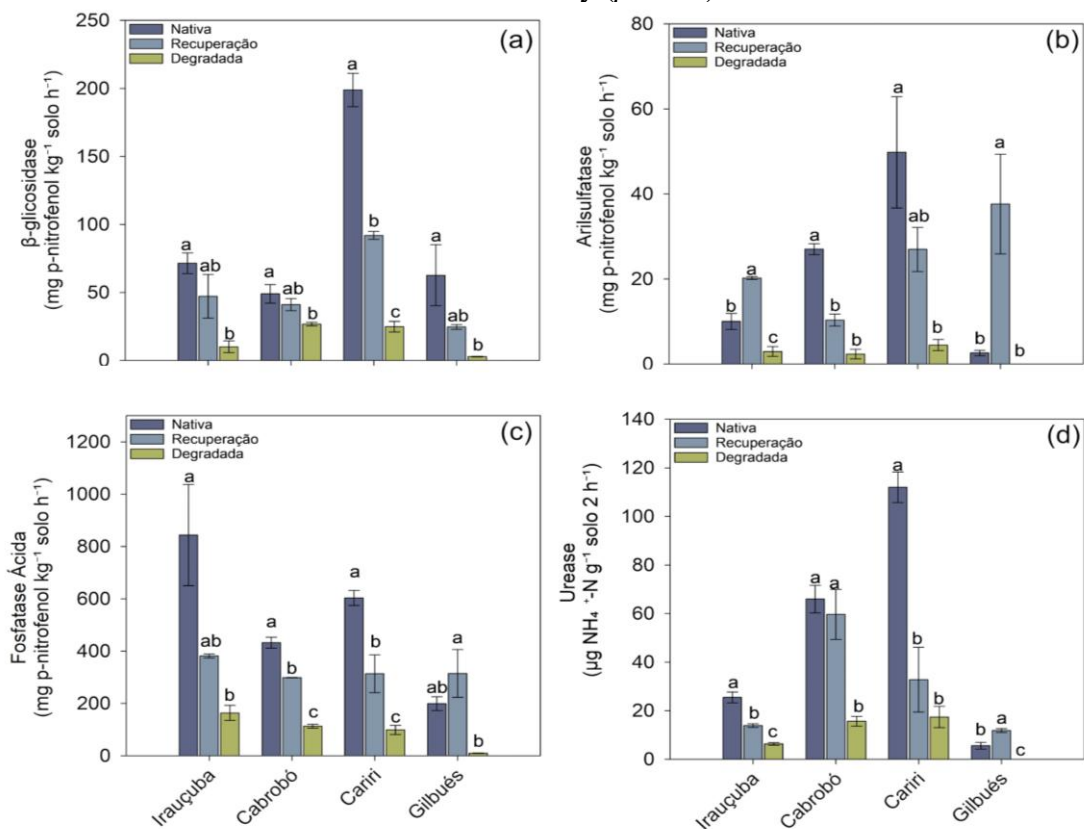
Foi utilizada a base de dados FungalTraits, que relaciona os táxons atribuídos às ASVs às suas funções ecológicas descritas na literatura, classificando-os de acordo com o modo de vida e a guilda ecológica. O script utilizou a taxonomia presente no objeto phyloseq, considerando o nível taxonômico de gênero, e realizou o cruzamento com a planilha da base FungalTraits para a identificação das guildas funcionais. Após a atribuição funcional, foi realizada a quantificação da abundância relativa dos grupos ecológicos, com posterior estratificação por núcleo de desertificação e por cenário de manejo (nativo, recuperação e degradado). As 10 guildas com maior abundância de ASV's correspondentes foram utilizadas para gerar um heatmap baseado em z-scores.

6 RESULTADOS

6.1 Atividade e estequiometria enzimática

A atividade da β -glicosidase foi significativamente superior nas áreas nativas, seguida pelas áreas em recuperação e degradadas, independentemente do núcleo de desertificação (Figura 3A). O mesmo padrão ocorreu para a atividade da fosfatase ácida, com exceção do núcleo de Gilbués, onde a área em recuperação apresentou uma maior atividade enzimática (Figura 3C). A área em recuperação de Gilbués também teve maior atividade da Urease, em Cariri a área de recuperação se assemelhou à área degradada (Figura 3D). Apenas em Irauçuba foi mantido o padrão (Nativa > Recuperação > Degradada). Em Gilbués e Irauçuba a arilsulfatase teve maior atividade nas áreas de recuperação, em Cabrobó a atividade enzimática na área de recuperação não diferiu significativamente da área degradada (Figura 3B).

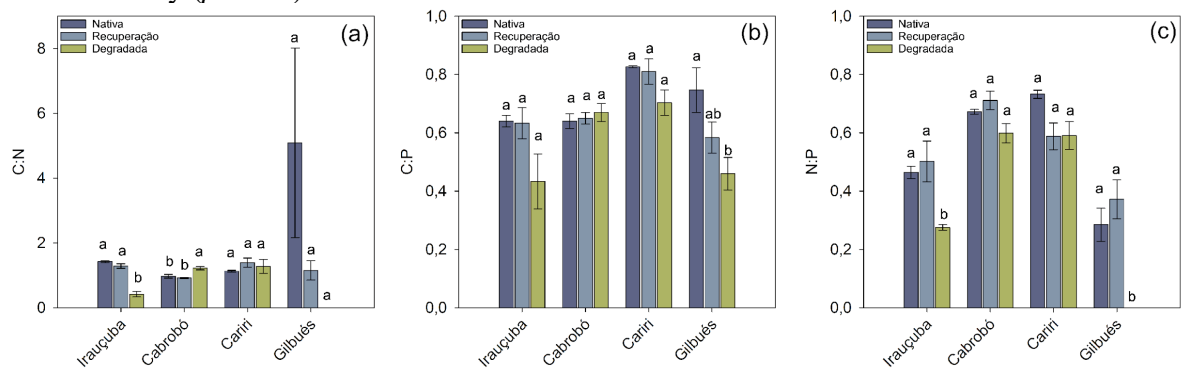
Figura 3 - Atividade enzimática do solo em áreas nativas, degradadas e em recuperação em quatro núcleos de desertificação: (a) β -glicosidase, (b) arilsulfatase, (c) fosfatase ácida, e (d) urease. Médias seguidas pela mesma letra dentro de cada núcleo de desertificação não diferem significativamente de acordo com o teste de Tukey ($p \leq 0.05$).



Fonte: Elaborado pelo autor

As áreas de recuperação ambiental se assemelharam às áreas de mata nativa para as relações estequiométricas analisadas em todos os núcleos de desertificação (Figura 4). Em Cabrobó, houve diferença significativa para a relação C/N na área degradada em comparação com a área de mata nativa e em recuperação. Em Irauçuba, as áreas degradadas apresentaram menor relação C/N e N/P. Em Gilbués teve uma menor relação C/P na área degradada e não foi possível obter as relações C/N e N/P para as áreas em processo de desertificação, devido à baixa atividade da urease.

Figura 4 - Relações estequiométricas do solo em áreas nativas, degradadas e em recuperação em quatro núcleos de desertificação: (a) relação carbono:nitrogênio (C:N), (b) relação carbono:fósforo (C:P) e (c) relação nitrogênio:fósforo (N:P). As médias seguidas pela mesma letra dentro de cada núcleo de desertificação não diferem significativamente de acordo com o teste de Tukey ($p \leq 0.05$).



Fonte: Elaborado pelo autor

Os valores dos vetores L e A variaram conforme manejo e localização (Tabela 2). Todas as áreas apresentaram valores de comprimento (vetor L) abaixo de 1, indicando uma limitação microbiana por C. No cálculo do vetor A, os valores de ângulo foram acima de 45° , indicando a limitação microbiana por P em todas as áreas, com exceção das áreas degradadas em Gilbués e Irauçuba.

Tabela 2 – Valores de ângulo (A) e comprimento (L) de vetor em solos de áreas nativas, degradadas e em recuperação em quatro núcleos de desertificação. Médias seguidas pela mesma letra dentro de cada núcleo de desertificação não diferem significativamente de acordo com o teste de Tukey ($p \leq 0.05$).

		Nativa	Recuperada	Degradada
Irauçuba	Vetor L	0.70±0.005 a	0.68±5.20x10 ⁻⁹ a	0.41±0.052 b
	Vetor A	56,08±0,64 a	55,43±1,93 a	27,73±0,60 b
Cabrobó	Vetor L	0,63±0,018 b	0,62±0,006 b	0,69±0,009 a
	Vetor A	51,43±0,23 ab	50,51±0,72 b	53,13±0,61 a
Cariri	Vetor L	0,70±0,006 a	0,73±0,025 a	0,69±0,038 a
	Vetor A	49,53±0,25 b	52,37±0,87 ab	52,87±0,81 a
Gilbués	Vetor L	0,84±0,066 a	0,69±0,015 a	0,31±0,025 b

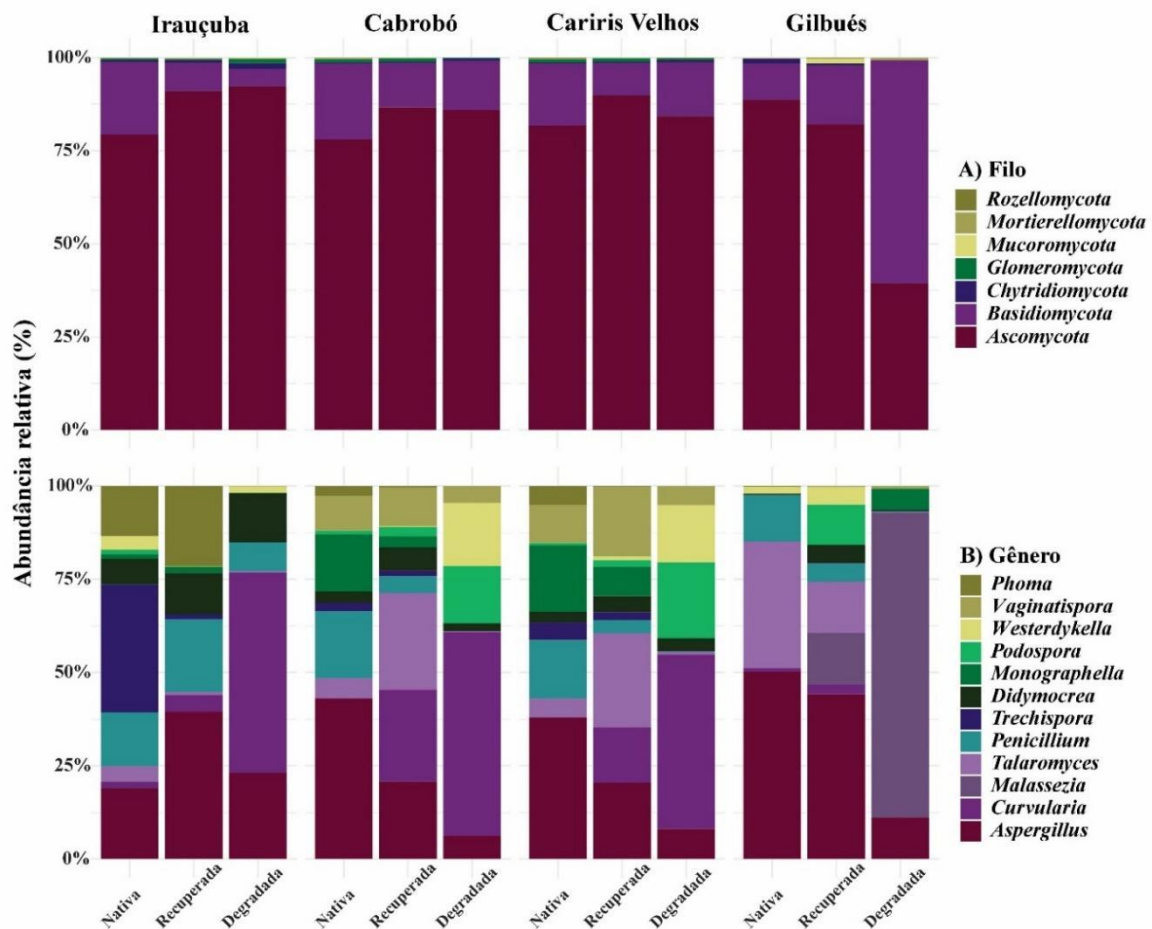
Vetor A 59,44±0,76 a 57,75±1,10 a 0,00±0,00 b

Fonte: Elaborado pelo autor

6.2 Composição taxonômica

Os principais filos encontrados nos quatro núcleos foram *Ascomycota*, *Basidiomycota*, *Chytridiomycota*, *Glomeromycota*, *Mucoromycota*, *Mortierellomycota* e *Rozellomycota* (Figura 5a). Os filos *Ascomycota* e *Basidiomycota* foram dominantes em todas as amostras, a abundância relativa combinada dos dois soma mais de 90%. Foram ranqueados os 10 gêneros mais abundantes encontrados nas amostras de cada núcleo e cenário (Figura 5b). O gênero *Aspergillus* apresentou maior abundância relativa nas áreas de mata nativa e de recuperação ambiental e decresceu em áreas degradadas. Um padrão similar ocorreu para o gênero *Penicillium*. Na área degradada de Gilbués houve maior abundância do gênero *Malassezia*, nos demais núcleos houve um aumento da abundância relativa de *Curvularia*.

Figura 5 - Gráfico de barras para a abundância relativa de comunidades fúngicas em nível de filo (A) e gênero (B) em solos de áreas nativas, degradadas e em recuperação em quatro núcleos de desertificação no semiárido brasileiro.

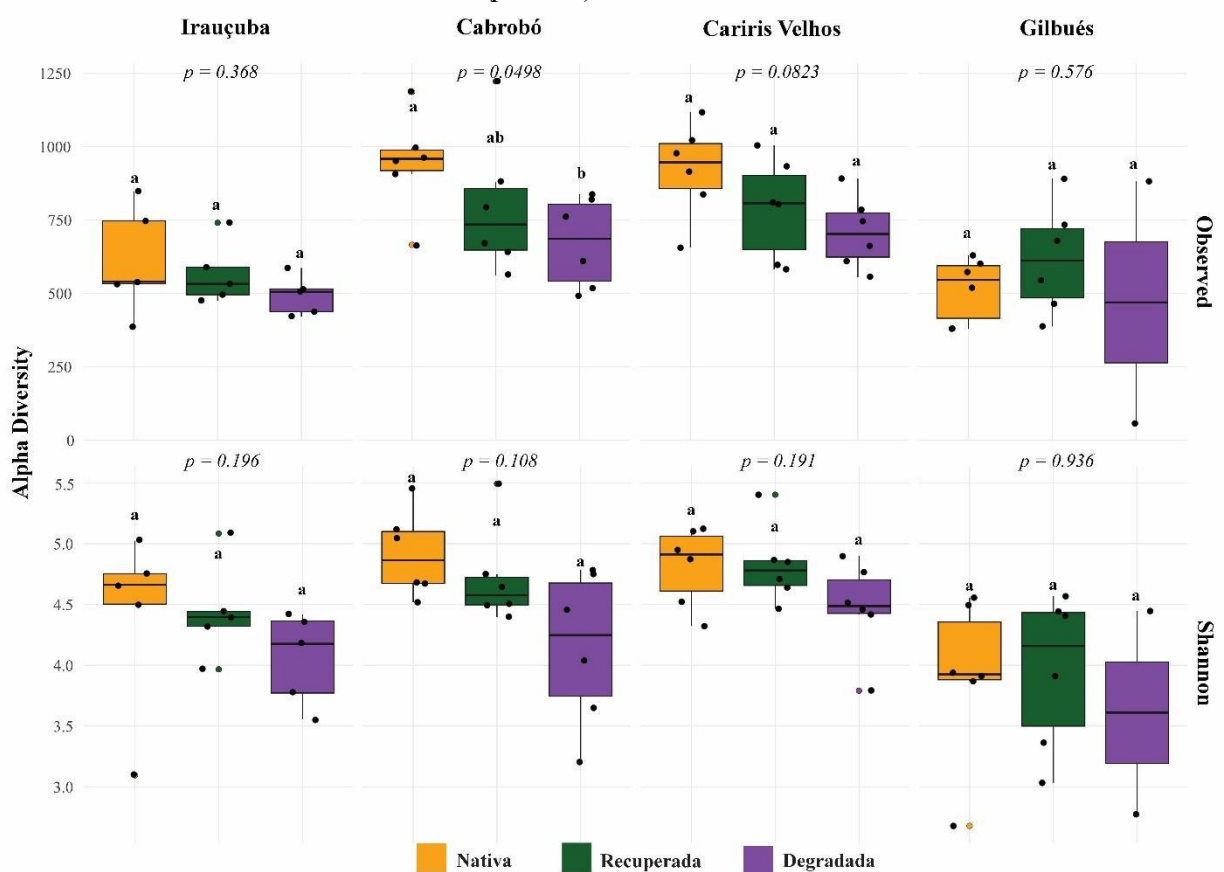


Fonte: Elaborado pelo autor

6.3 Diversidade fúngica do solo

O índice de Shannon não apresentou diferença significativa para a alfa diversidade de fungos nas áreas de estudo. Houve diferença significativa na riqueza observada pelo teste de Kruskal-Wallis ($p > 0.05$) entre áreas de mata nativa, degradada e em recuperação apenas no núcleo de Cabrobó, com maiores valores na área nativa (letra a) e menores valores em área degradada (letra b) (Figura 6).

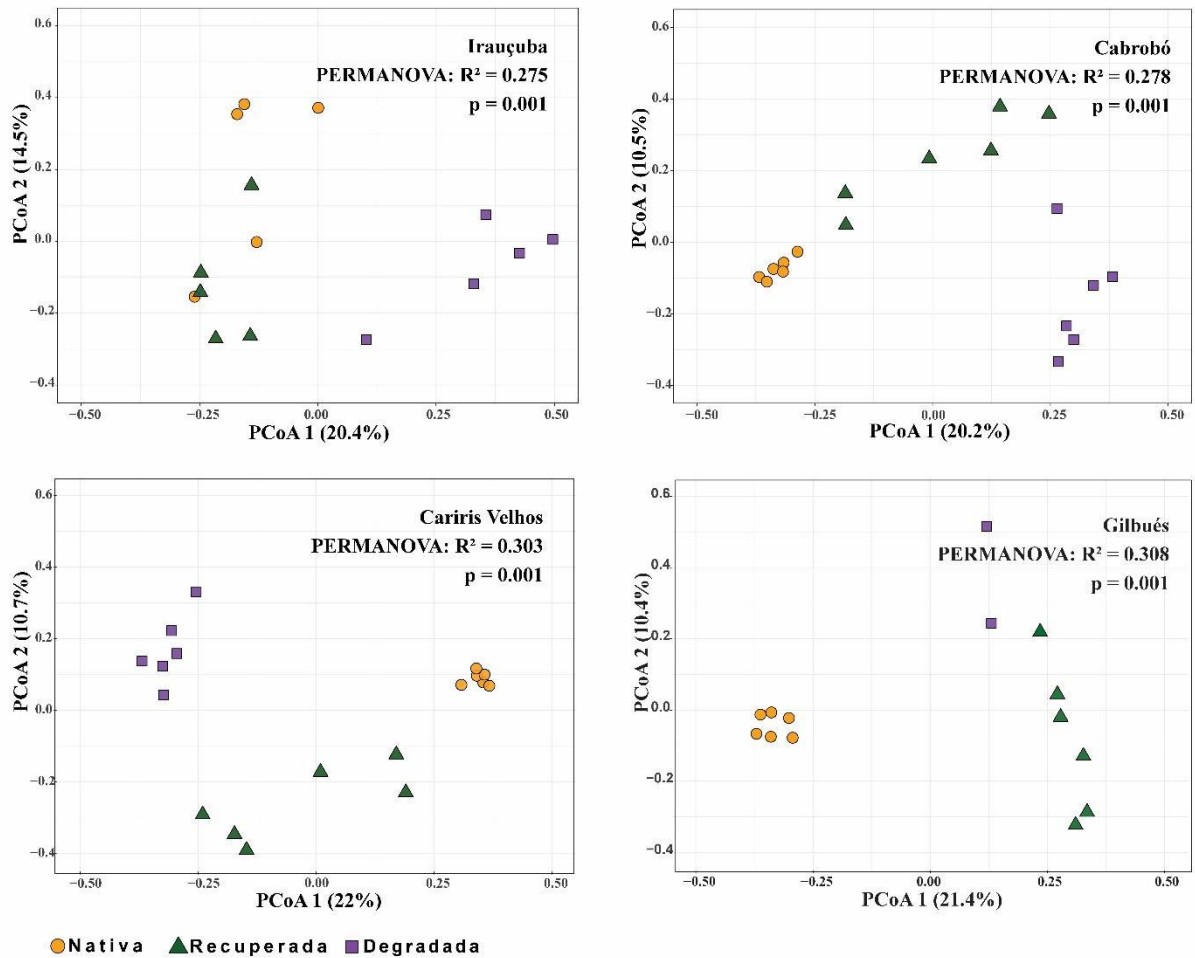
Figura 6 - Análise da alpha diversidade pelos índices de Shannon e Observed em solos de áreas nativas, degradadas e em recuperação em quatro núcleos de desertificação. As médias seguidas pela mesma letra dentro de cada núcleo de desertificação não diferem significativamente de acordo com o teste de Kruskal-Wallis ($p \leq 0.05$).



Fonte: Elaborado pelo autor

A análise de PCoA baseado em distância Bray-Curtis indicou diferença na β -diversidade das comunidades fúngicas em solos de mata nativa, degradada e em recuperação em todos os núcleos (Figura 7). Irauçuba, Cabrobó, Cariris Velhos e Gilbués apresentaram os valores de $R^2 = 0,275; 0,278; 0,303; 0,308$; ($p = 0,001$), respectivamente.

Figura 7 - Análise de β -diversidade fúngica por meio da análise de componentes principais baseada em Bray-Curtis em solos de áreas nativas, degradadas e em recuperação, representados pelas cores laranja, verde e roxo, respectivamente, em quatro núcleos de desertificação do semiárido brasileiro: Irauçuba (A), Cabrobó (B), Cariris Velhos (C) e Gilbués (D)



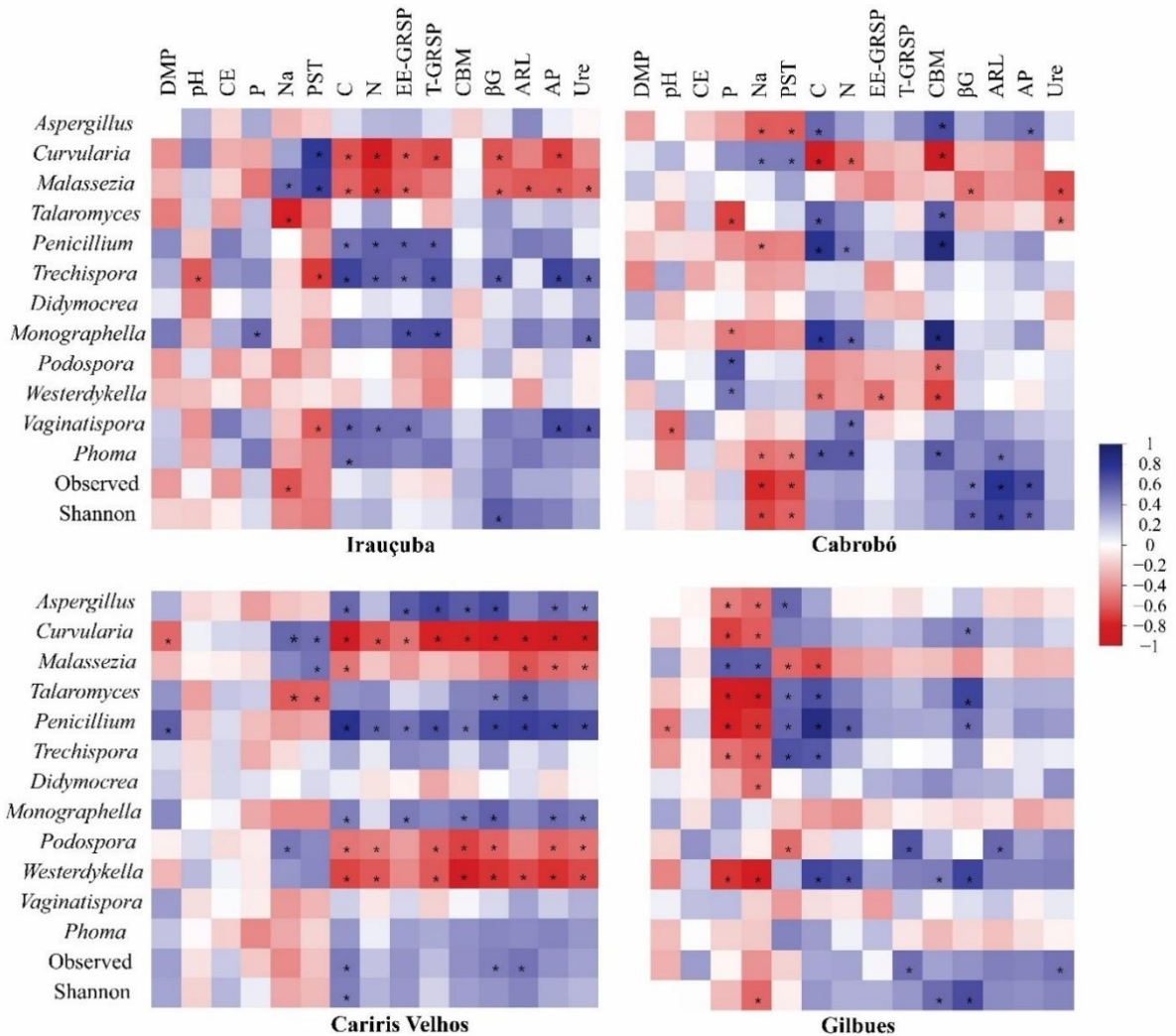
Fonte: Elaborado pelo autor

6.4 Correlação com fatores ambientais

A atividade enzimática, produção de proteína do solo relacionada a glomalina, carbono da biomassa microbiana, teores de C, N são os principais fatores que influenciam a comunidade fúngica de forma positiva nos diferentes núcleos (Figura 8). A porcentagem de sódio trocável e os teores de Na e P foram os fatores que influenciaram mais negativamente. *Aspergillus*, *Penicillium* e *Trechispora* foram os gêneros que apresentaram mais correlações positivas, enquanto *Curvularia*, *Malassezia*, *Podospora* e *Westerdykella* são mais influenciados negativamente pelas propriedades do solo.

Figura 8 - Mapa de calor dos coeficientes de correlação de Spearman e significância estatística entre a abundância de gêneros fúngicos e os parâmetros físicos, químicos e biológicos do solo.

As cores azul e vermelha indicam correlações positivas e negativas, respectivamente. O asterisco (*) indica correlações significativas pelo teste de Tukey ($P < 0,05$). DMP: Diâmetro Médio Ponderado, CE: condutividade elétrica, P: fósforo, Na^+ : sódio, PST: Porcentagem de sódio trocável, C: carbono, N: nitrogênio, EE-GRSP: glomalina facilmente extraível, T-GRSP: glomalina total, CBM: carbono da biomassa microbiana; βG : Betaglicosidase; ARL: Arilsulfatase; AP: Fosfatase ácida; Ure: Urease.



Fonte: Elaborado pelo autor

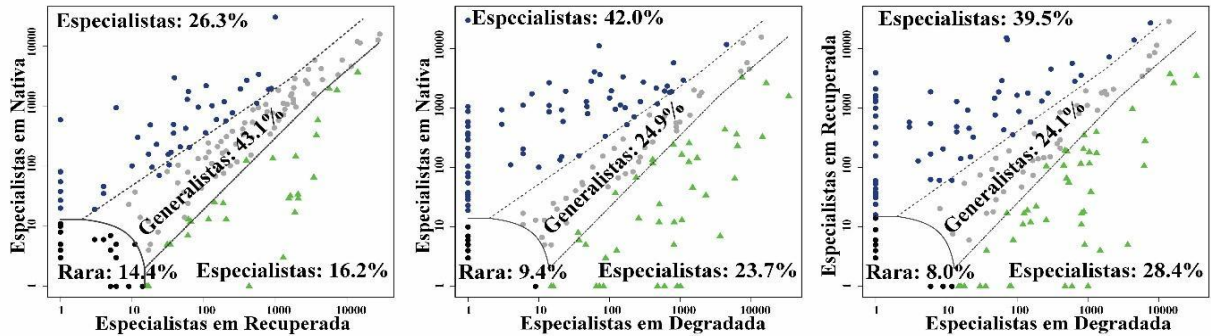
6.5 Nichos ecológicos

Em Irauçuba, as áreas de mata nativa apresentam o maior percentual de especialistas, seguidas das áreas de recuperação e degradadas (nativa > recuperação > degradada) (Figura 9A). Em Cabrobó e Cariris Velhos (Figuras 9B e 9C) os especialistas das áreas de recuperação superam a de mata nativa (recuperação > nativa > degradada). Em Gilbués, tanto a área em recuperação como a área degradada possuem maior número de especialistas em comparação com área de mata nativa (recuperação > degradada > nativa) (Figura 9D). Neste

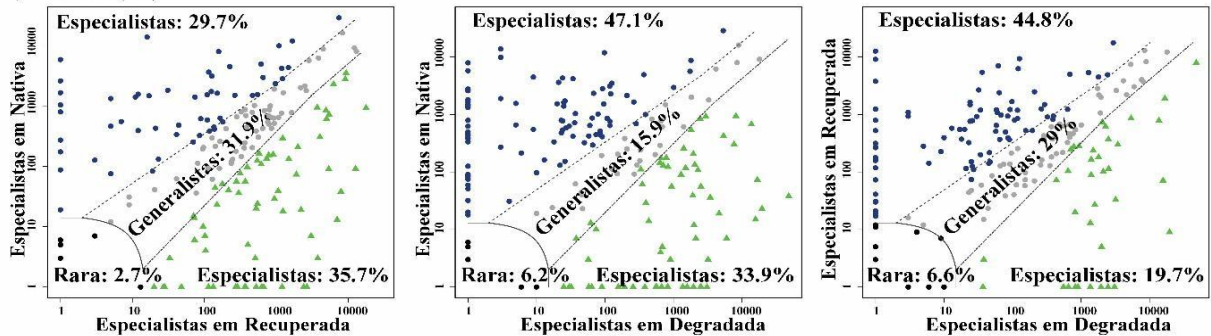
núcleo também houve uma redução de generalistas entre área nativa e recuperada, quando comparado ao demais núcleos de desertificação.

Figura 9 - Gráfico de nichos ecológicos com distribuição de ASV's generalistas, especialistas e raras nos núcleos de Irauçuba (a), Cabrobó (b), Cariris Velhos (c) e Gilbués (d), classificadas a nível de gênero

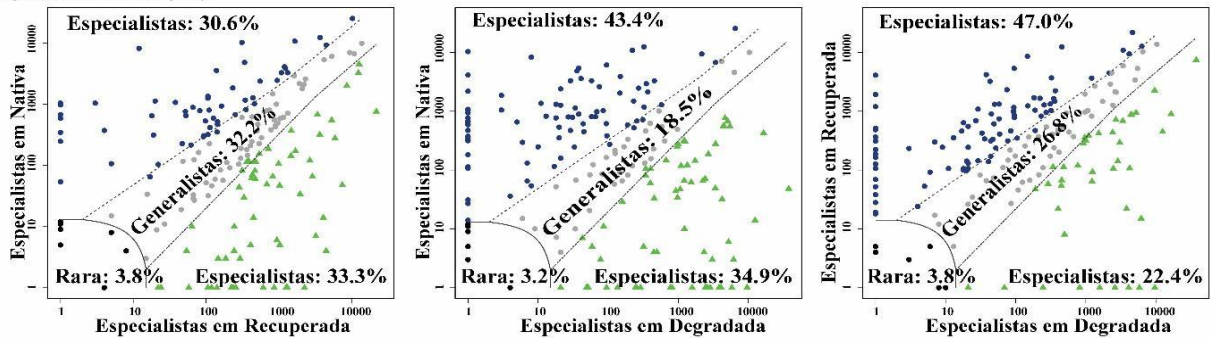
a) Irauçuba (CE)



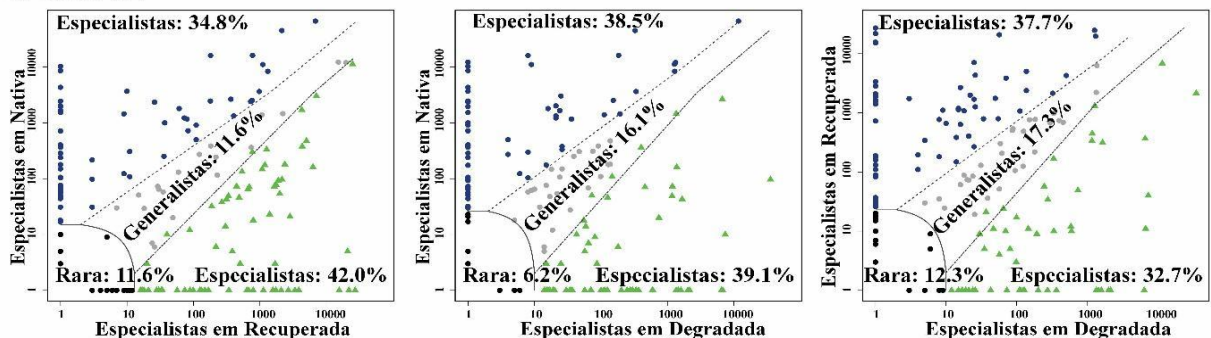
b) Cabrobó (PE)



c) Cariris Velhos (PB)



d) Gilbués (PI)



6.6 Networks

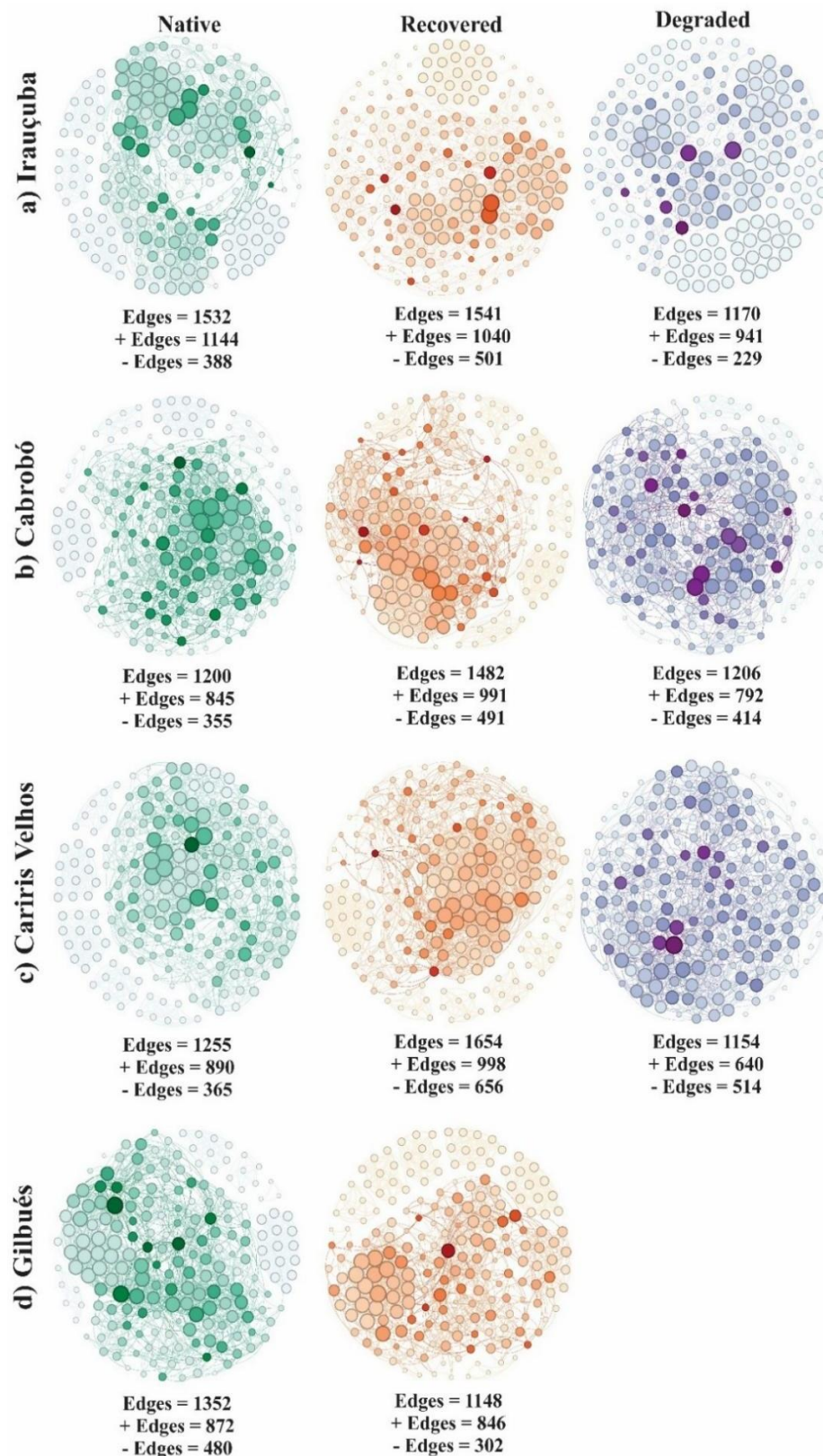
As redes fúngicas apresentaram similaridade nos diferentes cenários (Figura 10). As características topológicas (número total de arestas, a modularidade relativa e grau médio) foram maiores em áreas de mata nativa ou de recuperação, em comparação com áreas degradadas (Tabela 3). Houve um aumento de arestas negativas com o avanço da degradação do solo, mas esse padrão (nativo < recuperada < degradada) não foi bem definido para todos os núcleos. Em Gilbués e Irauçuba, as maiores interações (arestas) negativas ocorreram nas áreas nativa e de recuperação, respectivamente.

Tabela 3 – Características topológicas das redes em solos de área nativa, degradada e em recuperação em quatro núcleos de desertificação no semiárido brasileiro.

	Nativo	Recuperado	Degradado
Irauçuba	Total de nós	200	200
	Total de arestas	1532	1541
	Arestas positivas	1144	1040
	Arestas negativas	388	501
	Modularidade relativa	2.69	2.22
	Grau Médio	15.32	15.41
Cabrobó	Total de nós	200	200
	Total de arestas	1200	1482
	Arestas positivas	845	991
	Arestas negativas	355	491
	Modularidade relativa	1.57	1.92
	Grau Médio	12	14.82
Cariris Velhos	Total de nós	199	200
	Total de arestas	1255	1654
	Arestas positivas	890	998
	Arestas negativas	365	656
	Modularidade relativa	1.89	1.76
	Grau Médio	12.61	16.54
Gilbués	Total de nós	199	200
	Total de arestas	1352	1148
	Arestas positivas	872	846
	Arestas negativas	480	302
	Modularidade relativa	1.83	2.09
	Grau Médio	13.59	11.48

Elaborado pelo autor.

Figura 10 - Análise de redes mostrando a co-ocorrência de grupos fúngicos e padrões modulares em solos de área nativa, degradada e em recuperação em quatro núcleos de desertificação no semiárido brasileiro: Irauçuba (A), Cabrobó (B), Cariris Velhos (C) e Gilbués (D). Maior intensidade da cor e diâmetro do nó indicam maiores correlações.

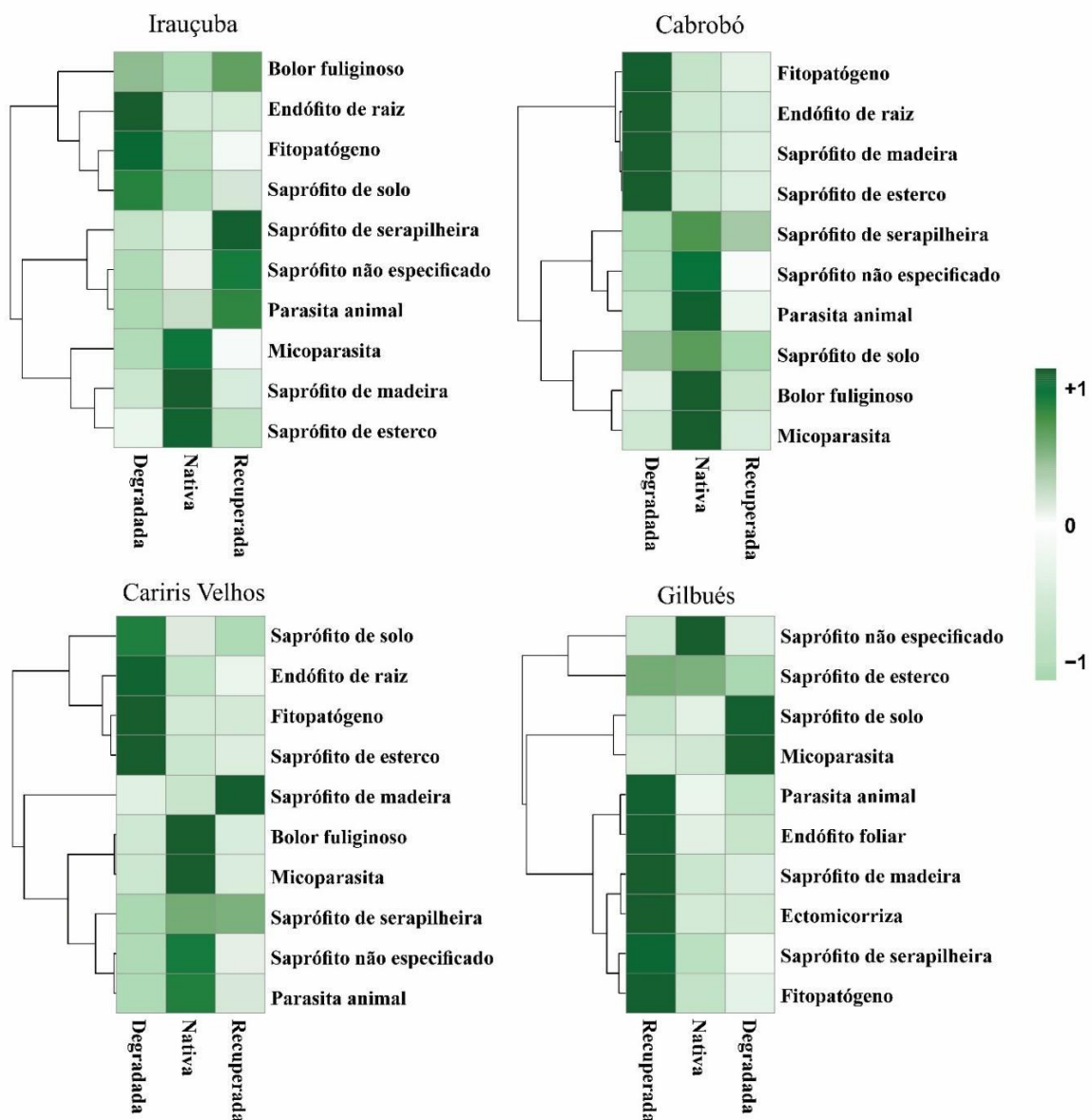


Fonte: Elaborado pelo autor

6.7 Predição funcional

Para a análise de predição funcional selecionamos as 10 guilds mais abundantes em cada cenário nos 4 núcleos de desertificação. No geral, os grupos em maior abundância em áreas degradadas foram os patógenos, enquanto áreas de mata nativa e em recuperação apresentaram maior abundância de grupos saprófitos não especificados (Figura 11).

Figura 11 – Mapa de calor de grupos funcionais fúngicos preditos em solos de área nativa, degradada e em recuperação em quatro núcleos de desertificação no semiárido brasileiro: Irauçuba (A), Cabrobó (B), Cariris Velhos (C) e Gilbués (D). A legenda relaciona as cores do mapa de calor ao escore padrão (z-scores), ou seja, a diferença em relação às médias das linhas em unidades de desvio padrão acima ou abaixo da média. Maior intensidade da cor verde indica maior abundância.



Fonte: Elaborado pelo autor

7 DISCUSSÃO

7.1 Atividade e estequiometria enzimática

A atuação de enzimas do solo é fortemente afetada pela degradação e pode ser utilizado como indicador sensível à perturbação do solo (Araújo *et al.*, 2013), ao mesmo tempo que é essencial para a restauração das funções ambientais e recuperação de ecossistemas degradados (Duan *et al.*, 2025). O processo de degradação do solo reduziu a atividade das enzimas que atuam nos ciclos biogeoquímicos do C, N, P e S nos núcleos de desertificação estudados, enquanto as áreas nativas e recuperadas apresentaram maior atividade enzimática. Esses resultados corroboram com pesquisas anteriores realizadas no semiárido brasileiro. As enzimas β -glicosidase, urease e fosfatase ácida apresentam maior atividade em áreas nativas e recuperadas em comparação com a área degradada no núcleo de Irauçuba (Silva *et al.*, 2024a).

No trabalho de Araújo *et al.* (2013) realizado no município de Gilbués, a análise de atividade da desidrogenase, celulase e hidrólise do diacetato de fluoresceína, apresentou o mesmo padrão. Segundo Medeiros *et al.* (2023) a maior atividade das enzimas extracelulares em solos da região semiárida está associada com a presença de vegetação nativa da Caatinga. Silva *et al.*, (2024a) corroboram e ressaltam a importância da revegetação e incremento de matéria orgânica no solo como impulsionadores da atividade enzimática nas áreas em recuperação. Nossos resultados revelam ainda que a recuperação a longo prazo é capaz de favorecer a atividade de enzimas extracelulares em níveis superiores ao de solos nativos e está de acordo com o observado por Oliveira *et al.* (2021) ao estudarem o efeito da exclusão de pastejo a longo prazo em áreas degradadas da Caatinga. Pesquisas desenvolvidas em outras regiões do mundo também evidenciaram o aumento da atividade enzimática associado após revegetação em solos desertificados (Feng *et al.*, 2019; Li *et al.*, 2018).

Além da atividade de enzimas extracelulares, cálculos de estequiometria enzimática têm sido utilizados para avaliar a limitação de nutrientes para os microrganismos do solo (Araujo *et al.*, 2022). As relações estequiométricas C:N e N:P foram significativamente afetadas pela degradação em Irauçuba e Gilbués. Os solos de área nativa e recuperadas apresentaram maiores valores para as relações, provavelmente influenciados pela presença de vegetação e deposição de serapilheira, promovendo uma maior atividade das enzimas extracelulares (Silva *et al.*, 2024a). Moorhead *et al.* (2016) propuseram um método para a análise vetorial da limitação microbiana por nutrientes, onde o comprimento do vetor (L) indica a relação entre a concentração de C e a limitação de nutrientes, enquanto o ângulo do vetor (A) indica a limitação

de P em relação ao N. As áreas degradadas de Irauçuba e Gilbués foram caracterizadas por limitação microbiana de N, representada pelos valores de ângulo menores que 45 (Shan *et al.*, 2024), que corrobora com os baixos valores da urease encontrados nessa área.

A limitação por N também foi observada em solos degradados em clima semiárido da China (Li *et al.*, 2023) e influencia negativamente a eficiência de uso do carbono microbiano, limitando a estabilização do carbono orgânico do solo em pastagens áridas e semiáridas (Wu *et al.*, 2025), promovendo a decomposição de carbono recalcitrante presente no solo (Cui *et al.*, 2022). De forma geral, nas outras áreas de estudo a comunidade fúngica foi limitada pela disponibilidade de P (Vetor $A < 45$) e de C. Cui *et al.* (2019) sugerem que a limitação microbiana por carbono e fósforo pode ser resultado da competição entre microrganismos e plantas por nutrientes, em diferentes tipos de restauração vegetal em uma região de clima semiárido na China. A estabilização do carbono orgânico do solo é afetada negativamente pela limitação de C (Wu *et al.*, 2025), pois os microrganismos tendem a produzir mais enzimas extracelulares para aquisição de C, o que afeta a eficiência de uso do carbono; isto é, o carbono que seria convertido em biomassa microbiana passa a ser liberado através da respiração (He *et al.*, 2023).

Neves *et al.* (2021) observaram significativa redução do estoque de C em planossolos do semiárido brasileiro que sofreram o processo de degradação. Em nossa pesquisa também houve colimitação de C e P nas áreas sob vegetação nativa e recuperação, portanto os esforços para a recuperação do solo devem promover o maior aporte de matéria orgânica no solo, de modo a suprir a necessidade da comunidade microbiana e favorecer a estabilidade do carbono orgânico no solo. Em relação a limitação por P, esses resultados podem não refletir uma consequência do processo de degradação, mas apenas uma característica de solos tropicais, que naturalmente apresentam baixa disponibilidade desse nutriente (Medeiros *et al.*, 2023). Isto porque ainda não está bem elucidado como a estequiometria enzimática é alterada pelo processo de degradação e restauração do solo em regiões semiáridas brasileiras (Silva *et al.*, 2024a).

7.2 Diversidade da comunidade fúngica

A diversidade microbiana está associada a uma ampla gama de funções que contribuem para a resiliência do ecossistema contra estresses ambientais, atuando na decomposição de compostos orgânicos, ciclagem de nutrientes e preservação da estrutura do solo (Araujo *et al.*, 2024). A conversão de áreas naturais impacta as propriedades físicas e químicas do solo, causando alterações no *habitat* de microrganismos e, como consequência,

ocorre a diferenciação das comunidades microbianas presentes (Liu *et al.*, 2025). A diversidade de espécies e funções de fungos do solo pode indicar que estes microrganismos desempenham diferentes papéis no ecossistema, e assim pode interferir de diferentes formas no processo de restauração e desertificação (Zong; Fu, 2021).

Alterações na riqueza de espécies observadas da comunidade fúngica em Cabrobó demonstra que o núcleo de desertificação foi sensível ao processo de degradação e ao manejo de recuperação. No entanto, a degradação do solo e a recuperação ambiental não promoveram a alteração no índice de Shannon para os núcleos estudados. O que vai de encontro ao estudo de meta análise utilizando dados de microbioma de diversas regiões do mundo, onde aponta que o reflorestamento promove significativas alterações na diversidade alfa de fungos (Huang *et al.*, 2022). No semiárido brasileiro, a diversidade de grupos fúngicos foi alterada significativamente pelo avanço da degradação e pela recuperação de solos por meio da exclusão de pastoreio (Silva *et al.*, 2022, 2024c). Por outro lado, o pastoreio a longo prazo reduziu a diversidade alfa de comunidades bacterianas, mas não houve redução significativa na comunidade fúngica em pastagem de clima semiárido na China (Jingjing *et al.*, 2022). Similarmente, Zhao, Y. *et al.* (2025) observaram que o aumento da intensidade de pastejo alterou a diversidade bacteriana, mas não promoveu redução significativa da alpha diversidade em comunidades fúngicas analisadas pelos índices de Riqueza, Chao1, ACE, Shannon e Simpson em pastagem sob condições de clima semiárido. Esses resultados sugerem que fungos são menos sensíveis a alterações ambientais em comparação com as bactérias do solo. Essa interpretação está de acordo com Wu *et al.*, (2021) após identificarem que fatores de degradação, como a remoção da vegetação em pastagem semiárida, tem maior impacto nas comunidades bacterianas do que em táxons fúngicos. Outros estudos reforçam a menor sensibilidade de fungos às alterações ambientais, em comparação com as bactérias do solo (Kang *et al.*, 2023; Zhang *et al.*, 2026). No entanto, os resultados da pesquisa realizada no núcleo de desertificação de Cabrobó, Brasil, não apresentaram redução de abundância para grupos bacterianos e fúngicos em solos degradados (Santos *et al.*, 2022). Pesquisas que busquem entender como o processo de degradação afeta simultaneamente as comunidades fúngicas e bacterianas no semiárido brasileiro ainda são escassas, portanto, é um tema que deve ser foco de estudos futuros.

Ainda que a diversidade alfa das comunidades de fungos não seja significativamente afetada, diferentes tipos de manejo causam a alteração estrutural dessas comunidades (Xu *et al.*, 2025). A distinção nas estruturas (β -diversidade) das comunidades fúngicas foi observada pelos resultados da PERMANOVA nos diferentes cenários (nativo, recuperado e degradado). Isso indica que o avanço da degradação do solo promoveu a alteração

das comunidades fúngicas em todos os núcleos de desertificação, assim como a recuperação dos solos. Silva *et al.* (2024c) também observaram previamente que o avanço da desertificação em Ceará, Brasil resultou em alteração das comunidades fúngicas em relação às comunidades de mata nativa e restaurada. Zhang, Y. *et al.* (2023) concordam que fatores ambientais afetam significativamente a estrutura de comunidades fúngicas em um ecossistema sob efeitos de desertificação acelerada. Por outro lado, a adoção de técnica de recuperação, como o reflorestamento, também favorece a mudança estrutural dos grupos fúngicos presentes no solo, como observado por Kang *et al.*, (2023) em reflorestamento de estepes desérticas. Os resultados da α e β -diversidade sugerem que o processo de restauração ecológica pode não contribuir para o resgate de comunidades fúngicas encontradas em áreas naturais, mas estimula o desenvolvimento de outros grupos funcionais importantes (Hart *et al.*, 2019).

7.3 Correlação com fatores ambientais

As mudanças nas propriedades físicas do solo afetam significativamente a composição de comunidades bacterianas e fúngicas (Kang *et al.*, 2023). O teor de Na, PST, carbono, nitrogênio, produção de glomalina e a atividade enzimática foram os fatores do solo que apresentam maior influência na comunidade fúngica. Em estudo anterior realizado no semiárido, (Silva *et al.*, 2024c) também observaram correlação positiva do teor de glomalina, matéria orgânica e atividade de enzimas extracelulares com a comunidade fúngica em áreas nativas e restauradas. Xu *et al.* (2025) constataram que a atividade enzimática teve maior contribuição para a formação de comunidades fúngicas em solos de região semiárida, em comparação com as propriedades químicas do solo. Como discutido anteriormente, as enzimas do solo atuam em diversos processos que ocorrem no solo e junto à comunidade microbiana contribui para a produtividade e a qualidade do solo (Sobucki *et al.*, 2021).

A produção de glomalina está intimamente associada aos fungos micorrízicos arbusculares, diversas pesquisas estudam a importância dessa proteína para a agregação do solo (Nobre *et al.*, 2015; Viana; Dos Santos, 2010; Wang *et al.*, 2021) e até mesmo como mecanismos de estabilização de metais pesados em solos contaminados (Cáceres-Mago; Salazar; Becerra, 2025). A presença deste grupo em áreas degradadas no semiárido brasileiro reforça a sua característica adaptativa e pode estar associada com uma maior proteção dos agregados do solo (Santos *et al.*, 2022). Nossos resultados não identificaram gêneros do Filo *Glomeromycota* em abundância, provavelmente associado as dificuldades em identificar esse grupo por análise metagenômica (Delavaux *et al.*, 2022; Stewart *et al.*, 2025). Porém a

glicoproteína beneficiou outros grupos fúngicos presentes no solo. Em estudo realizado por Cheng *et al.*, (2023) a glomalina também se correlacionou com grupos fúngicos e bacterianos diversos, além de contribuir para o armazenamento de nitrogênio e carbono orgânico no solo.

O teor de N pode influenciar a comunidade fúngica positiva ou negativamente. A adição de N no solo promoveu significativo aumento na abundância de *Trechispora*, sugerindo que esse gênero pode ser um indicador de comunidades fúngicas em ambientes enriquecidos com N (Feng *et al.*, 2024). Esse fungo teve uma ocorrência mais restrita e abundante na área nativa de Irauçuba e foi positivamente influenciado pelo teor de N e outras propriedades do solo. É um fungo saprofítico, contribui para a ciclagem de nutrientes na decomposição de moléculas mais complexas, como a lignina e celulose em moléculas mais simples que servem como substrato para outros microrganismos decompositores (Zhao, L. *et al.*, 2025).

Feng *et al.* (2024) observaram também que em baixos teores de N a comunidade fúngica é estimulada pela competição, enquanto em concentração elevada ocorre o enfraquecimento da atividade fúngica e redução da riqueza de espécies. Apesar dos fungos apresentarem uma rápida atividade na degradação de resíduos orgânicos e mineralização do N, a competição com as bactérias podem reduzir a abundância de táxons fúngicos (Chinta; Uchida; Araki, 2021). Högberg *et al.* (2020) corroboram que ambientes ricos em N tende a favorecer a maior atividade bacteriana, enquanto os grupos fúngicos se sobressai em ambiente mais pobres de N.

Os gêneros fúngicos de maior abundância nas áreas de mata nativa e recuperada (Figura 5) foram os que apresentaram maiores correlações positivas com as propriedades do solo, biomassa microbiana e atividade enzimática. *Aspergillus* e *Penicillium* são amplamente estudados como promotores de crescimento vegetal (Argumedo-Delira; Gómez-Martínez; Mora-Delgado, 2022), atuam na solubilização de fósforo e potássio a partir de fonte insolúveis, auxiliando na disponibilidade de nutrientes e contribuindo para a nutrição de plantas (Toribio *et al.*, 2025). Podem favorecer o crescimento e proteção de plantas contra o estresse salino e auxiliar a sanidade vegetal pela produção de metabólitos capazes de inibir a infecção de fungos patogênicos de plantas (Wang *et al.*, 2026), apresentando ainda potencial de uso para biorremediação de metais pesados no solo (Thorat; Dass, 2025; Xu *et al.*, 2024). Essas características destacam a importância desses grupos em ambientes naturais e revegetados, sua maior ocorrência pode ser um indicador de qualidade do solo e do avanço no processo de recuperação ecológica. Por outro lado, o gênero *Aspergillus* também abriga espécies patogênicas que causam diversas doenças em frutas tropicais por todo o mundo (Wang, Chenguang *et al.*, 2025). *Aspergillus* e *Penicillium* são os principais fungos produtores de

ocratoxina, uma das toxinas mais prejudiciais em grãos na agricultura (Wang *et al.*, 2016). No entanto, as espécies patogênicas são comumente relatadas em frutos e grãos pós colheita. Diferente do gênero *Curvularia*, documentado como um dos principais grupos patogênicos encontrados em solos de cultivo agrícola (Idbella; Bonanomi, 2023). Um estudo realizado na China identificou diferentes espécies desse gênero causando doença em pastagem (Zhao, J. *et al.*, 2025). Em nosso estudo, este fungo foi mais abundante em solos degradados e, portanto, pode estar associado a perda da resiliência do solo em manter um ambiente saudável.

O gênero *Malassezia* foi outro grupo abundante em área degradada. Este fungo foi relatado entre os fungos patogênicos de maior predominância identificados em áreas adjacentes a aterro sanitário (Zhang *et al.*, 2025). Esse gênero está relacionado com a biodegradação de plásticos, apresentando alta atividade na degradação de PVC (El-Dash *et al.*, 2023). Encontrado no microbioma envolvidos na degradação de plásticos do solo em aterros sanitários (Kumar *et al.*, 2024), e com aumento da abundância em áreas enriquecidas de polímeros biodegradáveis (Bernetti *et al.*, 2025). Esses achados sugerem que o desenvolvimento desse fungo é favorecido em ambientes mais hostis e poluídos. O que corrobora com o nosso estudo, no qual a presença do gênero *Malassezia* foi predominante em área de avançado processo de degradação do solo. Além disso, esse fungo foi um dos gêneros identificados como indicadores em um experimento a longo prazo que simulou os efeitos da redução da chuva e aumento de temperatura em região semiárida da Espanha (Cuartero *et al.*, 2024), evidenciando sua capacidade adaptativa a situações extremas. Portanto, a abundância desse gênero pode ser um indicador de áreas sob avançado estágio de desertificação.

7.4 Nichos ecológicos

Generalistas são aqueles que conseguem se desenvolver dentro de uma faixa mais ampla e suporta maiores variações ambientais (Gubry-Rangin *et al.*, 2024). Os especialistas têm o desenvolvimento condicionado a um ambiente mais restrito e por isso são considerados mais sensíveis às mudanças climáticas (Pandit *et al.*, 2016).

As maiores taxas de grupos generalistas em Irauçuba sugerem maior estabilidade da comunidade fúngica neste núcleo frente às mudanças climáticas e antrópicas que aceleram o processo de degradação. A contribuição de grupos generalistas para a alfa diversidade de comunidades microbianas representa uma importante característica ecológica de ambientes saudáveis (Loos *et al.*, 2024). A presença de espécies generalistas pode conferir maior resistência ecológica e auxiliar na manutenção da estabilidade funcional em ambientes naturais

com variações frequentes (Xu *et al.*, 2022; Zheng *et al.*, 2023), por isso é esperado que grupos generalistas mantenham populações mais estáveis em resposta a processos de perturbação ambiental (Chen *et al.*, 2021). Além disso, a característica de generalistas de explorar muitos recursos facilita a sua coexistência com especialistas em mesmo habitat, sem exercer uma pressão competitiva (Poisot; Lounnas; Hochberg, 2013). Outro fator importante é a tendência evolutiva de espécies generalistas tornar-se especialistas, à medida que se espalham no ecossistema e enfrentam pressões ambientais distintas, fazendo com que se adaptem a novos nichos (Sriswasdi; Yang; Iwasaki, 2017). Isto é, a abundância de espécies generalistas contribui tanto para a manutenção de um ecossistema equilibrado e dinâmico, como pode favorecer a formação de novas comunidades especializadas, em resposta às alterações do ambiente.

Os grupos especialistas conseguem obter vantagens e prosperar em ambientes perturbados, atingindo altas densidades em nichos específicos (Zhang, Q. *et al.*, 2023). No entanto, a ocupação de nichos de estreita amplitude pode caracterizar uma sobreposição de espécies e alta disputa por recursos ambientais (Zheng *et al.*, 2023). À medida que a perturbação aumenta, os nichos de habitat dos especialistas tornam-se cada vez mais limitados e desconectados (Chen *et al.*, 2021). A pressão de adaptação em ambientes de estreita amplitude pode resultar em perda de linhagens de especialistas (Gubry-Rangin *et al.*, 2024).

Entretanto, a especialização de grupos fúngicos pode não estar associada a condições de estresse e limitação de recursos, mas interligada a comunidade vegetal presente em áreas de mata nativa e recuperação. Os microrganismos são influenciados pela comunidade vegetal, através de compostos químicos secretados pelas raízes na região da rizosfera, que em troca trazem benefícios para o crescimento e reprodução de plantas saudáveis (Banerjee; Van der Heijden, 2023; Berendsen; Pieterse; Bakker, 2012). Essa relação permite que a comunidade vegetal obtenha vantagens ecológicas, pois à medida que controla a comunidade microbiana, tem o seu crescimento favorecido com melhorias nas propriedades físicas e químicas do solo (Fall *et al.*, 2022). Através da liberação de proteínas e fitoquímicos pelas raízes, as plantas desenvolvem diversas interações, desde associações positivas com fungos micorrízicos e promotores de crescimento até interações negativas com microrganismos e invertebrados patogênicos (Badri; Vivanco, 2009). O aumento de ácidos orgânicos, fenólicos e flavanóides impacta significativamente a diversidade microbiana, fungos patogênicos e saprófitos presentes no solo (Zhao, S. *et al.*, 2025).

Os resultados de Wang *et al.* (2025) demonstram que a rizosfera esteve associada a genes funcionais de ciclagem de N e P, enquanto o microbioma da hifosfera se relacionou com genes funcionais de degradação do C. Evidenciando a especialização de microrganismos em

diferentes nichos do solo. Em um estudo da restauração em área semiárida na China, a comunidade microbiana do solo antes dominadas por *r* estrategistas passou a ser dominada por *k* estrategistas, assim houve redução da decomposição da matéria orgânica e facilitou o armazenamento de carbono no solo (Wan *et al.*, 2024). Esse estudo evidenciou a grande contribuição que a restauração de áreas degradadas exerce sobre as mudanças climáticas global. Mi *et al.* (2025) ressaltam o potencial de contribuição dos microrganismos para a restauração de pastagens degradadas por diferentes mecanismos, como promotores de crescimento, produção de metabólitos secundários e solubilização de fósforo.

Em Cabrobó, ocorre o desenvolvimento de grupos especializados em área de mata nativa e de recuperação, mas com a presença de grupos em comum nas duas áreas (31,9%). Isso sugere que a comunidade fúngica da área em recuperação ambiental se assemelha à comunidade da área de mata nativa. A maior proporção de especialistas presentes no cenário de recuperação (44,8%) em relação à área degradada (19,7%) sugere que o processo de desertificação influencia na composição dos grupos fúngicos, obtendo características próprias, e a adoção de métodos de recuperação parece ter influenciado na recomposição desses microrganismos se assemelhando ao encontrado na área nativa.

Os impactos da degradação do solo no núcleo de Cariris Velhos parecem reduzir a população de grupos especialistas, ao comparar com a comunidade fúngica existente em área de vegetação nativa. A menor taxa de especialistas na área degradada sugere uma menor diversidade funcional. Já as áreas de mata nativa e de recuperação, apesar de possuírem características próprias, se assemelham e compartilham parte da comunidade fúngica presente no solo.

Em Irauçuba houve um maior compartilhamento de grupos fúngicos presentes em áreas nativas e áreas de recuperação. Isso sugere que o processo de recuperação foi eficiente em resgatar os grupos fúngicos presentes em áreas naturais. É notório também que a taxa de generalista não apresentou valores tão baixo quando comparadas ao solo degradado, indicando que o processo de degradação de terras não teve grande influência para a alteração da comunidade fúngica, comparado aos outros locais de estudo.

Em Gilbués há menor ocorrência de generalistas. As maiores taxas de especialistas em áreas degradadas e restauradas sugere que as diferentes alterações ambientais, incluindo os fatores estressores, favoreceram a especialização de espécies nos diferentes locais (Pereira *et al.*, 2022a). O que condiz com a significativa distinção das comunidades fúngicas observadas pela análise da β -diversidade. Isto é, a técnica de recuperação adotada não foi eficaz em resgatar

os grupos presentes em área natural, mas favoreceu o desenvolvimento de uma comunidade microbiana que desempenha funções distintas.

7.5 Networks

As comunidades microbianas se caracterizam por sua complexidade, composta por uma diversidade de espécies em interações (Berry; Widder, 2014). A análise de rede é uma forma de buscar compreender a estabilidade de comunidades microbianas em resposta a processos estressores (Hernandez *et al.*, 2021). Esse tipo de análise se baseia na ecologia microbiana, onde o conjunto de microrganismos interconectados são denominados como “nós”, e as relações estabelecidas entre si formam ligações, conhecidas por “arestas” (Oña; Shreekar; Kost, 2025). As arestas podem ser positivas, indicando a ocorrência de interações cooperativas (como mutualismo) ou podem ser negativas, indicando interações antagônicas (competição, comensalismo, outros) (Cui *et al.*, 2025). O maior número de arestas total em áreas nativas e recuperadas evidenciam a maior interação entre os diferentes grupos fúngicos do solo. O número de arestas positivas e negativas teve variação entre as áreas, com maiores proporções de arestas positivas em todos os cenários. Essa variação nos valores de arestas negativas e positivas nas redes fúngicas representa a dinâmica de processos ecológicos, como a cooperação e competição por recursos, características de comunidades em processo de recuperação (Guang *et al.*, 2025). O número total de nós e arestas nos dão indícios sobre a complexidade de uma rede microbiana, redes mais complexas são características de ecossistemas menos perturbados (Siles; García-Sánchez; Gómez-Brandón, 2021). O grau representa a quantidade de arestas que se conectam a um mesmo nó (Chen *et al.*, 2020), enquanto a modularidade mede a força de interconexão existentes entre diferentes táxons, que interagem mais fortemente entre si e formam conglomerados (ou módulos). valores maiores de modularidade indicam maior estabilidade da rede (Hernandez *et al.*, 2021). Apesar da similaridade entre as diferentes redes de coocorrência, as áreas nativas e de recuperação apresentaram os maiores valores de modularidade relativa, grau médio e arestas totais, em relação as áreas degradadas. Padrão similar foi observado anteriormente por Pereira *et al.* (2022a), sugerindo que o processo de degradação contribui para a simplificação das comunidades fúngicas, com redução das interações entre os diferentes grupos. Hernandez *et al.* (2021) também observaram que o estresse ambiental afeta as redes microbianas e apresentam menor estabilidade. Por outro lado, a maior complexidade e estabilidade observada em áreas de mata nativa e recuperação em

região semiárida pode ser influenciada diretamente pela comunidade vegetal presente (Guang *et al.*, 2025).

Os resultados sugerem que as comunidades de fungos alteradas pelo processo de degradação ou recuperação do solo formam uma nova rede de interações estáveis e adaptadas às alterações ambientais. Pesquisas adicionais devem ser realizadas para tentar identificar quais são os táxons fúngicos envolvidos nas principais interações e as espécies chaves existentes em cada cenário. Sabe-se também que as comunidades microbianas são compostas por organismos diversos em constante interação entre si, portanto é necessário investigar a influência de outros grupos sobre a comunidade fúngica do solo.

7.6 Predição funcional

Dentre os grupos funcionais preditos, os patógenos de plantas e os fungos saprófitos apresentaram maior abundância em todos os cenários e nos fornecem informações sobre a alteração de grupos funcionais em áreas desertificadas. Os saprófitos foram classificados de acordo com sua fonte preferencial de energia (saprófitos de solo, decompositores de serapilheira e de madeira), demonstrando a multifuncionalidade de grupos fúngicos. Os saprófitos são fungos que vivem livres no solo, comumente sobrevivem da decomposição da serapilheira, de onde obtém energia (Wang *et al.*, 2023; Zhang *et al.*, 2021). Ou seja, apresentam forte relação com o teor de matéria orgânica no solo.

A abundância de *saprófitos não especificado* reduziu nas áreas degradadas e apresentou os maiores valores em áreas sob vegetação nativa ou recuperação. Segundo Wang *et al.* (2023), a abundância de saprófitos aumenta com a sucessão florestal e com o aumento de matéria orgânica recalcitrante no solo. Um estudo em zona árida da China observou que os fungos saprófitos são influenciados pelas alterações físico-químicas condicionadas por diferentes espécies de plantas, e que esses microrganismos podem ser utilizados como indicadores ecológicos por apresentarem forte correlação positiva com estabilidade de agregados, propriedades físicas do solo e aumento de nutrientes (Kang *et al.*, 2023). Isso explica a tendência em nossa predição, na qual a abundância de saprófitos não específicos aumenta em áreas de recuperação a longo prazo ou sob vegetação nativa. Esse grupo é de grande importância em áreas florestadas, auxiliando na disponibilização de nutrientes através da decomposição da serapilheira (Pan *et al.*, 2023). Outra tendência encontrada em nossos resultados, *saprófitos de serapilheira* teve menor abundância nos locais degradados, essas áreas são caracterizadas pela expressiva remoção de vegetação, o que minimiza o aporte de matéria orgânica e

serapilheira. Corroborando, a deposição de serapilheira utilizada como método de recuperação do solo com promoveu alterações na comunidade fúngica com o aumento de fungos saprófitos (Sukdeo *et al.*, 2019).

Ocorre uma tendência inversamente proporcional entre saprófitos e patógenos de plantas. Enquanto o processo de degradação reduz a proporção de saprófitos, a abundância de fitopatógenos tende a aumentar. Patógenos são microrganismos conhecidos por sobreviver e obter energia parasitando um hospedeiro (Mi *et al.*, 2025). Os fitopatogênicos utilizam as plantas como hospedeiro. Estes fungos desenvolveram diversas estratégias que permitem explorar e controlar as vias metabólicas de plantas para aquisição de nutrientes, como a produção de toxinas, enzimas degradadoras da parede celular, podendo se alimentar de células vivas ou mortas (Kabbage; Yarden; Dickman, 2015). A maior ocorrência desse tipo de fungo em áreas degradadas corrobora com a pesquisa de Cuartero *et al.* (2024), que identificou aumentos na abundância relativa de táxons fúngicos patogênicos de plantas em condições de elevado estresse ambiental em região árida. Ou seja, o desenvolvimento desses organismos é favorecido em ambientes mais estressores. As alterações ambientais provocam alterações evolutivas em patógenos, que tendem a se adaptar às novas condições, potencializando o ressurgimento de doenças ou até mesmo originando novas doenças (Lahlali *et al.*, 2024).

De acordo com Du *et al.* (2024) a alteração de adubação fertilizada para adubação com fontes orgânicas promoveu aumentos de fungos saprófitos e reduziu a proporção de patógenos, demonstrando que esses grupos respondem de forma diferente a incorporação de matéria orgânica no solo. Idbella e Bonanomi, (2023) compararam o microbioma de solos sob diferentes tipos de manejos e observaram que os ecossistemas naturais promovem o desenvolvimento de uma microbiota benéfica capaz de controlar a proliferação de patógenos.

Os fungos micorrízicos constituem um outro grupo de importância, porém encontrados em menor abundância em nossa análise. As associações micorrízicas exercem grande influência em diversos processos agroecológicos e ecossistêmicos (Silvana *et al.*, 2020), são capazes de regular a disponibilidade de nutrientes e conhecidos por proporcionar o crescimento de espécies vegetais mesmo em condições ambientais adversas, como solos degradados em região semiárida da Caatinga (Garcia *et al.*, 2025; Silva *et al.*, 2022, 2024c). No entanto, muitas espécies de FMA encontradas em amostras ambientais não se encontram descritas nas bases de dados metagenômicos, isso torna a identificação de FMA por meio de análises de sequenciamento da região ITS limitada e resulta em subestimação de táxons por esse método (Delavaux *et al.*, 2022). A análise metagenômica utilizando a região do rRNA demonstrou subamostragem de micorriza arbuscular em mais de 70% de ecorregiões diferentes

(Stewart *et al.*, 2025). Regiões semiáridas e desérticas estão entre os ecossistemas mais subamostrados, o que contribuiu para esse entrave no estudo de FMAs. Por isso, discutir a ocorrência desses grupos encontrados pela predição funcional pode nos induzir a interpretações errôneas. Recentemente, Silva *et al.* (2024c) utilizaram sequenciamento de amostras amplificadas em região específica para grupos micorrízicos, porém a maioria dos estudos realizados em semiárido brasileiro adotam a análise morfológica e/ou a inoculação com esporos para o estudo dos FMAs (Garcia *et al.*, 2025; Garcia; Mendes Filho, 2022; Silva *et al.*, 2022), obtendo resultados exitosos na identificação e caracterização desses grupos.

Os estudos de análise metagenômica para caracterização e predição de grupos fúngicos funcionais no semiárido brasileiro ainda são escassos. Portanto, este trabalho fornece resultados relevantes que podem ser utilizados como base para pesquisas futuras que busquem aprimorar a capacidade preditiva e a interpretação dos impactos da desertificação sob a funcionalidade de comunidades fúngicas. Os resultados encontrados até aqui demonstram que a desertificação promove a perda de grupos funcionais que atuam principalmente na decomposição da matéria orgânica e ciclagem de nutrientes e favorece o desenvolvimento de patógenos de plantas.

8 CONCLUSÕES

O processo de degradação do solo promove a alteração dos grupos fúngicos em áreas perturbadas, afetando a estabilidade da comunidade fúngica e favorecendo o desenvolvimento de espécies patogênicas. Por outro lado, a adoção de práticas de recuperação do solo promove a recomposição de grupos fúngicos do solo com maior diversidade funcional, favorecendo o desenvolvimento de fungos saprófitos, que são espécies chaves na recuperação de áreas degradadas, contribuindo para a decomposição de matéria orgânica e ciclagem de nutrientes. A atividade enzimática é sensível ao processo de degradação do solo e pode ser utilizada como um importante indicador da qualidade do solo, apresentando aumento significativo com a adoção de recuperação ambiental. Os gêneros *Aspergillus* e *Penicillium* podem ser considerados grupos indicadores de solos saudáveis, com maior abundância em áreas nativas e em recuperação. Enquanto o aumento na abundância dos gêneros *Curvularia* e *Malassezia* indicam a alteração da comunidade fúngica em resposta ao avançado processo de desertificação. Em conjunto, os resultados indicam que práticas de recuperação ambiental contribuem para a reestruturação da comunidade fúngica e para a recuperação funcional do solo em áreas sob processo de desertificação no semiárido brasileiro.

REFERÊNCIAS

- ABARENKOV, Kessy et al. **UNITE QIIME release for Fungi 2**. UNITE Community, 2025. Disponível em: <https://dx.doi.org/10.15156/BIO/3301242>. Acesso em: 13 nov. 2025.
- ABDELRAHMAN, Mohamed A. E. An overview of land degradation, desertification and sustainable land management using GIS and remote sensing applications. **Rendiconti Lincei. Scienze Fisiche e Naturali**, [s. l.], v. 34, n. 3, p. 767-808, 2023. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s12210-023-01155-3>. Acesso em: 14 out. 2024.
- ADEM, Anwar A. et al. Evaluation of exclosures in restoring degraded landscapes in the semi-arid highlands of northwestern Ethiopia. **CATENA**, [s. l.], v. 237, p. 107826, 2024. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0341816224000249>. Acesso em: 9 set. 2024.
- ALBUQUERQUE, Ulysses Paulino de; MELO, Felipe P. L. Socioecologia da Caatinga. **Ciência e Cultura**, [s. l.], v. 70, n. 4, p. 40-44, 2018. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.21800/2317-66602018000400012>. Acesso em: 28 set. 2024.
- ALVARES, Clayton Alcarde et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, [s. l.], v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>. Acesso em: 4 nov. 2024.
- ALVES, José Jackson. Geocologia da Caatinga no Semi-árido do Nordeste Brasileiro. **CLIMEP - Climatologia e Estudos da Paisagem**, [S. l.], v. 2, n. 1, p. 58-71, 2007. Disponível em: <https://www.periodicos.rc.biblioteca.unesp.br/index.php/climatologia/article/view/266>. Acesso em: 26 out. 2024.
- ALVES, Jose Jakson Amancio; ARAÚJO, Maria Aparecida de; NASCIMENTO, Sebastiana Santos do. Degradação da caatinga: uma investigação ecogeográfica. **Revista Caatinga**, Mossoró, v. 22, n. 3, p. 126-135, 2009. Disponível em: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=237117837020>. Acesso em: 21 ago. 2024.
- ANDRADE, Aluisio Granato de; TAVARES, Silvio Roberto de Lucena; COUTINHO, Heitor Luiz da Costa. Contribuição da serrapilheira para recuperação de áreas degradadas e para manutenção da sustentabilidade de sistemas agroecológicos. **Informe Agropecuário**, Belo Horizonte, v. 24, n. 220, p. 55-63, 2003. Disponível em: <https://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/handle/doc/338164>. Acesso em: 21 ago. 2024.
- ANDRADE, José Lucas Sousa de *et al.* Synergistic Effects of Silicon and Arbuscular Mycorrhizae on the Tolerance and Growth of *Mimosa caesalpiniaefolia* Benth. in Cd-Contaminated Soil. **Tropical Plant Biology**, [s. l.], v. 18, n. 1, p. 60, 2025. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s12042-025-09428-x>. Acesso em: 3 out. 2025.
- ARAUJO, Ademir Sergio Ferreira *et al.* Caatinga Microbiome Initiative: disentangling the soil microbiome across areas under desertification and restoration in the Brazilian drylands. **Restoration Ecology**, [s. l.], v. 33, n. 2, p. 1-7, 2025. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/rec.14298>. Acesso em: 21 out. 2025.

- ARAUJO, Ademir Sergio Ferreira *et al.* Enzymatic Stoichiometry in Soils from Physiognomies of Brazilian Cerrado. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, [s. l.], v. 22, n. 2, p. 2735-2742, 2022. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s42729-022-00840-w>. Acesso em: 1 out. 2025.
- ARAUJO, Ademir Sergio Ferreira *et al.* From desertification to restoration in the Brazilian semiarid region: Unveiling the potential of land restoration on soil microbial properties. **Journal of Environmental Management**, [s. l.], v. 351, n. 4, p. 1-8, 2024. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0301479723025343>. Acesso em: 14 out. 2024.
- ARAÚJO, Ademir Sérgio Ferreira *et al.* Soil microbial properties and temporal stability in degraded and restored lands of Northeast Brazil. **Soil Biology and Biochemistry**, [s. l.], v. 66, p. 175-181, 2013. Disponível em: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0038071713002605>. Acesso em: 13 out. 2025.
- ARAUJO FILHO, João Ambrosio de. **Manejo Pastoril Sustentável da Caatinga**. Recife: Projeto Dom Helder Camara, 2013. Disponível em: <http://repositorio.iica.int/handle/11324/4209>. Acesso em: 4 out. 2024.
- ARAUJO, Helder F. P. *et al.* A sustainable agricultural landscape model for tropical drylands. **Land Use Policy**, [s. l.], v. 100, p. 1-11, 2021. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0264837720306128>. Acesso em: 27 ago. 2024.
- ARGUMEDO-DELIRA, Rosalba; GÓMEZ-MARTÍNEZ, Mario J.; MORA-DELGADO, Jairo. Plant Growth Promoting Filamentous Fungi and Their Application in the Fertilization of Pastures for Animal Consumption. **Agronomy**, [s. l.], v. 12, n. 12, p. 1-19, 2022. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2073-4395/12/12/3033>. Acesso em: 5 out. 2025.
- ARMADA, E. *et al.* Native plant growth promoting bacteria *Bacillus thuringiensis* and mixed or individual mycorrhizal species improved drought tolerance and oxidative metabolism in *Lavandula dentata* plants. **Journal of Plant Physiology**, [s. l.], v. 192, p. 1-12, 2016.
- ARRAES, Ronaldo de Albuquerque e; MARIANO, Francisca Zilania; SIMONASSI, Andrei Gomes. Causas do desmatamento no Brasil e seu ordenamento no contexto mundial. **Revista de Economia e Sociologia Rural**, [s. l.], v. 50, n. 1, p. 119-140, 2012. Disponível em: <https://www.scielo.br/j/resr/a/pYBBTKchmnRTsYjMCqDtjxJ/?lang=pt#>. Acesso em: 18 ago. 2024.
- BADRI, Dayakar V.; VIVANCO, Jorge M. Regulation and function of root exudates. **Plant, Cell & Environment**, [s. l.], v. 32, n. 6, p. 666-681, 2009. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1365-3040.2009.01926.x>. Acesso em: 21 nov. 2025.
- BAHRAM, Mohammad; NETHEWAY, Tarquin. Fungi as mediators linking organisms and ecosystems. **FEMS Microbiology Reviews**, [s. l.], v. 46, n. 2, p. 1-16, 2022. Disponível em: <https://academic.oup.com/femsre/article/46/2/fuab058/6468741>. Acesso em: 26 out. 2024.
- BAI, Yuntao *et al.* Restore vegetation, graze animals properly or apply new technologies?

How to effectively restore degraded land based on carbon trading. **Sustainable Futures**, [s. l.], v. 7, p. 1-19, 2024. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2666188824000789>. Acesso em: 9 set. 2024.

BANERJEE, Samiran; VAN DER HEIJDEN, Marcel G. A. Soil microbiomes and one health. **Nature Reviews Microbiology**, [s. l.], v. 21, n. 1, p. 6-20, 2023. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/s41579-022-00779-w>. Acesso em: 26 ago. 2024.

BARBOSA, Marisângela Viana *et al.* Aggregation of a Ferruginous Nodular Gleysol in a pasture area in Cuba, under the influence of Arbuscular mycorrhizal fungi associated with hybrid *Urochloa*. **Soil and Tillage Research**, [s. l.], v. 208, p. 1-8, 2021. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0167198720306875>. Acesso em: 16 set. 2024.

BASTIAN, Mathieu; HEYMANN, Sebastien; JACOMY, Mathieu. Gephi: An Open Source Software for Exploring and Manipulating Networks. **Proceedings of the International AAAI Conference on Web and Social Media**, [s. l.], v. 3, n. 1, p. 361-362, 2009. Disponível em: <https://ojs.aaai.org/index.php/ICWSM/article/view/13937>. Acesso em: 17 nov. 2025.

BENJAMINI, Yoav; HOCHBERG, Yosef. Controlling the False Discovery Rate: A Practical and Powerful Approach to Multiple Testing. **Journal of the Royal Statistical Society Series B: Statistical Methodology**, [s. l.], v. 57, n. 1, p. 289-300, 1995. Disponível em: <https://academic.oup.com/jrsssb/article/57/1/289/7035855>. Acesso em: 5 nov. 2025.

BERENDSEN, Roeland L.; PIETERSE, Corné M. J.; BAKKER, Peter A. H. M. The rhizosphere microbiome and plant health. **Trends in Plant Science**, [s. l.], v. 17, n. 8, p. 478-486, 2012. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1360138512000799>. Acesso em: 9 set. 2024.

BERG, Gabriele *et al.* Microbiome definition re-visited: old concepts and new challenges. **Microbiome**, [s. l.], v. 8, n. 103, p. 1-22, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1186/s40168-020-00875-0>. Acesso em: 17 jul. 2024.

BERNETTI, Alessandro *et al.* Selective response of soil bacterial and fungal taxa to biodegradable polymers. **Environmental Research**, [s. l.], v. 264, p. 1-14, 2025. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0013935124022515>. Acesso em: 22 out. 2025.

BERRY, David; WIDDER, Stefanie. Deciphering microbial interactions and detecting keystone species with co-occurrence networks. **Frontiers in Microbiology**, [s. l.], v. 5, p. 1-14, 2014. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/microbiology/articles/10.3389/fmicb.2014.00219/full>. Acesso em: 21 out. 2025.

BHUPENCHANDRA, Ingudam *et al.* Unlocking the Potential of Arbuscular Mycorrhizal Fungi: Exploring Role in Plant Growth Promotion, Nutrient Uptake Mechanisms, Biotic Stress Alleviation, and Sustaining Agricultural Production Systems. **Journal of Plant Growth Regulation**, [s. l.], v. 44, n. 12, p. 6802-6840, 2025. Disponível em:

<https://link.springer.com/article/10.1007/s00344-024-11467-9>. Acesso em: 23 out. 2025.

BIER, Raven L. *et al.* Agricultural soil microbiomes differentiate in soil profiles with fertility source, tillage, and cover crops. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, [s. l.], v. 368, n. 1, p. 109002, 2024. Disponível em:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880924001208>. Acesso em: 11 set. 2024.

BOENI, Madalena *et al.* Growth-promoting microorganisms as a sustainable alternative to optimize the productive potential of olive plants. **Scientia Horticulturae**, [s. l.], v. 332, p. 113167, 2024. Disponível em:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304423824003261>. Acesso em: 28 jul. 2024.

BOLYEN, Evan *et al.* Reproducible, interactive, scalable and extensible microbiome data science using QIIME 2. **Nature Biotechnology**, [s. l.], v. 37, n. 8, p. 852-857, 2019.

Disponível em: <https://www.nature.com/articles/s41587-019-0209-9>. Acesso em: 17 ago. 2025.

BRADFORD, Marion M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical Biochemistry**, [s. l.], v. 72, n. 1-2, p. 248-254, 1976. Disponível em:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0003269776905273>. Acesso em: 10 jul. 2025.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente e Mudança do Clima. **PPCaatinga**: um bioma com alta diversidade de solos, vegetação, ambientes e paisagens. 2024. Disponível em:

<https://www.gov.br/mma/pt-br/assuntos/controle-ao-desmatamento-queimadas-e-ordenamento-ambiental-territorial/controle-do-desmatamento-1/ppcaatinga>. Acesso em: 11 out. 2025.

BRASIL. **Programa de Ação Nacional de Combate à Desertificação e Mitigação dos Efeitos da Seca PAN-Brasil**. Brasília, DF: Ministério do Meio Ambiente, 2005. Disponível em: <http://www.bibliotecaflorestal.ufv.br/handle/123456789/12161>. Acesso em: 14 ago. 2024.

CÁCERES-MAGO, Karla; SALAZAR, M. Julieta; BECERRA, Alejandra G. Glomalin-related soil protein produced by arbuscular mycorrhizal fungi: its role in Pb stabilization at heavily contaminated sites. **Chemosphere**, [s. l.], v. 385, p. 144589, 2025. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0045653525005338>. Acesso em: 11 out. 2025.

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

<https://www.nature.com/articles/nmeth.3869>. Acesso em: 12 out. 2025.

CAMPOS, Samuel Alex Coelho *et al.* Degradação ambiental agropecuária no bioma Caatinga. **Revista Econômica do Nordeste**, [s. l.], v. 46, n. 3, p. 155-170, 2015.

CGEE. Centro de Gestão e Estudos Estratégicos. **Desertificação, degradação da terra e secas no Brasil**. 2016. Disponível em: <http://www.cgee.org.br>. Acesso em: 23 set. 2024.

CHANDRASEKARAN, Murugesan; PARMASIVAN, Manivannan; AHMAD, Sajjad. Review on arbuscular mycorrhizal fungi mediated alleviation of arsenic stress. **International Biodeterioration & Biodegradation**, [s. l.], v. 194, p. 105872, 2024. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0964830524001434>. Acesso em: 8 out. 2024.

CHAZDON, Robin L. *et al.* A novel statistical method for classifying habitat generalists and specialists. **Ecology**, [s. l.], v. 92, n. 6, p. 1332-1343, 2011. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21797161/>. Acesso em: 23 out. 2025.

CHEN, Jie *et al.* Composition, predicted functions, and co-occurrence networks of fungal and bacterial communities: Links to soil organic carbon under long-term fertilization in a rice-wheat cropping system. **European Journal of Soil Biology**, [s. l.], v. 100, p. 1-12, 2020. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S116455632030296X>. Acesso em: 16 out. 2025.

CHEN, Ya-Jou *et al.* Metabolic flexibility allows bacterial habitat generalists to become dominant in a frequently disturbed ecosystem. **The ISME Journal**, [s. l.], v. 15, n. 10, p. 2986-3004, 2021. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/s41396-021-00988-w>. Acesso em: 29 out. 2025.

CHENG, Guanchao *et al.* Northeastern China shelterbelt-farmland glomalin differences depend on geo-climates, soil depth, and microbial interaction: Carbon sequestration, nutrient retention and implication. **Applied Soil Ecology**, [s. l.], v. 191, p. 105068, 2023. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0929139323002664>. Acesso em: 12 nov. 2025.

CHINTA, Yufita Dwi; UCHIDA, Yoshitaka; ARAKI, Hajime. Roles of soil bacteria and fungi in controlling the availability of nitrogen from cover crop residues during the microbial hot moments. **Applied Soil Ecology**, [s. l.], v. 168, p. 104135, 2021. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0929139321002584>. Acesso em: 26 out. 2025.

CONTI, José Bueno. O conceito de Desertificação. **CLIMEP - Climatologia e Estudos da Paisagem**, [s. l.], v. 3, n. 2, p. 39-52, 2009. Disponível em: <https://www.periodicos.rc.biblioteca.unesp.br/index.php/climatologia/article/view/2091>. Acesso em: 28 set. 2024.

COOPER, Miguel. **Degradação e Recuperação de Solos**. 2008. Disponível em: https://edisciplinas.usp.br/pluginfile.php/1680322/mod_folder/content/0/APOSTILA-Degr%20e%20Recup%20de%20Solos%202008.pdf. Acesso em: 13 out. 2024.

CUARTERO, J. *et al.* Warming and rainfall reduction alter soil microbial diversity and co-occurrence networks and enhance pathogenic fungi in dryland soils. **Science of The Total Environment**, [s. l.], v. 949, p. 1-15, 2024. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0048969724051568>. Acesso em: 23 out. 2025.

CUI, Jiwen *et al.* Effect of high soil C/N ratio and nitrogen limitation caused by the long-term combined organic-inorganic fertilization on the soil microbial community structure and its dominated SOC decomposition. **Journal of Environmental Management**, [s. l.], v. 303, p. 114155, 2022. Disponível em:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0301479721022179>. Acesso em: 19 nov. 2025.

CUI, Yongxing *et al.* Natural grassland as the optimal pattern of vegetation restoration in arid and semi-arid regions: Evidence from nutrient limitation of soil microbes. **Science of The Total Environment**, [s. l.], v. 648, p. 388-397, 2019. Disponível em:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0048969718331371>. Acesso em: 28 nov. 2025.

CUI, Fangyuan *et al.* Negative microbial interactions enhance network complexity and stability under increasing salinity stress in electroplating wastewater treatment systems.

Journal of Water Process Engineering, [s. l.], v. 74, p. 107764, 2025. Disponível em:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2214714425008360>. Acesso em: 9 out. 2025.

DAVIES, Kirk W.; JOHNSON, Dustin D. Dryland restoration needs suggest a role for introduced plants. **Global Ecology and Conservation**, [s. l.], v. 53, p. e03005, 2024.

Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2351989424002099>. Acesso em: 16 set. 2024.

DELANG, Claudio O. The consequences of soil degradation in China: a review. **GeoScape**, [s. l.], v. 12, n. 2, p. 92-103, 2018. Disponível em:

<https://www.sciendo.com/article/10.2478/geosc-2018-0010>. Acesso em: 28 set. 2024.

DELAVAUX, Camille S. *et al.* Environmental identification of arbuscular mycorrhizal fungi using the LSU rDNA gene region: an expanded database and improved pipeline. **Mycorrhiza**, [s. l.], v. 32, n. 2, p. 145-153, 2022. Disponível em:

<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/35099622/>. Acesso em: 22 out. 2025.

DU, Jianhang *et al.* Organic fertilizers increase the proportion of saprotrophs favoring soil nitrification under medicinal plants *Fritillaria thunbergii*. **Industrial Crops and Products**, [s. l.], v. 219, p. 1-10, 2024. Disponível em:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0926669024011063>. Acesso em: 15 out. 2025.

DUAN, Yuan Yuan *et al.* Ecological restoration in plateau pika-disturbed alpine meadows: Soil-microbe-enzyme stoichiometry and microbial adaptations during vegetation recovery of bare patches. **Journal of Environmental Management**, [s. l.], v. 394, p. 127373, 2025.

Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0301479725033493>. Acesso em: 12 out. 2025.

EIVAZI, F.; TABATABAI, M. A. Glucosidases and galactosidases in soils. **Soil Biology and Biochemistry**, [s. l.], v. 20, n. 5, p. 601-606, jan. 1988. Disponível em:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0038071788901411>. Acesso em: 4 out. 2024.

EL-DASH, Heba A. *et al.* Optimizing Eco-Friendly Degradation of Polyvinyl Chloride (PVC) Plastic Using Environmental Strains of *Malassezia* Species and *Aspergillus fumigatus*. **International Journal of Molecular Sciences**, [s. l.], v. 24, n. 20, p. 15452, 2023. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/37895132/>. Acesso em: 2 nov. 2025.

FALL, Abdoulaye Fofana *et al.* Roles of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Soil Fertility: Contribution in the Improvement of Physical, Chemical, and Biological Properties of the Soil. **Frontiers in Fungal Biology**, [s. l.], v. 3, p. 1-11, 2022. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/fungal-biology/articles/10.3389/ffunb.2022.723892/full>. Acesso em: 12 set. 2024.

FENG, Chun *et al.* Soil enzyme activities increase following restoration of degraded subtropical forests. **Geoderma**, [s. l.], v. 351, p. 180-187, 2019. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0016706118323012>. Acesso em: 9 out. 2025.

FENG, Yuhan *et al.* Nitrogen addition changed soil fungal community structure and increased the biomass of functional fungi in Korean pine plantations in temperate northeast China. **Science of The Total Environment**, [s. l.], v. 927, p. 172349, 2024. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0048969724024926>. Acesso em: 5 out. 2025.

FRAÇ, Magdalena *et al.* Fungal Biodiversity and Their Role in Soil Health. **Frontiers in Microbiology**, [s. l.], v. 9, p. 1-9, 2018. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/microbiology/articles/10.3389/fmicb.2018.00707/full>. Acesso em: 15 out. 2025.

FU, Shih-Feng *et al.* The phosphate-solubilising fungi in sustainable agriculture: unleashing the potential of fungal biofertilisers for plant growth. **Folia Microbiologica**, [s. l.], v. 69, p. 697-712, 2024. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s12223-024-01181-0>. Acesso em: 7 out. 2024.

GARCIA, Kaio Gráculo Vieira *et al.* The Contribution of Arbuscular Mycorrhizal Fungi to Soil Enzyme Activity and the Performance of *Mimosa caesalpiniaefolia* in Soil Degraded by Scheelite Mining: Implications for Restoration. **Resources**, [s. l.], v. 14, n. 3, p. 1-17, 2025. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2079-9276/14/3/50>. Acesso em: 2 nov. 2025.

GARCIA, Kaio Gráculo Vieira; MENDES FILHO, Paulo Furtado. Acúmulo de manganês em esporos de fungos micorrízicos arbusculares e favorecimento do crescimento inicial de *mimosa caesalpiniaefolia* em solo contaminado. **Nativa**, [s. l.], v. 10, n. 4, p. 533-538, 2022. Disponível em: https://www.researchgate.net/publication/366283163_ACUMULO_DE_MANGANES_EM_ESPOROS_DE_FUNGOS_MICORRIZICOS_ARBUSCULARES_E_FAVORECIMENTO_DO_CRESCIMENTO_INICIAL_DE_Mimosa_caesalpiniaefolia_EM_SOLO_CONTAMINADO. Acesso em: 3 out. 2025.

GIULIETTI, Ana Maria *et al.* Diagnóstico da vegetação nativa do bioma Caatinga. *In*: BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. **Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2004. p. 45-90.

GUANG, Song *et al.* Fungi in biocrusts facilitate ecosystem restoration during long-term vegetation succession in arid environments. **CATENA**, [s. l.], v. 252, p. 108893, 2025. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S034181622500195X>. Acesso em: 23 out. 2025.

GUBRY-RANGIN, Cécile *et al.* Niche breadth specialization impacts ecological and evolutionary adaptation following environmental change. **The ISME Journal**, [s. l.], v. 18, n. 1, p. 1-14, 2024. Disponível em: <https://academic.oup.com/ismej/article/18/1/wrae183/7777692>. Acesso em: 5 nov. 2025.

HART, Miranda *et al.* Fungal Communities Resist Recovery in Sand Mine Restoration. **Frontiers in Forests and Global Change**, [s. l.], v. 2, n. 78, p. 1-34, 2019. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/forests-and-global-change/articles/10.3389/ffgc.2019.00078/full>. Acesso em: 4 out. 2025.

HE, Peng *et al.* Microbial carbon use efficiency in different ecosystems: A meta-analysis based on a biogeochemical equilibrium model. **Global Change Biology**, [s. l.], v. 29, n. 17, p. 4758-4774, 2023. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/37431700/>. Acesso em: 15 nov. 2025.

HERNANDEZ, Damian J. *et al.* Environmental stress destabilizes microbial networks. **The ISME Journal**, [s. l.], v. 15, n. 6, p. 1722-1734, 2021. Disponível em: <https://academic.oup.com/ismej/article/15/6/1722/7474624>. Acesso em: 10 nov. 2025.

HÖGBERG, Mona N. *et al.* Does ectomycorrhiza have a universal key role in the formation of soil organic matter in boreal forests? **Soil Biology and Biochemistry**, [s. l.], v. 140, p. 107635, 2020. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0038071719302998>. Acesso em: 22 out. 2025.

HU, Ning *et al.* Community size, activity and C:N stoichiometry of soil microorganisms following reforestation in a Karst region. **European Journal of Soil Biology**, [s. l.], v. 73, p. 77-83, 2016. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1164556316300073#sec4>. Acesso em: 14 set. 2024.

HUANG, Hanyue *et al.* Effects of afforestation on soil microbial diversity and enzyme activity: A meta-analysis. **Geoderma**, [s. l.], v. 423, p. 1-11, 2022. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0016706122002683>. Acesso em: 13 out. 2025.

IBAMA. Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis. **Recuperação ambiental: conceito e aplicações**. 2024. Disponível em: <https://www.gov.br/ibama/pt-br/assuntos/biodiversidade/recuperacao-ambiental>. Acesso em: 22 out. 2024.

IBGE. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Coordenação de Recursos Naturais e Estudos Ambientais (org.). **Biomass e sistema costeiro-marinho do Brasil: compatível com a escala 1:250000**. Rio de Janeiro: IBGE, 2019.

ICMBIO. **Instrução Normativa ICMBio nº 11, de 11 de dezembro de 2014**. Estabelecer procedimentos para elaboração, análise, aprovação e acompanhamento da execução de Projeto de Recuperação de Área Degradada ou Perturbada - PRAD [...]. Brasília, DF: Diário Oficial da União, 2014. Disponível em: <https://www.gov.br/icmbio/pt-br/aceso-a-informacao/institucional/legislacao/instrucoes-normativas>. Acesso em: 23 out. 2024.

IDBELLA, Mohamed; BONANOMI, Giuliano. Uncovering the dark side of agriculture: How land use intensity shapes soil microbiome and increases potential plant pathogens. **Applied Soil Ecology**, [s. l.], v. 192, p. 105090, 2023. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0929139323002883>. Acesso em: 26 nov. 2025.

JAIN, Devendra *et al.* Potassium solubilizing microorganisms as soil health engineers: An insight into molecular mechanism. In: DUBEY, Ramesh Chandra; KUMAR, Pankaj (org.). **Rhizosphere Engineering**. [s. l.]: Elsevier, 2022. p. 199-214. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/B9780323899734000077>. Acesso em: 3 ago. 2024.

JIAO, Huiying *et al.* Screening of rhizosphere nitrogen fixing, phosphorus and potassium solubilizing bacteria of *Malus sieversii* (Ldb.) Roem. and the effect on apple growth. **Journal of Plant Physiology**, [s. l.], v. 292, p. 154142, 2024. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0176161723002365>. Acesso em: 22 jul. 2024.

JINGJING, Yin *et al.* Plant roots send metabolic signals to microbes in response to long-term overgrazing. **Science of The Total Environment**, [s. l.], v. 842, p. 1-10, 2022. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0048969722033381>. Acesso em: 5 nov. 2025.

KABBAGE, Mehdi; YARDEN, Oded; DICKMAN, Martin B. Pathogenic attributes of *Sclerotinia sclerotiorum*: Switching from a biotrophic to necrotrophic lifestyle. **Plant Science**, [s. l.], v. 233, p. 53-60, 2015. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25711813/>. Acesso em: 3 out. 2025.

KANDELER, Ellen; GERBER, H. Short-term assay of soil urease activity using colorimetric determination of ammonium. **Biology and Fertility of Soils**, [s. l.], v. 6, n. 1, p. 68-71, 1988. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00257924>. Acesso em: 4 out. 2024.

KANG, Peng *et al.* Soil saprophytic fungi could be used as an important ecological indicator for land management in desert steppe. **Ecological Indicators**, [s. l.], v. 150, p. 1-10, 2023. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1470160X23003667>. Acesso em: 6 out. 2024.

KAUR, Harmanjit *et al.* Prospects of phosphate solubilizing microorganisms in sustainable agriculture. **World Journal of Microbiology and Biotechnology**, [s. l.], v. 40, n. 10, p. 291, 2024. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11274-024-04086-9>. Acesso em: 7 out. 2024.

KUMAR, Akhilesh *et al.* Metagenomic analysis of soil from landfill site reveals a diverse

microbial community involved in plastic degradation. **Journal of Hazardous Materials**, [s. l.], v. 480, p. 135804, 2024. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304389424023835>. Acesso em: 5 out. 2025.

KUYPERS, Marcel M. M.; MARCHANT, Hannah K.; KARTAL, Boran. The microbial nitrogen-cycling network. **Nature Reviews Microbiology**, [s. l.], v. 16, n. 5, p. 263-276, 2018. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/nrmicro.2018.9>. Acesso em: 2 maio 2024.

LAHLALI, Rachid *et al.* Effects of climate change on plant pathogens and host-pathogen interactions. **Crop and Environment**, [s. l.], v. 3, n. 3, p. 159-170, 2024. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2773126X24000212>. Acesso em: 9 nov. 2025.

LEITE, Maria Camila de Barros Silva *et al.* Mycorrhizal Atriplex nummularia promote revegetation and shifts in microbial properties in saline Brazilian soil. **Applied Soil Ecology**, [s. l.], v. 153, p. 1-10, 2020. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0929139319312648>. Acesso em: 13 out. 2025.

LI, Jiao *et al.* Dynamics of soil microbial biomass and enzyme activities along a chronosequence of desertified land revegetation. **Ecological Engineering**, [s. l.], v. 111, p. 22-30, 2018. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S092585741730589X>. Acesso em: 25 out. 2025.

LI, Jianan *et al.* Soil degradation regulates the effects of litter decomposition on soil microbial nutrient limitation: Evidence from soil enzymatic activity and stoichiometry. **Frontiers in Plant Science**, [s. l.], v. 13, p. 1090954, 2023. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2022.1090954/full>. Acesso em: 16 out. 2025.

LIMA, Antonio Yan Viana *et al.* Grazing exclusion restores soil health in Brazilian drylands under desertification process. **Applied Soil Ecology**, [s. l.], v. 193, p. 105107, 2024. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0929139323003050>. Acesso em: 14 dez. 2024.

LIMA FILHO, Oscar Fontão de *et al.* (org.). **Adubação verde e plantas de cobertura no Brasil: fundamentos e prática**. 2. ed. Brasília, DF: Embrapa, 2023. v. 1. Disponível em: <https://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/249436/1/ADUBACAO-VERDE-VOL-01-ed02-2023.pdf>. Acesso em: 24 out. 2025.

LIU, Zi-Kai *et al.* Land use changes alter microbial functional gene diversity and its relationship with soil ecosystem multifunctionality in a subtropical estuary. **Frontiers in Microbiology**, [s. l.], v. 16, p. 1592901, 2025. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/microbiology/articles/10.3389/fmicb.2025.1592901/full>. Acesso em: 4 out. 2025.

LIU, Zijin *et al.* The impact of desertification on soil health stability in Semi-Arid alpine

Regions: A case study of the Qilian Mountains in the northeastern Tibetan Plateau, China.

Ecological Indicators, [s. l.], v. 163, p. 112100, 2024. Disponível em:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1470160X24005557>. Acesso em: 16 nov. 2024.

LOOS, Daniel *et al.* A global survey of host, aquatic, and soil microbiomes reveals shared abundance and genomic features between bacterial and fungal generalists. **Cell Reports**, [s. l.], v. 43, n. 4, p. 114046, 2024. Disponível em:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2211124724003747>. Acesso em: 28 out. 2025.

LOPES, Laryssa Sheydder de O.; SOARES, Rafael Celestino. Suscetibilidade à desertificação das terras secas de Gilbués (Estado do Piauí) e Cabrobó (Estado do Pernambuco), Nordeste do Brasil. **Revista Geográfica de América Central**, [s. l.], v. 1, n. 56, p. 307-323, 2016.

Disponível em: <https://www.revistas.una.ac.cr/index.php/geografica/article/view/8107>.

Acesso em: 25 out. 2024.

LUO, Xia *et al.* Fungal Community Composition and Diversity Vary With Soil Horizons in a Subtropical Forest. **Frontiers in Microbiology**, [s. l.], v. 12, p. 650440, 2021. Disponível em:

<https://www.frontiersin.org/journals/microbiology/articles/10.3389/fmicb.2021.650440/full>.

Acesso em: 27 out. 2025.

MACEDO, M. O. *et al.* Changes in soil C and N stocks and nutrient dynamics 13 years after recovery of degraded land using leguminous nitrogen-fixing trees. **Forest Ecology and Management**, [s. l.], v. 255, n. 5-6, p. 1516-1524, 2008. Disponível em:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112707008742>. Acesso em: 25 ago. 2024.

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112707008742>. Acesso em: 25 ago. 2024.

MACÊDO, Maria Soraya *et al.* Everything's not lost: Caatinga areas under chronic

disturbances still have well-preserved plant communities. **Journal of Arid Environments**, [s. l.], v. 222, p. 105164, 2024. Disponível em:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0140196324000442>. Acesso em: 23 ago. 2024.

2024.

MAPBIOMAS. **Destaques do mapeamento anual da cobertura e uso da Terra no Brasil de 1985 a 2021**: Caatinga. 2022. Disponível em: <https://mapbiomas.org/download-dos-atbds>.

Acesso em: 14 out. 2024.

MARENCO, Jose A. *et al.* Assessing drought in the drylands of northeast Brazil under

regional warming exceeding 4 °C. **Natural Hazards**, [s. l.], v. 103, n. 2, p. 2589-2611, 2020.

Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11069-020-04097-3>. Acesso em: 14 dez. 2024.

MATTOO, Rohini; SUMAN, B. M. Microbial roles in the terrestrial and aquatic nitrogen cycle-implications in climate change. **FEMS Microbiology Letters**, [s. l.], v. 370, p. 1-10, 2023. Disponível em:

<https://academic.oup.com/femsle/article/doi/10.1093/femsle/fnad061/7209147>. Acesso em: 2 maio 2024.

<https://academic.oup.com/femsle/article/doi/10.1093/femsle/fnad061/7209147>. Acesso em: 2 maio 2024.

MCMURDIE, Paul J.; HOLMES, Susan. 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. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23630581/>. Acesso em: 6 out. 2025.
- MEDEIROS, Erika Valente *et al.* Microbial enzymatic stoichiometry and the acquisition of C, N, and P in soils under different land-use types in Brazilian semiarid. **Soil Ecology Letters**, [s. l.], v. 5, n. 3, p. 220159, 2023. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s42832-022-0159-x>. Acesso em: 13 out. 2025.
- MEKURIA, Wolde *et al.* Impact of exclosures on wood biomass production and fuelwood supply in northern Ethiopia. **Journal of Forestry Research**, [s. l.], v. 30, n. 2, p. 629-637, 2019. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11676-018-0643-4>. Acesso em: 4 set. 2024.
- MI, Wentao *et al.* Space and soil drive differences in the rhizosphere microbial composition and co-occurrence network of *Thymus mongolicus* in Northern China. **Applied Soil Ecology**, [s. l.], v. 216, p. 106534, 2025. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0929139325006729>. Acesso em: 12 nov. 2025.
- MOORHEAD, Daryl L. *et al.* Vector analysis of ecoenzyme activities reveal constraints on coupled C, N and P dynamics. **Soil Biology and Biochemistry**, [s. l.], v. 93, p. 1-7, 2016. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0038071715003788>. Acesso em: 20 out. 2025.
- MOREIRA, Maria Fátima de Sousa; SIQUEIRA, José Oswaldo. **Microbiologia e Bioquímica do Solo**. 2. ed. Lavras: Editora UFLA, 2006.
- NASCIMENTO, Sebastiana Santos do; ALVES, José Jackson Amancio. Ecoclimatologia do Cariri Paraibano. **Revista Geográfica Acadêmica**, [s. l.], v. 2, n. 3, p. 28-41, 2008. Disponível em: https://www.researchgate.net/publication/26575604_ECOCLIMATOLOGIA_DO_CARIRI_PARAIBANO. Acesso em: 5 nov. 2024.
- NEVES, Laércio Vieira de Melo Wanderley *et al.* Microbial abundance and C and N stocks in tropical degraded Planosols from semiarid northeastern Brazil. **CATENA**, [s. l.], v. 196, p. 104931, 2021. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0341816220304811>. Acesso em: 7 nov. 2025.
- NOBRE, Camila Pinheiro *et al.* Agregação, glomalina e carbono orgânico na chapada do araripe, Ceará, Brasil. **Revista Caatinga**, Mossoró, RN, v. 28, n. 3, p. 138–147, 2015. Disponível em: <https://periodicos.ufersa.edu.br/caatinga/article/view/3623>. Acesso em: 20 set. 2024.
- NOGUEIRA, Natiélia Oliveira *et al.* Utilização de leguminosas para recuperação de áreas degradadas. **Enciclopédia Biosfera**, Goiânia, v. 8, n. 14, p. 2121-2131, 2012. Disponível em: <https://www.researchgate.net/publication/302935027>. Acesso em: 21 out. 2024.
- OLIVEIRA, Andreza de Freitas Nunes *et al.* Long-term effects of grazing on the biological,

chemical, and physical soil properties of the Caatinga biome. **Microbiological Research**, [s. l.], v. 253, p. 126893, 2021. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0944501321001993>. Acesso em: 14 dez. 2024.

OLIVEIRA FILHO, José de Souza *et al.* Assessing the effects of 17 years of grazing exclusion in degraded semi-arid soils: Evaluation of soil fertility, nutrients pools and stoichiometry. **Journal of Arid Environments**, [s. l.], v. 166, p. 1-10, 2019. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0140196319300357>. Acesso em: 2 set. 2024.

OKSANEN, Jari *et al.* **vegan**: Community Ecology Package. R package version 2.7-2. 2025. Disponível em: <https://vegandevs.github.io/vegan/>. Acesso em: 12 nov. 2025.

OÑA, Leonardo; SHREEKAR, Shryli K.; KOST, Christian. Disentangling microbial interaction networks. **Trends in Microbiology**, [s. l.], v. 33, n. 6, p. 619-634, 2025. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0966842X25000277>. Acesso em: 1 out. 2025.

PAN, Chang *et al.* Saprotrophic fungi buffer the adverse effects of soil acidification on the soil nutrient supply ability of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantations. **European Journal of Soil Biology**, [s. l.], v. 114, p. 103462, 2023. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1164556322000796>. Acesso em: 13 out. 2025.

PANDIT, Shubha N. *et al.* The role of local and regional processes on population synchrony along the gradients of habitat specialization. **Ecosphere**, [s. l.], v. 7, n. 5, p. e01217, 2016. Disponível em: <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ecs2.1217>. Acesso em: 5 nov. 2025.

PEDRINHO, Alexandre *et al.* The natural recovery of soil microbial community and nitrogen functions after pasture abandonment in the Amazon region. **FEMS Microbiology Ecology**, [s. l.], v. 96, n. 9, p. f149, 2020. Disponível em: <https://academic.oup.com/femsec/article/96/9/f149/5876346>. Acesso em: 12 out. 2025.

PEREIRA, Sílvia *et al.* Arbuscular mycorrhizal inoculation increases drought tolerance and survival of *Cenostigma microphyllum* seedlings in a seasonally dry tropical forest. **Forest Ecology and Management**, [s. l.], v. 492, p. 119213, 2021. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112721003017>. Acesso em: 4 out. 2025.

PEREIRA, Arthur Prudêncio de Araujo *et al.* Grazing exclusion regulates bacterial community in highly degraded semiarid soils from the Brazilian Caatinga biome. **Land Degradation & Development**, [s. l.], v. 32, n. 6, p. 2210-2225, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/ldr.3893>. Acesso em: 25 out. 2024.

PEREIRA, Arthur Prudêncio de Araujo *et al.* Land degradation affects the microbial communities in the Brazilian Caatinga biome. **CATENA**, [s. l.], v. 211, p. 105961, 2022. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0341816221008195>. Acesso em: 13 out. 2024.

PEREZ-MARIN, Martin Aldrin *et al.* Núcleos de desertificação no semiárido brasileiro: ocorrência natural ou antrópica? **Parcerias Estratégicas**, Brasília, v. 17, n. 34, p. 87-106, 2012. Disponível em: <https://www.researchgate.net/publication/309546679>. Acesso em: 27 ago. 2024.

PESSOA, Luiz G. M. *et al.* Assessment of soil salinity status under different land-use conditions in the semiarid region of Northeastern Brazil. **Ecological Indicators**, [s. l.], v. 141, p. 109139, 2022. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1470160X22006112>. Acesso em: 21 set. 2024.

POISOT, Timothée; LOUNNAS, Manon; HOCHBERG, Michael E. The structure of natural microbial enemy-victim networks. **Ecological Processes**, [s. l.], v. 2, n. 13, p. 1-9, 2013. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1186/2192-1709-2-13>. Acesso em: 5 nov. 2025.

PÕLME, Sergei *et al.* FungalTraits: a user-friendly traits database of fungi and fungus-like stramenopiles. **Fungal Diversity**, [s. l.], v. 105, n. 1, p. 1-16, 2020. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s13225-020-00466-2>. Acesso em: 22 out. 2025.

REFATI, Daiana Caroline *et al.* Influence of drought and anthropogenic pressures on land use and land cover change in the brazilian semiarid region. **Journal of South American Earth Sciences**, [s. l.], v. 128, p. 104362, 2023.

REIS, Diony Alves; DE LIMA, Cláudia Liane Rodrigues; PAULETTO, Eloy Antonio. Resistência tênsil de agregados e compressibilidade de um solo construído com plantas de cobertura em área de mineração de carvão em Candiota, RS. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, [s. l.], v. 38, n. 2, p. 669-678, 2014. Disponível em: <https://www.scielo.br/j/rbcs/a/yYcxzh5XxQdSwVvvG5yVBrn/?lang=pt>. Acesso em: 21 set. 2024.

RILLIG, Matthias C. Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation. **Canadian Journal of Soil Science**, [s. l.], v. 84, n. 4, p. 355-363, 2004. Disponível em: <https://cdnsiencepub.com/doi/abs/10.4141/s04-003>. Acesso em: 10 jul. 2025.

ROVEDDER, Ana Paula Moreira; ELTZ, Flávio Luiz Foletto. Revegetação com plantas de cobertura em solos arenizados sob erosão eólica no Rio Grande do Sul. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, [s. l.], v. 32, n. 1, p. 315-321, 2008. Disponível em: <https://www.scielo.br/j/rbcs/a/D6fdMPPswVfxvnTCSDPZgGB/?lang=pt>. Acesso em: 9 ago. 2024.

SANTOS, Tiago de Oliveira *et al.* Carbon and nitrogen stocks and microbial indicators in tropical semiarid degraded Luvisols. **CATENA**, [s. l.], v. 210, p. 105885, 2022. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0341816221007438#s0040>. Acesso em: 14 out. 2025.

SHAN, Chengfeng *et al.* Microbial carbon and nitrogen limitation in *Larix gmelinii* forests along an altitudinal gradient: Evidence from coenzymatic stoichiometry and vector analysis. **Applied Soil Ecology**, [s. l.], v. 195, p. 105257, 2024. Disponível em:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0929139323004559>. Acesso em: 12 out. 2025.

SILES, José A.; GARCÍA-SÁNCHEZ, Mercedes; GÓMEZ-BRANDÓN, María. Studying Microbial Communities through Co-Occurrence Network Analyses during Processes of Waste Treatment and in Organically Amended Soils: A Review. **Microorganisms**, [s. l.], v. 9, p. 1-15, 2021. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2076-2607/9/6/1165>. Acesso em: 15 out. 2025.

SILVA, Danilo Ferreira da *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi community in soils under desertification and restoration in the Brazilian semiarid. **Microbiological Research**, [s. l.], v. 264, p. 127161, 2022. Disponível em: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0944501322002014?pes=vor&utm_source=readcube&getft_integrator=readcube. Acesso em: 9 out. 2024.

SILVA, Danilo Ferreira da *et al.* Enzymatic stoichiometry in degraded soils after two decades of restoration in a Brazilian semiarid region. **CATENA**, [s. l.], v. 236, p. 107767, 2024a. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0341816223008597#s0035>. Acesso em: 14 out. 2024.

SILVA, Danilo Ferreira da *et al.* Functional genes related to N and P cycling in degraded and restored areas from Brazilian drylands. **Applied Soil Ecology**, [s. l.], v. 196, p. 105295, 2024b. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0929139324000477>. Acesso em: 14 out. 2024.

SILVA, Danilo Ferreira da *et al.* Grazing exclusion-induced changes in soil fungal communities in a highly desertified Brazilian dryland. **Microbiological Research**, [s. l.], v. 285, p. 127763, 2024c. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0944501324001642>. Acesso em: 9 out. 2024.

SILVA, Arystides Resende. Manejo e Conservação do Solo. *In*: MODESTO JÚNIOR, Moisés de Souza; ALVES, Raimundo Nonato Brabo (org.). **Cultura da Mandioca**. Brasília, DF: Embrapa Amazônia Oriental, 2016. p. 49-66.

SILVA, Ivamauro Ailton de Sousa. Núcleos de desertificação do nordeste brasileiro: suscetibilidade e dinâmica pluviométrica. *In*: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA FÍSICA APLICADA, 17., 2017, Campinas. **Anais [...]**. Campinas: UNICAMP, 2017. p. 1768-1776. Disponível em: <https://ocs.ige.unicamp.br/ojs/sbgfa/article/view/2381>. Acesso em: 10 set. 2024.

SILVANA, Velázquez María *et al.* Colonization dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in *Ilex paraguariensis* crops: Seasonality and influence of management practices. **Journal of King Saud University-Science**, [s. l.], v. 32, n. 1, p. 183-188, 2020. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1018364718303367>. Acesso em: 10 out. 2025.

SOARES, Deivide Benicio *et al.* Degradação dos solos por sais em Pernambuco, Brasil. **Revista Brasileira de Geografia Física**, [s. l.], v. 9, n. 5, p. 1621–1628, 2016. Disponível em: <https://periodicos.ufpe.br/revistas/index.php/rbgfe/issue/view/2519>. Acesso em: 4 nov. 2024.

SOBUCKI, Lisiane *et al.* Contribution of enzymes to soil quality and the evolution of research in Brazil. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, [s. l.], v. 45, e0210109, 2021. Disponível em: https://www.researchgate.net/publication/355404131_Contribution_of_enzymes_to_soil_quality_and_the_evolution_of_research_in_Brazil. Acesso em: 15 out. 2025. Acesso em: 15 out. 2025.

SOUSA, Ridelson Farias de *et al.* Estudo do processo da desertificação em Cabaceiras - Paraíba. **Engenharia Ambiental**, Espírito Santo do Pinhal, v. 4, p. 89-102, 2007. Disponível em: <http://ferramentas.unipinhal.edu.br/engenhariaambiental/>. Acesso em: 2 nov. 2024.

SRISWASDI, Sira; YANG, Ching-chia; IWASAKI, Wataru. Generalist species drive microbial dispersion and evolution. **Nature Communications**, [s. l.], v. 8, n. 1, p. 1162, 2017. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/s41467-017-01265-1>. Acesso em: 28 out. 2025.

STEWART, Justin D. *et al.* Advancing knowledge on the biogeography of arbuscular mycorrhizal fungi to support Sustainable Development Goal 15: Life on Land. **FEMS Microbiology Letters**, [s. l.], v. 372, p. fnab145, 2025. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/40539942/>. Acesso em: 21 out. 2025.

SUDENE. Superintendência do Desenvolvimento do Nordeste. Conselho Deliberativo. **Resolução CONDEL/SUDENE nº 150, de 13 de dezembro de 2021**. Aprova a Proposição n. 151/2021, que trata do Relatório Técnico que apresenta os resultados da revisão da delimitação do Semiárido 2021 [...]. Recife: SUDENE, 2021. Disponível em: <https://www.gov.br/sudene/pt-br/aceso-a-informacao/legislacao/hierarquia/resolucoes-conselho-deliberativo/resolucao-condel-sudene-no-150-de-13-de-dezembro-de-2021>. Acesso em: 20 out. 2024.

SUKDEO, Nicole *et al.* Bacterial and fungal saprotrophs are strongly stimulated weeks to months after forest soil profile reconstruction. **Pedobiologia**, [s. l.], v. 73, p. 29-41, 2019. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0031405618301148>. Acesso em: 14 out. 2025.

TABATABAI, M. A.; BREMNER, J. M. Use of p-nitrophenyl phosphate for assay of soil phosphatase activity. **Soil Biology and Biochemistry**, [s. l.], v. 1, n. 4, p. 301-307, 1969. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0038071769900121>. Acesso em: 4 out. 2024.

TEIXEIRA, Paulo César *et al.* **Manual de Métodos de Análise de Solo**. 3. ed. Brasília, DF: Embrapa Solos, 2017. Disponível em: <https://www.embrapa.br/busca-de-publicacoes/-/publicacao/1085209/manual-de-metodos-de-analise-de-solo>. Acesso em: 29 out. 2024.

THORAT, Pooja; DASS, Regina Sharmila. An overview of production, characterization, and bioactive potentials of *Aspergillus* exopolysaccharides. **International Journal of Biological**

Macromolecules, [s. l.], v. 323, p. 147102, 2025. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0141813025076597>. Acesso em: 6 nov. 2025.

THORNTHWAITE, Charles Warren. An Approach toward a Rational Classification of Climate. **Geographical Review**, [s. l.], v. 38, n. 1, p. 55-94, 1948. Disponível em: <https://doi.org/10.2307/210739>. Acesso em: 17 out. 2024.

TORIBIO, A. J. *et al.* Boosting plant welfare and rhizospheric health through the application of phosphorus and potassium-solubilizing fungi from compost and vermicompost. **Biocatalysis and Agricultural Biotechnology**, [s. l.], v. 68, p. 103741, 2025. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1878818125002543>. Acesso em: 5 out. 2025.

VALDÉS, Rebeca Casique *et al.* Community of ectomycorrhizae associated with Mexican pinyon pine (*Pinus cembroides*) in northeastern Mexico and its relationships with environmental variables. **Forest Ecology and Management**, [s. l.], v. 598, p. 123237, 2025. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112725007455>. Acesso em: 13 out. 2025.

VANCE, Eric. D.; BROOKES, P. C.; JENKINSON, D. S. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. **Soil Biology and Biochemistry**, [s. l.], v. 19, n. 6, p. 703-707, 1987. Disponível em: [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(87\)90052-6](https://doi.org/10.1016/0038-0717(87)90052-6). Acesso em: 2 nov. 2024.

VIANA, João Herbert Moreira; DOS SANTOS, Evani Duarte. A fração glomalina e a estabilidade de agregados de diferentes Latossolos. *In*: REUNIÃO BRASILEIRA DE MANEJO E CONSERVAÇÃO DO SOLO E DA ÁGUA, 18., 2010, Teresina. **Anais [...]**. Teresina: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2010. Disponível em: <http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/handle/doc/860389>. Acesso em: 13 set. 2024.

VIEIRA, Rita M. S. P. *et al.* Identifying areas susceptible to desertification in the Brazilian northeast. **Solid Earth**, [s. l.], v. 6, n. 1, p. 347-360, 2015. Disponível em: https://www.researchgate.net/publication/273776312_Identifying_areas_susceptible_to_desertification_in_the_Brazilian_Northeast. Acesso em: 11 dez. 2024.

WADT, Paulo Guilherme Salvador *et al.* **Práticas de conservação do solo e recuperação de áreas degradadas**. Rio Branco, AC: Embrapa Acre, 2003. (Documentos, 90). Disponível em: <https://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/CPAF-AC/7611/1/doc90.pdf>. Acesso em: 27 out. 2024.

WAN, Pingxing *et al.* Fungal community composition changes and reduced bacterial diversity drive improvements in the soil quality index during arable land restoration. **Environmental Research**, [s. l.], v. 244, p. 117931, 2024. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0013935123027354>. Acesso em: 10 nov. 2025.

WANG, Chenguang *et al.* Identification, pathogenic mechanism and control of *Aspergillus aculeatus* causing postharvest fruit rot in Longan. **Postharvest Biology and Technology**, [s. l.], v. 226, p. 113573, 2025. Disponível em:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0925521425001851>. Acesso em: 11 out. 2025.

WANG, Juan *et al.* Different effects of long-term grazing exclusion and growth stages on soil fungi and bacteria in an alpine steppe on the Qinghai-Tibetan Plateau. **Global Ecology and Conservation**, [s. l.], v. 47, p. e02641, 2023. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2351989423002767>. Acesso em: 29 out. 2025.

WANG, Qinggui *et al.* Changes in ectomycorrhizal and saprophytic fungal communities during a secondary succession of temperate forests. **European Journal of Forest Research**, [s. l.], v. 142, n. 6, p. 1313-1323, 2023. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s10342-023-01591-8>. Acesso em: 6 out. 2024.

WANG, Qiang *et al.* Glomalin-related soil protein: The particle aggregation mechanism and its insight into coastal environment improvement. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, [s. l.], v. 227, p. 112940, 2021. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0147651321010526>. Acesso em: 28 out. 2025.

WANG, Qianqian *et al.* The coupling effect of *Penicillium baileys* W2 in the *Aspergillus flavus* inhibition and peanut growth promotion. **Synthetic and Systems Biotechnology**, [s. l.], v. 11, p. 127-140, 2026. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2405805X25001449>. Acesso em: 6 nov. 2025.

WANG, Sijia *et al.* Insights on the Impact of Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis on *Eucalyptus grandis* Tolerance to Drought Stress. **Microbiology Spectrum**, [s. l.], v. 11, n. 2, e04381-22, 2023. Disponível em: <https://journals.asm.org/doi/full/10.1128/spectrum.04381-22>. Acesso em: 5 out. 2024.

WANG, Xiaohu *et al.* The rhizosphere and hyphosphere differentially regulate microbiomes and nutrient cycling within soil aggregates in an ectomycorrhiza-dominated forest. **Geoderma**, [s. l.], v. 463, p. 117570, 2025. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0016706125004112>. Acesso em: 8 nov. 2025.

WANG, Yan *et al.* Ochratoxin A Producing Fungi, Biosynthetic Pathway and Regulatory Mechanisms. **Toxins**, [s. l.], v. 8, n. 3, p. 1-15, 2016. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2072-6651/8/3/83>. Acesso em: 9 nov. 2025.

WEI, Taiyun and SIMKO, Viliam. R package 'corrplot': Visualization of a Correlation Matrix (Version 0.95). 2024. Disponível em: <https://github.com/taiyun/corrplot>. Acesso em: 22 nov. 2025.

WEN, Tao *et al.* ggClusterNet: An R package for microbiome network analysis and modularity-based multiple network layouts. **iMeta**, [s. l.], v. 1, n. 3, e32, 2022. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/imt2.32>. Acesso em: 1 out. 2025.

WRIGHT, Sara. F.; UPADHYAYA, Abha. A survey of soils for aggregate stability and

glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. **Plant and Soil**, [s. l.], v. 198, n. 1, p. 97-107, 1998. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1023/A:1004347701584>. Acesso em: 10 jul. 2025.

WRIGHT, Sara F.; UPADHYAYA, Abha. Extraction of an abundant and unusual protein from soil and comparison with hyphal protein of arbuscular mycorrhizal fungi. **Soil Science**, [S. l.], v. 161, n. 9, p. 575-586, 1996. Disponível em: <https://ui.adsabs.harvard.edu/abs/1996SoilS.161..575W/abstract>. Acesso em: 10 jul. 2025.

WU, Ying *et al.* Rare soil microbial taxa regulate the negative effects of land degradation drivers on soil organic matter decomposition. **Journal of Applied Ecology**, [s. l.], v. 58, n. 8, p. 1658–1669, 2021. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0038071719303505>. Acesso em: 12 nov. 2025.

WU, Mengyao *et al.* Soil microbial carbon and nitrogen limitation constraints soil organic carbon stability in arid and semi-arid grasslands. **Journal of Environmental Management**, [s. l.], v. 373, p. 123675, 2025. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0301479724036612>. Acesso em: 2 out. 2025.

XU, Kaili *et al.* Effects of phosphate-solubilizing fungus *Aspergillus flavus* AF-LRH1 on promoting phosphorus solubilization, wheat growth and soil heavy metal remediation. **Journal of Environmental Chemical Engineering**, [s. l.], v. 12, n. 6, p. 114357, 2024. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2213343724024886>. Acesso em: 6 nov. 2025.

XU, Qicheng *et al.* Microbial generalists and specialists differently contribute to the community diversity in farmland soils. **Journal of Advanced Research**, [s. l.], v. 40, p. 17–27, 2022. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2090123221002423>. Acesso em: 12 out. 2025.

XU, Zhefeng *et al.* Soil fungal communities and their impact on ginseng quality under different land use patterns. **Journal of Agriculture and Food Research**, [s. l.], v. 23, p. 102227, 2025. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2666154325005988#sec2>. Acesso em: 22 out. 2025.

YANG, Chao; SUN, Juan. Impact of soil degradation on plant communities in an overgrazed Tibetan alpine meadow. **Journal of Arid Environments**, [s. l.], v. 193, p. 104586, 2021. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S014019632100152X>. Acesso em: 3 ago. 2024.

ZHANG, Hui *et al.* The recovery of soil N-cycling and P-cycling following reforestation in a degraded tropical limestone mine. **Journal of Cleaner Production**, [s. l.], v. 448, p. 141580, 2024. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S095965262401028X>. Acesso em: 16 set. 2024.

ZHANG, Peng *et al.* The distribution of soil fungal communities along an altitudinal gradient in an alpine meadow. **Global Ecology and Conservation**, [s. l.], v. 31, p. e01838, 2021. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2351989421003887>. Acesso em: 3 out. 2025.

ZHANG, Qing *et al.* Soil bacteria are more sensitive than fungi across different post-fire succession stages: Harnessing microbial sensitivity thresholds for recovery in warm temperate forests. **Applied Soil Ecology**, [s. l.], v. 217, p. 106586, 2026. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0929139325007243>. Acesso em: 4 out. 2025.

ZHANG, Zhicheng *et al.* Unveiling pathogenic fungal distribution in soil surrounding a municipal solid waste landfill – A case study. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, [s. l.], v. 299, p. 118414, 2025. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1470160X2300883X#b0145>. Acesso em: 1 out. 2025.

ZHANG, Qingji *et al.* Unveiling the influence of specialists and generalists on Macroinvertebrate assemblage heterogeneity in lake Taihu. **Ecological Indicators**, [s. l.], v. 154, p. 110741, 2023. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1470160X2300883X>. Acesso em: 1 out. 2025.

ZHANG, Yan *et al.* Desertification induced changes in soil bacterial and fungal diversity and community structure in dry-hot valley forest. **Applied Soil Ecology**, [s. l.], v. 189, p. 104953, 2023. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0929139323001518>. Acesso em: 13 nov. 2025.

ZHAO, Jia-Mei *et al.* Five novel species of *Curvularia* (Pleosporales, Pleosporaceae) isolated from turfgrasses. **MycoKeys**, [s. l.], v. 125, p. 279-305, 2025. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/org/science/article/pii/S1314405725001995>. Acesso em: 29 nov. 2025.

ZHAO, Li *et al.* Perilla straw returning effect on the soil microbial community structure and Sclerotinia relative abundance in old ginseng fields. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, [s. l.], v. 139, p. 102835, 2025. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0885576525002747>. Acesso em: 5 out. 2025.

ZHAO, Shaoguan *et al.* Significant Enrichment of Potential Pathogenic Fungi in Soil Mediated by Flavonoids, Phenolic Acids, and Organic Acids. **Journal of Fungi**, [s. l.], v. 11, n. 2, p. 154, 2025. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2309-608X/11/2/154>. Acesso em: 21 out. 2025.

ZHAO, Yiyang *et al.* Livestock grazing increases soil bacterial alpha-diversity and reduces microbial network complexity in a typical steppe. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, [s. l.], v. 392, p. 109753, 2025. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880925002853>. Acesso em: 4 nov. 2025.

ZHENG, Wei *et al.* SOC mediates the contribution of generalists and specialists to changes in soil nirK bacterial diversity: Evidence from apple orchards in main production areas of China. **Applied Soil Ecology**, [s. l.], v. 182, p. 104713, 2023. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0929139322003298>. Acesso em: 28 out. 2025.

ZONG, Ning; FU, Gang. Variations in species and function diversity of soil fungal community along a desertification gradient in an alpine steppe. **Ecological Indicators**, [s. l.], v. 131, p. 108197, 2021. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1470160X21008621>. Acesso em: 25 out. 2025.