



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

JOSÉ ISRAEL PINHEIRO

**ESPECTROMETRIA DE REFLECTÂNCIA E SEQUENCIAMENTO MOLECULAR
DO GENE 16S rRNA NO ESTUDO DA CROSTA BIOLÓGICA DO SOLO NO BIOMA
CAATINGA**

FORTALEZA

2021

JOSÉ ISRAEL PINHEIRO

ESPECTROMETRIA DE REFLECTÂNCIA E SEQUENCIAMENTO MOLECULAR DO
GENE 16S rRNA NO ESTUDO DA CROSTA BIOLÓGICA DO SOLO NO BIOMA
CAATINGA

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciência do Solo da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ciência do Solo. Área de concentração: Química, Fertilidade e Biologia do Solo.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Furtado Mendes Filho.

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

FORTALEZA

2021

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

- P72e Pinheiro, José Israel.
Espectrometria de reflectância e sequenciamento molecular do gene 16S rRNA no estudo da crosta biológica do solo no bioma caatinga / José Israel Pinheiro. – 2021.
103 f. : il. color.
- Tese (doutorado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências Agrárias, Programa de Pós-Graduação em Ciência do Solo, Fortaleza, 2021.
Orientação: Prof. Dr. Paulo Furtado Mendes Filho.
1. Diversidade microbiana. 2. Metabolismo funcional. 3. Remoção do contínuo. I. Título.
- CDD 631.4
-

JOSÉ ISRAEL PINHEIRO

**ESPECTROMETRIA DE REFLECTÂNCIA E SEQUENCIAMENTO MOLECULAR
DO GENE 16S rRNA NO ESTUDO DA CROSTA BIOLÓGICA DO SOLO NO BIOMA
CAATINGA**

Tese ou apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciência do Solo da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ciência do Solo. Área de concentração: Química, Fertilidade e Biologia do Solo.

Aprovada em: 09 / 12 / 2021.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Paulo Furtado Mendes Filho (Orientador)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

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

Prof^a. Dr^a. Vânia Maria Maciel Melo
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dr. Raul Shiso Toma
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dr. Luis Clenio Jário Moreira
Instituto Federal de Educação Ciência e Tecnologia do Ceará - (IFCE)

A Deus.

Aos meus pais, Maria Socorro Pinheiro e Raimundo Rolim Pinheiro por todo amor esforço, força e incentivo para com os meus estudos. A minha irmã Ana Ruty pelo carinho. Aos meus avós paternos e maternos, tios e tias, que sempre acreditaram em mim e depositaram força e incentivo a minha formação.

OFEREÇO

Ao meu primo e amigo José Leandro Pinheiro (in memoriam) pelo exemplo, caráter, simplicidade, inteligência e dedicação aos estudos.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

A Deus, pelo dom da vida, por ser meu guia em todos os momentos, por todas as oportunidades a mim concedidas e por todas as graças em minha vida.

Aos meus pais, Maria Socorro Pinheiro e Raimundo Rolim Pinheiro, por todo amor, por serem meu porto seguro, meus maiores incentivadores e por caminharem sempre comigo, sem o apoio e educação dada por vocês, eu não teria chegado até aqui.

A minha irmã, Ana Ruty, por todo o apoio e amizade.

Ao Prof. Paulo Mendes, pela orientação, por toda a contribuição para a minha formação profissional, pelos ensinamentos, apoio e pela compreensão e confiança na realização desse trabalho.

Ao Prof. Arthur Prudêncio, por todo o suporte e contribuição para a realização dessa pesquisa e por todos e ensinamentos compartilhados.

Aos professores participantes da banca examinadora, pelo tempo disponível e pelas valiosas colaborações e sugestões.

Ao grupo da Microbiologia do Solo, durante o meu período do doutorado, especialmente, Ericka, Kaio, Danilo, Jarlane, Arlene e aos professores Arthur e Paulo.

Aos meus amigos e irmãos de orientação, Ericka e Kaio, vocês me ajudaram muito a me adaptar e passar a gostar da Microbiologia do Solo.

A todos os amigos e colegas da Agronomia, Residência Universitária e Pós-graduação.

Aos meus amigos, Ericka Paloma, Emanuela, Ana Carla, Alfredo, Edvania, Kaio e Mateus, vocês são as maiores riquezas que consegui aqui e que levarei para a vida toda.

À CAPES, pela concessão da bolsa, imprescindível para eu cursar a doutorado.

À Universidade Federal do Ceará e ao Departamento de Ciências do Solo pela contribuição para a minha formação profissional.

Enfim, a todos que, de uma forma ou de outra, contribuíram para a realização deste trabalho.

“Ser perseverante é optar todos os dias a enfrentar suas batalhas com coragem e esperança.”

Suzana Frare

RESUMO

Os ecossistemas de regiões áridas e semiáridas são fortemente afetados pela desertificação. As crostas biológicas do solo (CBS ou biocrostas) se desenvolvem especialmente nestes ambientes. Recentemente, pesquisas em todo o mundo têm explorado a diversidade microbiana da CBS e o seu papel nos ciclos biogeoquímicos. No entanto, no bioma Caatinga as pesquisas com CBS ainda são incipientes. Diante disso, objetivou-se obter a composição e diversidade microbiana da CBS na Caatinga e investigar a funcionalidade da CBS, mapear a cobertura e estabelecer relações entre elementos da CBS e dados de Sensoriamento Remoto (SR). Para isso, foram usados *i)* o Sequenciamento do gene 16S rRNA e; *ii)* dados de SR hiperespectral. Foram coletadas 110 amostras de CBS em área do Núcleo de Desertificação, no município de Irauçuba/CE. Posteriormente, foram realizadas análises espectrais na CBS, usando o espectrorradiômetro FieldSpec Pro FR 3®. Também foram avaliados os fatores de reflectância e o comportamento espectral da CBS. Ademais, foi removido o contínuo (RC) dos espectros da CBS, calculados índices multi e hiperespectrais de CBS e gerados modelos de regressão linear para estimar teores de C, N, P e o pH na CBS. As análises moleculares foram realizadas em 34 amostras de CBS, nas quais o DNA total das amostras foi extraído e, depois, realizado o sequenciamento do gene 16S rRNA, na plataforma Illumina Miseq®. Os dados foram agrupados em unidades taxonômicas operacionais (OTUs), as quais foram classificadas taxonomicamente usando o banco de dados SILVA (138), com o auxílio do QIIME (v. 1.9). Assim, foram gerados índices de diversidade microbiana e riqueza (número de OTUs), abundância relativa e funcionalidade metabólica da CBS. Os filos bacterianos mais abundantes na CBS foram *Cyanobacteria*, *Chloroflexi*, *Proteobacteria* e *Actinobacteria*, a classe e ordem mais abundantes nas crostas foram *Oxyphotobacteria* e *Nostocales*, respectivamente. Para os espectros de reflectância, as CBS apresentaram fatores de reflectância distintos, com valores muito baixo na região do visível (VIS). Observou-se um sutil achatamento entre 600 e 700 nm, atribuível à absorção por pigmentos fotossintéticos na CBS. O CRCIA classificou a maioria das amostras como CBS-Cianobactéria. A RC extraiu 3 núcleos de absorção característicos de CBS. As melhores estimativas dos modelos de regressão linear foram para 1Der e RC, em relação ao pH, com R^2_{ajustado} na calibração de 0,718 e 0,571; e RMSE de validação de 0,182 e 0,159, respectivamente. Embora, ainda em fases iniciais, os resultados indicam uma perspectiva promissora, instigando à realização de novas pesquisas relacionadas a CBS no bioma Caatinga.

Palavras-chave: Diversidade microbiana. Metabolismo funcional. Remoção do contínuo.

ABSTRACT

The ecosystems of arid and semi-arid regions are strongly affected by desertification. Biological soil crusts (BSC or biocrusts) develop especially in these environments. Recently, research around the world has explored the microbial diversity of BSC and its role in biogeochemical cycles. However, in the Caatinga biome, research with BSC is still incipient. Therefore, the objective was to obtain the composition and microbial diversity of BSC in the Caatinga and investigate the functionality of the BSC, map the coverage and establish relationships between BSC elements and Remote Sensing (RS) data. For this, i) sequencing of the 16S rRNA gene and; ii) hyperspectral RS data. 110 samples of BSC were collected in the area of the Nucleus of Desertification, in the city of Irauçuba/CE. Subsequently, spectral analyzes were performed on the BSC, using the FieldSpec Pro FR 3® spectroradiometer. The reflectance factors and the spectral behavior of BSC were also evaluated. Furthermore, the continuum removed was (CR) of the BSC spectra, multi and hyperspectral indices of BSC were calculated and linear regression models were generated to estimate C, N, P and pH contents in BSC. Molecular analyzes were performed on 34 samples of BSC, in which the total DNA of the samples was extracted and, later, the sequencing of the 16S rRNA gene was performed on the Illumina Miseq® platform. Data were grouped into operational taxonomic units (OTUs), which were taxonomically classified using the SILVA database (138), with the help of QIIME (v. 1.9). Thus, indices of microbial diversity and richness (number of OTUs), relative abundance and metabolic functionality of BSC were generated. The most abundant bacterial phyla in BSC were Cyanobacteria, Chloroflexi, Proteobacteria and Actinobacteria, the most abundant class and order in the crusts were Oxyphotobacteria and Nostocales, respectively. For the reflectance spectra, the BSC showed different reflectance factors, with very low values in the visible region (VIS). A subtle flattening was observed between 600 and 700 nm, attributable to absorption by photosynthetic pigments in BSC. The CRCIA classified most samples as BSC-Cyanobacteria. RC extracted 3 absorption nuclei characteristic of CBS. The best estimates of the linear regression models were for 1Der and RC, in relation to pH, with R² adjusted in the calibration of 0.718 and 0.571; and validation RMSE of 0.182 and 0.159, respectively. Although, still in the initial stages, the results indicate a promising perspective, encouraging further research related to BSC in the Caatinga biome.

Keywords: Microbial diversity. Functional metabolism. Removal of the continuum.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Área de estudo com a localização das regiões de coleta das amostras de Crosta Biológica do Solo	35
Figura 2 – Região de coleta de CBS (A) e procedimento de coleta e condicionamento em placa de Petri	36
Figura 3 – Localização de coleta das amostras de CBS submetidas ao sequenciamento molecular	37
Figura 4 – Aquisição dos dados hiperespectrais das CBS	39
Figura 5 – Algoritmo de Identificação de Crosta de Remoção Contínua (CRCIA) conforme modificação de Alonso et al. (2014)	42
Figura 6 – Índice de Desenvolvimento de Crosta (IDC) desenvolvido por Chamizo et al. (2012) com modificação de Alonso et al. (2014)	43
Figura 7 – Abundância relativa das principais OTUs: (A) Filo e (B) Classe.....	46
Figura 8 – Abundância relativa das principais OTUs: (A) Ordem e (B) Família	48
Figura 9 – Distribuição dendrológica dos grupos de organismos que compõem a CBS	49
Figura 10 – Teores de nutrientes na CBS (A) e no solo subjacente a esta (B)	55
Figura 11 – Índices de diversidade Alfa	56
Figura 12 – Análise de Coordenadas Principais (PCoA) e padrão de ocupação de nicho, comparando os grupos bacterianos nas CBS	57
Figura 13 – Processos metabólicos relacionados a amostras de CBS analisadas	59
Figura 14 – Proporção de OTUs das CBS participantes em processos metabólicos fundamentais	60
Figura 15 – Relações funcionais entre filios bacterianos e processos metabólicos	61
Figura 16 – Relação entre filios bacterianos e variáveis químicas da CBS	62
Figura 17 – Fatores de reflectância máximos, medianos e mínimos entre as amostras secas (A) e úmidas (B) estudadas	65
Figura 18 – Fatores de reflectância máximos e mínimos entre as amostras secas (A) e úmidas (B) estudadas	67
Figura 19 – Fatores de reflectância máximos, medianos e mínimos após remoção do contínuo (RC) entre as amostras secas (A) e úmidas (B)	68

Figura 20 – Análise derivativa de primeira ordem (1Der) para as amostras secas e úmidas (Valores de Mediana)	69
Figura 21 – Correlograma entre as concentrações de C, N, P e pH e os comprimentos de onda hiperespectrais	71
Figura 22 – Histograma e BoxPlot dos valores de índice de crosta (IC)	72
Figura 23 – Histograma e BoxPlot dos valores de Biological Soil Crust Index (BSCI)	73
Figura 24 – Resultados da classificação, segundo a árvore de decisão CRCIA nas 110 amostras	74
Figura 25 – Linha identidade para os dados de Carbono	77
Figura 26 – Linha identidade para os dados de Nitrogênio	78
Figura 27 – Linha identidade para os dados de Fósforo	78
Figura 28 – Linha identidade para os dados de pH	79

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Análise granulométrica do solo coletado na região subjacente as CBS	44
Tabela 2 – Estatística descritiva e testes de normalidade de C, N, P e pH das amostras estudadas	70
Tabela 3 – Estatística descritiva de IC e BSCI	72
Tabela 4 – Comprimentos de onda selecionados por ordem de relevância, segundo a variável química e transformações espectrais	75

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

CBS	Crosta Biológica do Solo
NGS	Sequenciamento de Próxima Geração – gene 16S rRNA
IC	Índice de Crosta
BSCI	Índice de Crosta Biológica do Solo
CRCIA	Algoritmo de Identificação de Crosta por Remoção do Contínuo
VIS	Faixa espectral do visível
NIR	Infravermelho próximo
SWIR	Infravermelho de ondas curtas
SR	Sensoriamento Remoto
IA	Índice de Aridez
1Der	Análise derivativa de primeira ordem
RC	Remoção do Contínuo
FR	Fatores de reflectância
ND	Números Digitais
REM	Radiação eletromagnética
RMSE	Raiz do erro quadrático médio
nm	Nanômetro

LISTA DE SÍMBOLOS

R^2	Coeficiente de determinação
R^2_{Ajustado}	Coeficiente de determinação ajustado
λ	Comprimento de onda
ρ	Fator de Reflectância
©	Copyright
®	Marca Registrada

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	14
2	HIPÓTESES	16
3	OBJETIVOS	16
4	REVISÃO DE LITERATURA	17
4.1	A crosta Biológica do Solo	17
4.2	Tipos de Crostas Biológicas do Solo (CBS)	19
4.3	Principais organismos formadores da CBS	20
4.3.1	<i>Cianobactérias</i>	20
4.3.2	<i>Algas verdes, líquens e musgos</i>	21
4.4	Sensoriamento remoto: aplicação na avaliação das CBS	24
4.5	Índices espectrais relacionados à CBS	26
4.6	O processo de desertificação: o núcleo de Irauçuba/CE	27
4.7	Distúrbios naturais e antrópicos relacionados a CBS	30
4.8	Caracterização molecular dos grupos microbianos que compõem a CBS	31
5	MATERIAL E MÉTODOS	35
5.1	Caracterização da área de estudo	35
5.2	Coleta das amostras de Crostas Biológicas do Solo	36
5.3	Análises moleculares da Crosta Biológica do solo	37
5.3.1	<i>Extração e sequenciamento de DNA das amostras</i>	37
5.3.2	<i>Processamento dos dados do sequenciamento</i>	38
5.4	Leituras espectrais das amostras de CBS em laboratório	39
5.5	Preparação do banco de dados espectrais	40
5.6	Índices multiespectrais de Crosta Biológica do Solo (IC e BSCI)	40
5.7	Índices hiperespectrais de Crosta Biológica do Solo (CRCIA e IDC)	41
5.8	Análises químicas da Crosta Biológica do Solo	43
5.9	Análise granulométrica do solo subjacente a CBS	44
5.10	Análises de dados	45
6	RESULTADOS E DISCUSSÃO	46
6.1	Sequenciamento Molecular do gene 16S rRNA: Composição microbiana geral da CBS	46
6.2	Categorização taxonômica dos grupos mais abundantes na CBS	48
6.3	Teores de N, C, P e pH da CBS e do solo subjacente	54
6.4	Padrão de diversidade alfa das CBS	55
6.5	Padrão de diversidade beta e amplitude de nicho das CBS	56

6.6	Potencial metabólico funcional associado a CBS.....	58
6.6.1	<i>Relações funcionais entre filós bacterianos da CBS e processos metabólicos</i>	60
6.6.2	<i>Relações funcionais entre filós bacterianos da CBS e variáveis químicas</i>	61
7	Uso da espectrometria de refletância no estudo da crosta biológica do solo.....	65
7.1	Dados espectrais.....	65
7.2	Dados Químicos	69
7.3	Índices Multiespectrais (IC e BSCI)	71
7.4	Índices Hiperespectrais (CRCIA e IDC)	73
7.5	Seleção por <i>Stepwise Forward</i>.....	75
7.6	Modelos de Regressão	77
	CONCLUSÕES	79
	REFERÊNCIAS.....	81
	APÊNDICE A - Histogramas e curva de normalidade dos dados químicos analisados (C, N, P e pH)	98
	APÊNDICE B - Tabelas complementares	99

1 INTRODUÇÃO

As crostas biológicas do solo (CBS ou biocrostas) consistem na associação entre uma diversificada comunidade microbiana presente na superfície do solo e partículas de solo soltas, que se entrelaçam formando uma camada superficial de espessura milimétrica em vários ecossistemas terrestres, especialmente em terras áridas e semiáridas (BELNAP *et al.*, 2016; MACHADO de LIMA *et al.*, 2019; ZHAO; ZHANG, 2021). As cianobactérias representam o principal grupo constituinte das CBS nesses ambientes, seguidas por algas eucarióticas, líquens e musgos, como produtores primários fotoautotróficos e, junto a estes, uma vasta comunidade de bactérias, arqueias e fungos heterotróficos também se fazem presentes (GARCIA-PICHEL *et al.*, 2001; MAESTRE *et al.*, 2013; RODRIGUEZ-CABALLERO *et al.*, 2018).

Mais de um terço ($1/3$) da superfície terrestre é compreendida por ecossistemas de terras áridas e semiáridas. Sendo assim, um componente expressivo dos ciclos biogeoquímicos globais (YANG *et al.*, 2020). Cerca de 40% dessas áreas são cobertas por CBS, correspondendo a aproximadamente 12% da superfície terrestre e formando uma fronteira ecológica entre a atmosfera e o solo, fator crítico para a vida na Terra (RODRIGUEZ-CABALLERO *et al.*, 2018; REED *et al.*, 2019). O Brasil apresenta 18,2% do seu território sob clima semiárido (BRASIL, 2014). Toda essa área apresenta condições propícias a ocorrência de CBS, no entanto, as pesquisas envolvendo CBS desenvolvidas nesta região ainda são incipientes.

As Biocrostas influenciam muitos processos ecológicos importantes nos ecossistemas áridos e semiáridos, incluindo a ciclagem de nutrientes, respiração do solo, estabilização (WEBER *et al.*, 2016; CHAMIZO *et al.*, 2018), regulação dos fluxos e aumento da retenção de água no solo, além da fixação de carbono e nitrogênio atmosférico (CHAMIZO *et al.*, 2012; RODRÍGUEZ-CABALLERO *et al.*, 2018). Assim, tornam-se essenciais para a manutenção e multiplicidade dos serviços ecossistêmicos prestados.

Dada sua importância funcional, as CBS são apontadas como determinantes na compensação da desertificação (MACHADO de LIMA *et al.*, 2021), ainda mais, se considerarmos o bioma Caatinga, que se encontra sob intenso risco de desertificação (VIEIRA *et al.*, 2015) e é apontado como uma das mais diversas áreas secas do mundo (SILVA *et al.*, 2017). Todavia, o comportamento da CBS nesse bioma tem sido pouco investigado (SANTOS *et al.*, 2011). No âmbito de publicações, citam-se apenas os trabalhos de Szyja *et al.* (2019) e o de Machado de Lima *et al.* (2021), referentes a CBS na Caatinga.

Diante disso, muitas pesquisas têm buscado avaliar a diversidade microbiana associada a CBS ao redor do mundo, bem como mapear a sua ocorrência e cobertura superficial.

Para tanto, duas ferramentas modernas têm sido empregadas: *i*) o Sequenciamento de nova Geração (NGS); e *ii*) o Sensoriamento Remoto (SR). O NGS do gene 16S rRNA (MACHADO de LIMA *et al.*, 2019, 2021) é uma técnica independente de cultivo, possibilitando a investigação sistemática de interações complexas referentes a estrutura e funções dos sistemas biológicos que integram as CBS (WILLIAMS *et al.*, 2016; FERNANDES *et al.*, 2017; MACHADO de LIMA *et al.*, 2019). O SR visa identificar características da CBS por meio de suas respostas espectrais, uma vez que, esta apresenta características espectrais específicas, relacionadas a pigmentos opticamente ativos (WEBER; HILL, 2016), possibilitando, assim, o uso dessa ferramenta, que é das mais bem sucedidas no que se refere à coleta automática de dados para fins de estudos de fenômenos e processos que ocorrem na superfície da terra.

Dessa forma, uso de ferramentas tecnológicas modernas e bem-sucedidas como o NGS e o SR, sem dúvida, representa um progresso na pesquisa científica com Crostas biológicas do solo no bioma Caatinga.

2 HIPÓTESES

Sequenciamento do gene 16S rRNA permite acessar a composição e diversidade da assembleia de micro-organismos associados a crosta biológica do solo, possibilitando a caracterização taxonômica dos micro-organismos formadores da CBS no bioma Caatinga.

As assembleias microbianas que compõem as Crostas Biológicas do Solo no Núcleo de Desertificação de Irauçuba/CE, no bioma Caatinga, são compostas, principalmente, pelos filos *Cyanobacteria* e *Proteobacteria*.

A caracterização do comportamento espectral das CBS é importante por permitir identificar organismos específicos (tais como cianobactérias, líquens e musgos) além de possibilitar a estimativa das concentrações dos elementos químicos (C, N e P) e do pH, analisados nas crostas.

3 OBJETIVOS

O objetivo geral dessa pesquisa foi investigar a composição, diversidade e papel funcional da comunidade microbiana das crostas biológicas de solo do bioma Caatinga, no núcleo de desertificação de Irauçuba-CE. Além disso, usar a espectrometria de reflectância para realizar a caracterização da CBS no bioma Caatinga, por meio de suas respostas espectrais.

Como objetivos específicos, listam-se:

- i.** Identificar os grupos de organismos que predominam na Crosta Biológica nos solos do Núcleo de Desertificação de Irauçuba-CE, no bioma Caatinga;
- ii.** Realizar sequenciamento do gene 16S rRNA visando acessar a composição e diversidade da assembleia de micro-organismos associados a crosta biológica do solo;
- iii.** Obter a espectrometria de reflectância das amostras de CBS, em laboratório, e identificar as bandas espectrais mais sensíveis à presença dos pigmentos característicos dos grupos de organismos da CBS;
- iv.** Obter índices espectrais de CBS; comparar os fatores de reflectância na CBS seca e úmida, selecionar bandas para estimar as concentrações de elementos químicos na CBS.

4 REVISÃO DE LITERATURA

4.1 A crosta Biológica do Solo

Crosta Biológica do Solo (CBS) é uma camada de espessura milimétrica que se forma na superfície do solo em função da aglomeração de partículas e organismos do solo, principalmente, cianobactérias, algas, líquenes, briófitas, bactérias, fungos, arqueias e bacteriófagos que colonizam a superfície do solo (ADESSI *et al.*, 2018; FAIST *et al.*, 2021). As zonas de clima árido e semiárido compreendem aproximadamente 41% da superfície da terra (BEAUGENDRE *et al.*, 2017) e a CBS é um componente fundamental dessas áreas em todo o mundo, constituindo até 70% da cobertura viva dos solos dessas zonas (FERRENBURG *et al.*, 2015). O baixo requerimento de umidade e a alta tolerância a temperaturas extremas e luz fazem com que esses organismos se desenvolvam nessas condições climáticas.

As CBS colonizam os primeiros milímetros da superfície do solo e as funções que desempenham para o ecossistema são as mais significativas, promovem a estabilidade e estruturação da superfície do solo, mantêm um substrato para retenção de água, influenciam nas propriedades físico-químicas (CHAMIZO *et al.*, 2015), na capacidade de infiltração, porosidade, ciclagem e sequestro de carbono, fixação de nitrogênio (YAN-GUI *et al.*, 2011; CANTÓN *et al.*, 2014), parâmetros esses que também têm um forte impacto sobre a disponibilidade de nutrientes e água para as plantas (RODRÍGUEZ-CABALLERO *et al.*, 2013). Além disso, a CBS atua reduzindo substancialmente a erosão do solo (BELNAP e BÜDEL 2016), aumenta a resiliência e promove a restauração ecológica e da biodiversidade nos ecossistemas áridos (KUSKE *et al.*, 2012).

A agregação inicial do solo onde a biocrosta se faz presente é facilitada pela liberação de substâncias poliméricas extracelulares, compostas de polissacarídeos, proteínas, ácidos nucleicos, lipídios e substâncias húmicas, em proporções variáveis, com uma variedade de características e estruturas químicas (ROSSI; MUGNAI; PHILIPPIS, 2017).

A quantidade proporcional das diferentes espécies que compõem a crosta varia com as condições climáticas, sendo que, nos desertos quentes, geralmente, há um predomínio de cianobactérias compondo a crosta, enquanto nas regiões mais frias, os líquens e musgos são dominantes. Nos desertos, onde a maioria das chuvas cai nas estações frias, as cianobactérias dominantes são do gênero *Microcoleus*, já em desertos quentes com verões chuvosos os gêneros predominantes são *Scytonema*, *Nostoc* e *Schizothrix* (BELNAP, 2006). O processo de formação da CBS se dá em sucessão, iniciando-se com a colonização por cianobactérias (*Microcoleus*

vaginatus) (ZAADY *et al.*, 2010). Quando os polissacarídeos produzidos por estas cianobactérias agregam as partículas do solo, aumentando a estabilidade e a capacidade de retenção de umidade dos solos secos, cria-se uma condição propícia a uma subsequente colonização por espécies de CBS de média e final capacidade de sucessão, como líquens e musgos (LÁZARO e MORA 2014). É importante destacar que o processo sucessional pode durar de décadas a séculos, até que se tenha uma condição favorável para o aparecimento de plantas vasculares (BOWKER, 2007). Tal fato leva, muitas vezes, a uma falta de atenção científica a chamada sucessão bio-sustentada, que é chave para a recuperação dos ecossistemas de terras áridas que sofrem muito com a degradação dos solos ao longo do tempo (FAIST *et al.*, 2017).

As Biocrostas podem servir como modelos para a explorar relações entre biodiversidade e funções do ecossistema, devido o papel ecológico que desempenham (BOWKER *et al.*, 2011). Isto é, com o processo de sucessão natural na CBS, ocorrem alterações no conteúdo de biomassa, na diversidade e composição das espécies, bem como na atividade microbiana e nas propriedades físicas e químicas do solo. O que pode representar um fator de alteração das características do ecossistema de uma determinada área (ZHANG *et al.*, 2018, XU *et al.*, 2021).

As CBS ocupam, em média, 40% da cobertura viva em ecossistemas de terras áridas (BELNAP *et al.*, 2004; BOWKER *et al.*, 2014). Nesses ambientes, são consideradas engenheiros do ecossistema, em virtude de funções indispensáveis em processos ecológicos críticos, como estabilidade do solo (WEBER *et al.*, 2016, ZHAO *et al.*, 2019), restauração ecológica (ZHAO *et al.*, 2021), ciclos biogeoquímicos (DARROUZET-NARDI *et al.*, 2018; HU *et al.*, 2020) e processos hidrológicos (LI *et al.*, 2018).

Apesar do reconhecimento da CBS como componente fundamental dos ecossistemas áridos, ela também enfrenta graves problemas como resultado de perturbações e mudanças globais, que são cada vez mais comuns nesses locais. Os efeitos das alterações climáticas e mudanças no uso dos solos ameaçam alterar fortemente a estrutura das comunidades que compõem a CBS (FERRENBURG *et al.*, 2015; MAESTRE *et al.*, 2015; REED *et al.*, 2016). Esforços têm sido feitos no sentido de caracterizar melhor a ecologia, cobertura e função da CBS nos ecossistemas áridos e, para isso, o conhecimento da sua cobertura e composição de uma forma mais global representaria um grande avanço na compreensão da dinâmica que envolve a crosta biológica do solo (FERRENBURG; TUCKER; REED, 2017).

4.2 Tipos de Crostas Biológicas do Solo (CBS)

As Biocrostas podem ser distribuídas e analisadas sob a ótica de diferentes tipos e/ou classificações. Uma das principais é a classificação de acordo com a morfologia e/ou topografia de crescimento na superfície, na qual as CBS podem ser separadas em 4 (quatro) tipos (BELNAP, 2006), sendo estes:

Crostas suaves (lisas): ocorrem em desertos quentes em regiões áridas e hiperáridas (exemplo: desertos do Atacama e Sahara), onde nunca há resfriamento do solo e a evapotranspiração potencial (ETP) é muito elevada. Nessa condição a CBS é dominada por uma fina camada de cianobactérias e fungos que vivem sobre ou logo abaixo da superfície do solo, sendo rara a presença de líquens e musgos.

Crostas rugosas: apresentam baixa superfície de rugosidade (<2cm) e ocorrem também em regiões secas, porém com evapotranspiração potencial (ETP) menor do que nos desertos hiperáridos (exemplo: desertos Australianos, Mojave). As crostas rugosas também são dominadas por uma fina camada de cianobactérias e fungos, no entanto, em determinadas regiões esses desertos podem conter manchas esparsas de líquens e musgos crescendo na superfície do solo relativamente uniforme.

Crostas pinaculares: esse tipo ocorre em desertos frios de latitude média (por exemplo, platô do Colorado e desertos da China), onde a evapotranspiração potencial (ETP) é muito menor que em desertos quentes. Apesar do domínio por cianobactérias, as crostas pinaculares podem apresentar até 40% de cobertura de líquens e musgos.

Crostas onduladas: ocorrem em regiões frias e evapotranspiração potencial (ETP) baixas (por exemplo, a grande bacia do Norte e desertos de latitudes altas) e são crostas dominadas fortemente por líquens e musgos. Nesse caso, o encrostamento forma uma espécie de tapete que neutraliza a elevação ascendente de gelo no solo.

Outra classificação importante é a que separa os tipos de crosta com base nos grupos funcionais e composição de espécies, na qual se obtém cianobactérias, algas verdes, líquens e musgos; também há uma classificação, com conotação estritamente visual, quanto a aparência da superfície, classificando a CBS em clara ou escura (COLESIE *et al.*, 2016). Outra sugestão para a classificação foi feita por Belnap e Eldridge (2003), propondo separar a CBS de acordo com os organismos fotoautotróficos dominantes e sua sequência geral de sucessão, obtendo-se assim: CBS-cianobactéria, CBS-líquên, CBS-musgo e solo descoberto (sem CBS).

Algumas características relacionadas aos grupos que compõem as CBS podem ser de grande serventia na tentativa de se chegar a uma classificação mais sólida. Algumas

conhecidas são: as cianobactérias dominam solos muito arenosos (>90%), salinos e com altos teor de argilas expansíveis; a cobertura de líquen geralmente aumenta com o aumento da concentração de carbonato, gesso e/ou silte no solo.

4.3 Principais organismos formadores da CBS

Os grupos de micro-organismos que compõem a CBS podem ser subdivididos em dois: (1) Os produtores primários (fotoautotróficos), representados por cianobactérias, algas verdes, líquens e musgos e, (2) Populações variáveis de bactérias heterotróficas e quimiotróficas, além de arqueias e fungos (BATES; NASH; GARCIA-PICHEL, 2012; MARUSENKO *et al.*, 2013). Pela importância para a composição da CBS e direcionamento da pesquisa, iremos nos deter a estudar, principalmente, os seres fotoautotróficos.

4.3.1 Cianobactérias

As cianobactérias são organismos procariotos fotoautotróficos (WHITTON e POTTS, 2000). Anteriormente, eram classificadas como “algas” eucarióticas, com base na presença de clorofila a e na produção de oxigênio molecular. No entanto, características peculiares como a ausência de estruturas subcelulares ligadas à membrana (por exemplo, núcleos, mitocôndrias etc.) e a ocorrência de ribossomos do tipo procariótico fizeram com que, agora, as cianobactérias passassem a serem classificadas como bactérias. Muitos gêneros de cianobactérias foram relatados como integrantes da CBS, abrangendo cinco ordens, sendo estas: *Chroococcales*, *Nostocales*, *Oscillatoriales*, *Pleurocapsales* e *Synechococcales*.

Parte principal da composição típica da CBS, as cianobactérias se destacam como os organismos fotoautotróficos mais importantes e abundantes na crosta, desempenhando um papel proeminente na sua formação (STRAUSS *et al.*, 2016). As cianobactérias são micro-organismos capazes de fixar carbono através da fotossíntese e estão presentes na maioria dos ecossistemas terrestres, enquanto isso, algumas espécies (filamentosas e globulares) produzem estruturas como heterocistos, especializadas na fixação de N₂ (BERGMAN *et al.*, 1997; KUMAR *et al.*, 2010). Elas são o componente fotoautotrófico mais antigo das crostas das biológicas do solo, sendo que o registro mais antigo de cianobactérias integrando uma estrutura considerada como CBS data de 2,6 bilhões de anos atrás (BÜDEL *et al.*, 2016).

As cianobactérias formadoras de CBS são poiquilohídricas, isto é, são capazes de tolerar a dessecação severa, bem como altos níveis de luz ultravioleta, o que possibilita a

sobrevivência nos ambientes áridos (KARSTEN e HOLZINGER, 2014). A capacidade de filtragem de radiação UV nas cianobactérias terrestres está relacionada à presença de compostos de triagem de luz nas suas células, o que resulta na coloração escura, característica típica de muitas comunidades de CBS dominadas por cianobactérias (ROSENTRETER *et al.*, 2007; RASTOGI e INCHAROENSAKDI, 2014).

Quanto a sua funcionalidade na CBS, as cianobactérias podem ser divididas em três grupos (BÜDEL *et al.*, 2016):

(1) Cianobactérias filamentosas (exemplo: *Microcoleus*), são formas pioneiras na formação da crosta, promovem estabilização do solo e formam os agregados pela presença da matriz extracelular;

(2) Cianobactérias envolvidas no processo de ciclagem de carbono (C) e nitrogênio (N) (exemplo: as unicelulares *Chroococciopsis* e as filamentosas *Scytonema* e *Stigonema*) e;

(3) Cianobactérias que se originam em ambientes aquáticos ou em simbiose com líquens e acabam sendo deslocadas para a composição da biocrosta (exemplo: *Chroococcus*, *Gleocapsa* e *Gleocapsopsis*).

Somente algumas cianobactérias não filamentosas e com menos mobilidade (exemplo: *Scytonema* e *Nostoc*) são capazes de formar pigmentos de proteção ultravioleta (UV), enquanto as filamentosas não produzem tal proteção e, com isso, muitas espécies filamentosas se protegem a poucos milímetros abaixo das pigmentadas buscando, assim, essa proteção, especialmente nos períodos mais quentes do ano (BELNAP, 2006).

A destacada adaptação a condições severas e o desenvolvimento de estratégias que lhes permitem minimizar ou evitar os efeitos nocivos de ambientes agressivos explicam a contribuição que as cianobactérias têm na composição e funcionalidade da CBS (PUSHKAREVA *et al.*, 2018).

4.3.2 Algas verdes, líquens e musgos

As algas verdes presentes na CBS engloba tanto espécies de vida livre como liquenizadas, a maioria apresenta estrutura filamentosa ou colonial e são unicelulares. Classes de algas verdes como *Chlorophyceae*, *Trebouxiophyceae*, *Ulvophyceae*, *Klebsormidiophyceae* e *Zygnematophyceae*, incluindo dezenas de gêneros, são encontradas na CBS (WARREN *et al.*, 2019). As algas eucarióticas são fotoautotróficas, usam a energia da luz solar para sintetizar compostos orgânicos ricos em energia, no entanto, ao contrário das cianobactérias, elas possuem estruturas subcelulares bem definidas, ligadas à membrana (núcleos, mitocôndrias etc.)

e podem reproduzir-se sexualmente. As algas verdes estão entre os grupos de algas mais frequentes no ambiente terrestre, são organismos eucariotos fotossintetizantes, contêm clorofilas *a* e *b*, luteína como principal carotenoide e amido como substância de reserva, elas podem ocupar os mais variados tipos de habitats, como rochas, troncos e folhas de plantas superiores e a superfície do solo (RINDI, 2007). O grupo das algas verdes é bem diferenciado dos demais grupos de algas, sendo difícil de separá-las das briófitas e plantas vasculares (REVIERS, 2006).

A divisão ou filo *Chlorophyta* compreende o maior grupo de algas com maior diversidade de tipos morfológicos, formas de reprodução e *habitats*. São conhecidos cerca de 550 gêneros, com aproximadamente 17 mil espécies. Nos solos, juntamente com outros organismos, formam as crostas biológicas, porém, crostas formadas exclusivamente por algas verdes são raras, na maioria das vezes ocorrem em associação com outros organismos, como as cianobactérias. As algas verdes filamentosas ocorrem em crostas de muitas regiões do mundo (BÜDEL, 2006). A presença de pigmentos fotossintetizantes como clorofilas *a* e *b*, β – caroteno, luteína e amido como material de reserva, semelhante às plantas superiores (GUERRA *et al.*, 2011), pode gerar boas informações a serem identificadas pelas respostas espectrais desse grupo.

Na formação da CBS, as algas verdes filamentosas podem incorporar alto conteúdo de biomassa e contribuir para a consolidação de partículas de solo na CBS, isso se deve muito às suas bainhas celulares contendo polissacarídeos pegajosos e exsudatos (WARREN, 2014; BÜDEL *et al.*, 2016).

Outro grupo de algas eucarióticas comumente encontradas em CBS são as diatomáceas (BÜDEL *et al.*, 2016). Embora estas sejam mais conhecidas em ambientes aquáticos, alguns grupos incluem espécies terrestres, que ocorrem em regiões úmidas ou *habitats* aquáticos efêmeros, bem como em *habitats* mais áridos. Ao contrário das algas verdes, as paredes celulares das diatomáceas são constituídas de dióxido de silício, ao invés de carbono. Muitas vezes, as diatomáceas “penadas”, típicas de muitas espécies de CBS, possuem um canal em forma de fenda (rafe) ao longo do comprimento da célula, o que a faz produzir exsudatos mucilaginosos à base de carbono facilitando a movimentação na CBS (EDGAR e PICKETT-HEAPS, 1982). Esses exsudatos mucilaginosos provavelmente contribuem para a agregação e estabilização do solo subjacente a CBS.

Os líquens resultam da associação simbiótica entre fungos (micobiontes) e algas (fotobiontes), cerca de 90% da constituição dos líquens é de fungos e o filo Ascomycota representa mais de 98% dos fungos que integram essa associação (MARTINS, 2013). As principais algas envolvidas na associação são as clorofíceas, sendo a *Trebouxia* a espécie mais

frequente, aparecendo em quase 70% dos gêneros de líquens.

Nas CBS, os líquens surgem em uma segunda fase de colonização, após a colonização inicial de cianobactérias e algas verdes, atuando como agentes de proteção para o solo e seus constituintes. Os principais gêneros de líquens encontrados nas crostas biológicas do solo são: *Fulgensia*, *Diploschistes*, *Psora*, *Placidium* e *Collema* (BELNAP, 2006). Por apresentarem celulose na parede celular, amido como substância de reserva e clorofila *a* e *b*, também podem ser avaliadas sob a ótica da resposta espectral desses elementos.

As Briófitas são pequenas plantas produtoras de esporos com gametófito dominante e normalmente persistente, os principais representantes são os musgos, hepáticas e hornworts (grupo de briófitas). Mesmo sem xilema verdadeiro, muitas espécies de musgos são capazes de conduzir água com eficácia, tanto endohidricamente (em tecidos condutores de água especializados contendo precursores do xilema) quanto ectohidricamente, absorvendo rapidamente a água líquida ao longo das superfícies celulares externas, muitas vezes em questão de segundos, do substrato para os ápices dos rebentos (GLIME, 2017). As briófitas, representadas principalmente por musgos, constituem o segundo maior grupo de plantas verdes terrestres, com cerca de 15.000 espécies em mais de 1.200 gêneros, sendo consideradas como as primeiras plantas primitivas autótrofas, caracterizadas pela ausência de tecidos vasculares verdadeiros (GUERRA *et al.*, 2011). Apresentam clorofilas *a* e *b*, carotenoides como pigmentos acessórios, amido como principal produto de reserva e parede celular rica em celulose (WEBBER, 2016).

Os solos desérticos do mundo são frequentemente dominados por algumas espécies de briófitas, que apesar de não serem muitas, são amplamente distribuídas. Estas são caracterizadas por uma alta tolerância à dessecação, tolerância essa que se estende até mesmo aos seus órgãos reprodutivos (anterídios, gametas masculinos, esporófitos embrionários e propágulos assexuados) (BRINDA *et al.*, 2016). Após a adição de água líquida, os brotos tornam-se metabolicamente ativos e requerem cerca de 24 horas para se recuperarem, na maioria dos casos (COE *et al.*, 2014). As briófitas criam uma ligação ao solo ou a outros substratos por meio de rizoides, estruturas semelhantes a raízes, que se formam na parte inferior do talo, bases de brotos ou quando os protonemas se tornam subterrâneos (JANG *et al.*, 2011; GLIME, 2017). Essa condição auxilia na agregação das partículas de solo e fornece resistência ao processo erosivo.

Nas CBS, os musgos, assim como os líquens, surgem em colonização secundária, depois das cianobactérias. Os musgos se destacam pela quantidade de carbono que armazenam, desempenhando um importante papel no ciclo global do carbono. Os principais musgos

encontrados na CBS são *Tortula*, *Bryum*, e *Grimmia*, estes, juntamente com os líquens, possuem os pigmentos que os protegem contra a forte radiação UV, possibilitando a sua ocorrência sempre em superfície (BELNAP, 2006).

No segundo grupo, de organismos formadores de CBS, como citado acima, são incluídos seres de considerável importância na formação da crosta, embora sejam organismos menos estudados e compreendidos quanto aos papéis que desempenham. Dentre esses organismos, ocorre a participação de bactérias quimioheterotróficas e diazotróficas de vida livre, que residem numa zona rica em nutrientes, proporcionada pelas cianobactérias. Essas bactérias são capazes de proporcionar estabilidade a CBS por meio da produção de exopolissacarídeos, que atuam como agentes de agregação do solo (COURADEAU *et al.*, 2019). Outro grupo é o dos fungos, nesse, três categorias de fungos terrestres são relatadas por integrarem e desempenharem papéis ecológicos importantes no estabelecimento e manutenção da CBS, os fungos de vida livre, os liquenizados e os fungos micorrízicos. Dentre as funções desempenhadas por estes têm-se a produção de enzimas degradativas de substratos que, muitas vezes, não são degradados por outros organismos, além disso, contribuem na consolidação e agregação das partículas do solo (TISDALL, 1991; DEGENS *et al.*, 1996). No caso dos fungos, especialmente, os micorrízicos arbusculares, são capazes de promover agregação do solo por meio de suas estruturas, o micélio fúngico, que pode se estender por vários centímetros além das raízes das plantas, formando uma malha micelial que une as partículas do solo (SOKA e RITCHIE, 2014). Além disso, se atribui a esses fungos a produção da glomalina (uma glicoproteína), que funciona como adesivo, melhorando a integridade estrutural da CBS (GOMATHY *et al.*, 2018).

4.4 Sensoriamento remoto: aplicação na avaliação das CBS

O sensoriamento remoto (SR) refere-se ao conjunto de técnicas e processos que permitem a obtenção de informações sobre objetos ou fenômenos na superfície da terra sem que se estabeleça um contato direto com eles (NOVO, 2010).

A radiação eletromagnética (REM) é a portadora da informação em sensoriamento remoto. A interação da radiação emitida e refletida pelos alvos na superfície da terra pode ser captada por modernos sensores instalados a nível proximal, local, aéreo ou orbital. As informações armazenadas nos sensores são posteriormente interpretadas e, então, se extrai dos objetos as características que dão suporte a pesquisa. Os sensores remotos são sistemas óptico-eletrônicos capazes de detectar e registrar, sob a forma de imagens ou não, o fluxo de energia

radiante refletido ou emitido por objetos distantes (SOUZA, 2010; NOVO, 2012).

Eles podem ser classificados em categorias como quanto à fonte de radiação: *i*) ativos e passivos; *ii*) quanto ao sistema operacional: imageadores e não imageadores e; *iii*) quanto à capacidade de dividir o espectro eletromagnético em comprimentos de onda: sensores pancromáticos (que apresentam a faixa imageada do espectro em apenas um comprimento de onda) e sensores multiespectrais (que dividem a faixa do espectro imageada em dezenas de comprimentos de onda) e hiperespectrais (que dividem a faixa do espectro imageada em centenas e até milhares de comprimentos de onda) (LASKOWSKI, 2011).

Os sensores multi e hiperespectrais tornaram possível a identificação de espectros associados a muitos materiais nas cenas imageadas, aumentando assim, o número de aplicações do sensoriamento remoto (PIZARRO e FERNANDES, 2007). Conforme Monteiro (2009), o fato de esses sensores coletarem os dados em centenas de bandas possibilita a construção de um espectro de reflectância praticamente contínuo.

Os organismos que compõem a CBS são fotossinteticamente ativos, com clorofila, o que pode fornecer informações como a fluorescência da clorofila, concentração de clorofila *a* e taxa fotossintética, além disso, os organismos podem conter pigmentos opticamente ativos, como: amido, celulose e pigmentos adicionais, que podem ser identificados na resposta espectral (WEBER; HILL, 2016). Essas substâncias também podem ser relacionadas com a presença e quantidade de biomassa de CBS na superfície (RAANAN *et al.*, 2016). Os sensores hiperespectrais podem identificar características espectrais sutis relacionadas à presença de clorofila, carotenoides e ficobilinas em CBS, melhorando assim, a capacidade dos dados de sensoriamento remoto para distingui-los (WEBER *et al.*, 2008).

Estudos anteriores como os de Karnieli *et al.*, (2001, 2002) demonstraram que as CBS possuem características fenológicas-espectrais únicas no visível, infravermelho próximo e de ondas curtas (VIS-NIR-SWIR; 350 a 2500 nm), permitindo assim, estudos utilizando espectroscopia de reflectância na caracterização das CBS.

As técnicas de SR para estudos de CBS são baseadas nas características espectrais que elas apresentam, uma vez que se têm os padrões espectrais das crostas, busca-se desenvolver métodos de classificação para diferenciar os tipos de componentes (WEBER; HILL, 2016). Medições de características espectrais das CBS possibilitam diferenciar comunidades ativas de cianobactérias e líquens de comunidades dormentes e também de cobertura vegetal e solo exposto (CHAMIZO *et al.*, 2012; RODRÍGUEZ-CABALLERO, ESCRIBANO e CANTÓN, 2014).

4.5 Índices espectrais relacionados à CBS

Alguns índices espectrais passaram a ser testados em mapeamentos de CBS, pois como estas influenciam a resposta espectral de superfícies de regiões áridas e semiáridas, é possível que se avalie a sensibilidade de índices amplamente utilizados quanto a variações na cobertura de CBS (RODRÍGUEZ-CABALLERO; KNERR; WEBER, 2015). A reflectância espectral em torno de 680 nm é correlacionada com o conteúdo de clorofila na CBS e esse padrão de absorção em clorofila *a* e *b* é também utilizado em índices como os de vegetação que, assim, passaram a ter importância reconhecida nos estudos relacionados a mapeamentos de CBS (WEBER; HILL, 2016).

Esses índices apresentam alto grau de sensibilidade a variações biofísicas, especialmente, em áreas moderadamente e densamente vegetadas, como florestas e plantações. No entanto, apresentam baixas faixas dinâmicas em terras áridas e de vegetação escassa, o que contribui para a consistência dos resultados obtidos (WU, 2014). Os índices mais comumente relacionados com a cobertura de CBS estão descritos a seguir.

O *Índice de Vegetação por Diferença Normalizada* (NDVI), obtido através da razão entre a diferença e a soma das reflectâncias no infravermelho próximo e no vermelho (ROUSE *et al.*, 1973). Os valores de NDVI podem variar entre -1 e 1, sendo positivos quando os alvos são rochas, solos descobertos e vegetação e, negativos, para alvos que refletem mais intensamente na porção do vermelho do que na do infravermelho próximo, como é o caso de sombras e corpos d'água (CORDEIRO *et al.*, 2017). O NDVI é considerado uma ferramenta representativa da atividade fotossintética da CBS, podendo ser aplicável em estudos posteriores que envolvem a estimativa da atividade de assimilação de N e C (BURGHEIMER *et al.* 2006).

O *Albedo de superfície*, que se refere à fração da radiação solar refletida por uma superfície, sendo que esta age como um fator para a distribuição da radiação solar e o fluxo de energia entre a superfície e a atmosfera (FARIA *et al.*, 2018). A medida do Albedo é adimensional e pode variar tanto com as características da superfície, quanto com a razão entre a radiação solar direta e difusa, em função do ângulo zenital solar (SANTOS *et al.*, 2017).

O *Índice de Vegetação Melhorado* (EVI), que foi desenvolvido por Huete *et al.* (2002), visando otimizar o sinal da vegetação por meio da redução da influência do sinal do solo e da atmosfera sobre a resposta do dossel através da detecção em regiões com maiores densidades de biomassa.

O *Índice de Crosta* (IC) e *Índice de Crosta Biológica do Solo* (BSCI) são multiespectrais, o IC foi proposto por Karnieli (1997) e refere-se a uma relação de banda

normalizada entre as bandas espectrais azul e vermelha, baseando-se no fato de que a presença do pigmento ficobilina em cianobactérias causava uma reflectância relativamente alta na região do azul. O BSCI (CHEN *et al.*, 2005) é baseado na reflectância na faixa do verde, vermelho e infravermelho próximo do espectro eletromagnético, sendo usado, principalmente, na diferenciação de CBS dominadas por líquens, vegetação e solo exposto.

O aumento da cobertura de CBS, normalmente, leva a um aumento nos índices NDVI e EVI, contrariamente, o Albedo de superfície diminui quando a cobertura por CBS aumenta (RODRÍGUEZ-CABALLERO; KNERR; WEBER, 2015). Apesar das boas relações entre CBS e índices já conhecidos como o NDVI, EVI e Albedo, também foram desenvolvidos índices hiperespectrais aplicados diretamente ao estudo de coberturas de crostas biológicas na superfície e são apresentados a seguir.

O *Algoritmo de Identificação de Crosta por Remoção do Contínuo - CRCIA* (WEBER *et al.*, 2008), que se baseia em características espectrais sutis e estreitas, que são extraídas por remoção do contínuo e, subsequentemente, expressas como um conjunto de condições lógicas para identificar diferenças em respostas espectrais.

O *Índice de Desenvolvimento de Crosta – CDI* (CHAMIZO *et al.*, 2012), que é baseado na espectroscopia de reflectância difusa do visível e do infravermelho próximo (VIS-NIR), e vem sendo utilizado para o mapeamento em larga escala da distribuição de CBS, o método é fundamentado nas características de absorção dos componentes das crostas, sendo em 500, 680 e 1450 nm e variações entre 680 e 750 e entre 750 e 980 nm. Até agora, têm se mostrado eficientes para a diferenciação dos diferentes tipos de BCS que recobrem a superfície do solo.

É sabido que a utilização desses índices em áreas muito heterogêneas, como é o caso das regiões áridas e semiáridas, em que a superfície é coberta por rochas, vegetação verde e seca, crostas físicas e biológicas do solo e solo exposto, muitas vezes não fornece resultados satisfatórios (WEBER *et al.*, 2008; ALONSO *et al.*, 2014). Contudo, o aumento da disponibilidade de dados hiperespectrais, com melhor resolução espacial, permitiu a análise do conteúdo da informação espectral de CBS com mais detalhes.

4.6 O processo de desertificação: o núcleo de Irauçuba/CE

A desertificação pode ser entendida como a degradação e perda da capacidade produtiva do solo, ocorrendo, principalmente, nas zonas áridas, semiáridas e subúmidas do globo, e sendo resultado de vários fatores, incluindo as próprias condições ambientais, bem

como as atividades antrópicas, os efeitos erosivos que devastam a fauna e a flora e a exploração demográfica desordenada (BRASIL, 2005).

É um problema com dimensões globais, atingindo mais de 100 países no mundo. O Worldwatch Institute (Instituto de Pesquisa Ambiental Americano) afirma que cerca de 15% da superfície terrestre sofre algum tipo de desertificação, prejudicando a vida de mais de 250 milhões de pessoas. Aqui no Brasil, de acordo com dados do Ministério do Meio Ambiente, cerca de 13% do território brasileiro é vulnerável à desertificação. O Nordeste Brasileiro, em especial o semiárido, é a região mais afetada pelo processo e, conforme o LAPIS - Laboratório de Análise e Processamento de Imagens e Satélites (2019), ligado à Universidade Federal de Alagoas – UFAL), 12,5% dos quase 1 milhão de km² que compreende o semiárido nordestino, estão afetados pela desertificação.

As causas para isso tudo são bastante conhecidas e, como em todo lugar, são tanto ligadas as condições naturais, como a ações humanas. As próprias condições físico-climáticas do Nordeste brasileiro, como a predominantemente a semiaridez, os anos sucessivos de seca e a irregularidade no regime de chuvas, por si só, já afetam diretamente a conservação dos recursos naturais e a preservação da biodiversidade. Deve ser considerado ainda o avanço da colonização pelo homem, as formas de ocupação do solo, associadas às necessidades imediatas e aos modos de produção desses povos, como a agricultura de subsistência, a pecuária extensiva, o extrativismo vegetal e a mineração, que contribuíram de forma determinante para o avanço do processo de desertificação desse ambiente.

Somente o Estado do Ceará, em levantamento feito pela FUNCEME (Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos) em 2015, apresenta 17.042 km² em níveis avançados de degradação e suscetibilidade à desertificação, o que corresponde a 11,45% do estado.

Toda essa condição de susceptibilidade a desertificação fez com que a SUDENE (Superintendência do Desenvolvimento do Nordeste), órgão atualmente fechado, desenvolvesse, em 1977, juntamente com Vasconcelos Sobrinho (Agrônomo e Ecólogo Nordestino), um estudo para identificar as áreas em processo de desertificação. Esse estudo visava selecionar as áreas em condições mais críticas e classificá-las como áreas pilotos. Foram selecionadas, inicialmente, seis (6) áreas para a observação e mapeamento da desertificação e, logo depois, em 1990, a UFPI fez novos estudos a partir dos dados já apresentados, com o apoio do Ministério do Meio Ambiente e da Embrapa Semiárido (MMA, 2005).

Com isso, foi feita uma nova caracterização levando em consideração o risco ao processo de desertificação, e as áreas mais afetadas passaram a ser conhecidas como Núcleos

de Desertificação (MMA, 2005). Os núcleos definidos pelo MMA (2007) são: Gilbués (PI), Irauçuba (CE), Seridó (RN) e (PB) e Cabrobó (PE), juntos, estes ocupam uma área em torno de 18.740 km².

O município de Irauçuba-CE, que compreende um dos núcleos de desertificação, está situado na região do sertão norte do Ceará, a 150 km ao norte de Fortaleza e, a sota-vento da serra da Uruburetama, o que já contribui para a ocorrência de baixos índices pluviométricos. A área territorial é de 1.461km², no entanto, a região do núcleo engloba também os municípios de Sobral, Tejuçuoca e Forquilha, compreendendo 4.099,22 km² de área mais afetada pela desertificação (PINTO *et al.*, 2009). O clima na região do núcleo, conforme classificação de Köppen, é do tipo Bshw' semiárido, megatérmico, com curta estação chuvosa no verão-outono, com concentração das precipitações pluviais nos meses de março e abril, apresentando uma média histórica de precipitação de 540 mm, sendo das mais baixas do Ceará. O núcleo apresenta, praticamente, três tipos de solos: luvisolos, com 43,2% de cobertura; planossolos, com 18,7%; e litólicos, com 33,2%, compreendendo 95,1% da área.

Quanto a utilização e ocupação da área pela ação antrópica, esta ocorre de forma rústica, onde é feita a retirada da vegetação nativa e plantio de pastagem, em pequena escala, visando a criação de animais, principalmente ovino-caprinos, em condição de sobrepastejo, principalmente nos planossolos. Isso ocorre já pelo fato dos solos e da pastagem não darem suporte aos bovinos, pois estes não conseguem “aparar” a pastagem de modo tão rente ao solo como os caprinos, consequência do já avançado estágio de degradação. A vegetação predominante é, em sua maioria, forrageira herbácea, preenchida por um estrato arbóreo-arbustivo característico da caatinga. Todo esse cenário, junto aos processos erosivos que só se intensificam, devido à baixa retenção hídrica, vem tornando essa área cada vez mais improdutiva (FUNCEME, 2015).

Para se ter ideia, o Índice de Aridez (IA), parâmetro internacional que determina a vulnerabilidade que a região tem ao processo de desertificação, estabelece as seguintes amplitudes: entre 0,05 e 0,20 é definido como árido; valores entre 0,21 e 0,50 é semiárido; entre 0,51 e 0,65 é subúmido a seco; valores acima são classificados como subúmido ou úmido (BRASIL, 2007). Irauçuba apresenta IA de 0,26 (semiárido) (FUNCEME, 2020), encontrando-se quase no limiar para a classificação como árido, o que mostra o quão avançado está o processo de desertificação na área.

4.7 Distúrbios naturais e antrópicos relacionados a CBS

As Biocrostas são muito sensíveis a distúrbios que ocorrem, principalmente, na superfície (BAO *et al.*, 2019), sejam por ocorrências naturais ou pela ação antrópica (STEVEN *et al.*, 2015). Embora adaptadas as condições hostis dos climas secos, alterações bruscas de temperatura, ocorrência de precipitações torrenciais, ventos fortes, levando a ocorrência acelerada de processos erosivos, têm causado efeitos danosos pronunciados sobre a CBS, efeitos esses creditados, na maioria das vezes, ao aquecimento do clima global, cada vez mais pronunciado (FERRENBURG *et al.*, 2015).

O efeito da perturbação sobre a CBS é ainda mais drástico quando é feito pela ação antrópica, distúrbios como a mudança de uso da terra, derrubada da vegetação seguida de queima, inserção de animais nas áreas, o pisoteio, com aumento na pressão de pastejo, especialmente, feita por animais de pequeno porte, como ovino-caprinos, causam sérios prejuízos a dinâmica de funcionamento da CBS (CHAMIZO *et al.*, 2012; BARLOW *et al.*, 2016). O pisoteio animal é o distúrbio mais comum nas paisagens semiáridas, o efeito deste é grave e apresenta característica contrastante, pois, ao mesmo tempo que quebra a CBS intacta, aumentando a infiltração, favorece também o adensamento da camada subsuperficial pelas forças de compressão, compactando o solo. Uma vez o solo compactado e a CBS quebrada na superfície, o escoamento superficial faz o carreamento desta, se configurando num dos distúrbios dos mais danosos (BOWKER *et al.*, 2011; CHAMIZO *et al.*, 2012a).

Os distúrbios antrópicos variam em intensidade e frequência, sendo agudos quando há perda imediata de biomassa (BARLOW *et al.*, 2016) e crônicos, quando a remoção da biomassa da superfície ocorre de forma gradativa (SINGH, 1998). Ambas as formas reduzem a capacidade de prestação de serviços ecossistêmicos fornecido pelas crostas.

A CBS pode responder de diversas formas a esses distúrbios e alguns estudos têm confirmado que a perturbação pode diminuir a abundância e alterar a diversidade e riqueza de espécies (BAO *et al.*, 2019), contribuir com perda substancial do aporte de carbono e nitrogênio no ecossistema (BARGER *et al.*, 2016; SANCHO *et al.*, 2016), além de afetar diretamente os estágios sucessionais de estabelecimento da CBS, em que, inicialmente, as cianobactérias se instalam, criando condições para o estabelecimento posterior de líquens e musgos.

A redução do fornecimento primário de nutrientes ao solo, realizado pelas CBS, quando impactadas por distúrbios físicos ou fisiológicos, ligados as alterações climáticas, podem afetar os ciclos biogeoquímicos do solo, que modulam a sua nutrição, afetando o estabelecimento e o desempenho da vegetação nos ecossistemas fragilizados (KUSKE *et al.*,

2012). Ocorre também alterações na dinâmica de escoamento e da infiltração de água no solo em virtude da perturbação das comunidades da CBS, sendo o grau de alteração, dependente dos níveis de desenvolvimento da CBS (BELNAP, 2006; CHAMIZO *et al.* 2016).

4.8 Caracterização molecular dos grupos microbianos que compõem a CBS

Apesar do semiárido nordestino, com o predomínio do bioma Caatinga, apresentar condições que favorecem o desenvolvimento das CBS, pouco se sabe das características referentes aos grupos taxonômicos que compõem as comunidades microbianas formadoras de CBS na Caatinga (MACHADO de LIMA *et al.*, 2019). Até por volta da década de 80, a exploração da diversidade microbiana, nos mais variados ambientes, era feita somente por métodos baseados em cultivo, o qual apresenta várias limitações ao crescimento microbiano. O cultivo seleciona apenas os aptos a desenvolverem-se em um determinado meio, o que configura um impedimento a preservação de toda a biodiversidade da amostra natural. Torsvik *et al.* (1990) afirmam que as técnicas de cultivo padrão abrangem 1%, ou até menos, da diversidade bacteriana, na maioria das amostras.

Para se romper as dificuldades e limitações apresentadas pelas técnicas de cultivo, e se ter acesso de uma forma mais abrangente a comunidade microbiana de um determinado ambiente, técnicas independentes de cultivo passaram a ser experimentadas. Desta forma, a partir de meados da década de 80, um conjunto de métodos de biologia molecular passaram a ser desenvolvidos e utilizados para a análise da diversidade microbiana em uma ampla faixa de aplicação (HANDELSMAN, 2004). As técnicas de biologia molecular permitiram relacionar e comparar os resultados de testes fenotípicos e genotípicos até então existentes e, com isso, novas espécies foram descritas (FOSTER *et al.*, 1997; DEVRIESE *et al.*, 2005) e reclassificações foram feitas (SASAKI *et al.*, 2007).

Para se ter ideia, com a utilização da biologia molecular, a classificação dos seres vivos, que antes era feita em cinco reinos (Animalia, Plantae, Fungi, Protista e Monera) e fundamentada apenas em dados morfológicos, passou a se basear também em informações moleculares, que elucidam melhor as informações referentes as relações evolutivas. Foi com base em análises do gene que codifica o rRNA 16S/18S, que Woese *et al.* (1990) propuseram uma nova divisão filogenética dos seres vivos em três domínios (*Bacteria*, *Archaea* e *Eukarya*), sendo o domínio *Eukarya* formado por todos os organismos eucariotos, enquanto *Bacteria* e *Archaea*, pelos procariotos.

De modo geral, as metodologias moleculares utilizam o DNA genômico total, extraído do meio e amplificado via PCR (Reação em Cadeia da Polimerase), sendo o sequenciamento do gene do DNA/RNA ribossomal (rDNA/rRNA) o que torna possível a identificação de micro-organismos ainda desconhecidos e não cultivados. Os métodos que têm como base a análise total ou parcial do gene 16S ribossomal RNA (16S rRNA) são os que fornecem as informações mais abrangentes sobre os táxons e espécies de um determinado ambiente, pois esse gene funciona como marcador de grandes grupos bacterianos e, através de comparação com sequências de bancos de dados de DNA ribossomal, permite a classificação dos grupos presentes na amostra (COLE *et al.*, 2009).

As pesquisas utilizando o gene 16S rRNA foram iniciadas por Carl Woese, que argumentou que os RNA ribossomais estão entre as macromoléculas mais conservadas evolutivamente em todos os seres vivos, o que faz esta molécula um excelente marcador molecular (ATLAS e BARTHA, 1998b). O gene 16S rRNA codifica uma subunidade ribossômica menor, que é parte do sítio de ocorrência da síntese proteica, estando presente em todas as bactérias. Dessa forma, o sequenciamento do gene do RNA ribossomal 16S tem sido extensivamente usado com finalidade taxonômica e filogenética (BECKER *et al.*, 2004) e é considerado o método de referência para a identificação bacteriana (NOLTE e CALIENDO 2003).

As sequências de nucleotídeos encontradas são comparadas com aquelas depositadas em bancos de dados, como o National Center for Biotechnology Information (NCBI), por exemplo. O resultado do sequenciamento do gene 16S rRNA, além de permitir correlações genótipo-ambiente, permite a identificação dos grupos microbianos ao nível de gênero e até mesmo de espécie (CHÈNEBY *et al.*, 2000). Dessa forma, a utilização do gene 16S rRNA revolucionou o campo da ecologia microbiana.

Quanto às comunidades formadoras de CBS, recentemente muitas pesquisas empregando sequenciamento do gene 16S rRNA têm sido feitas, com o principal foco de estudo na composição de cianobactérias presentes na CBS, uma vez que estas são pioneiras na colonização de ambientes quentes com climas áridos e semiáridos, como é o caso da Caatinga (MACHADO de LIMA *et al.*, 2019). Além disso, são as cianobactérias que facilitam o estabelecimento posterior de organismos mais desenvolvidos, como líquens e musgos, sendo um componente-chave nas CBS (DOJANI *et al.*, 2011). Patzelt *et al.* (2014) mostraram que o gênero *Microcoleus* aparece como dominante em todo o mundo. Proporcionando estabilidade inicial ao solo e iniciando a fixação de carbono (GARCIA-PICHEL e WOJCIECHOWSKI, 2009), enriquecendo o solo e permitindo que cianobactérias heterocísticas fixadoras de

nitrogênio, como *Scytonema* sp. e *Tolypothrix* sp., passem a surgir. Outras cianobactérias comuns em CBS de ambientes áridos e semiáridos incluem espécies como *Nostoc*, *Calothrix*, *Chroococidiopsis*, *Leptolyngbya*, *Phormidium* e *Schizothrix*.

Também já foi observado que ações antrópicas como intensificação do uso do solo e mudanças climáticas induzidas alteram a composição das cianobactérias na CBS (DOJANI *et al.*, 2014). Kuske *et al.* (2012) descrevem que o pisoteio animal na CBS causa uma diminuição na proporção de cianobactérias no microbioma, causando diminuição das espécies diazotróficas e aumentando as filamentosas não heterocísticas, como *M. vaginatus* (STEVEN *et al.*, 2018).

Em trabalho comparando a composição e diversidade de cianobactérias associadas a CBS no Brasil, nos biomas Caatinga e Pampa, Machado de Lima *et al.* (2021) demonstraram que a composição taxonômica é bastante distinta entre os ambientes e o bioma Caatinga apresentou maior abundância de bactérias fixadoras de nitrogênio.

Além de cianobactérias, também já foi evidenciada a presença considerável dos filos *Proteobacteria* e *Planctomycetes* nas crostas biológicas dos solos da Caatinga (MOREIRA, 2021). As Proteobactérias são gram-negativas, podendo possuir ou não flagelos. Apesar de, presumidamente, terem surgido de um mesmo ancestral fotossintético, poucas bactérias deste grupo realizam fotossíntese, sendo seu metabolismo energético essencialmente quimio-heterotrófico (MASSON-BOIVIN *et al.*, 2009). O filo é dividido em 5 classes, sendo as mais conhecidas, designadas de *alfa* (α), *beta* (β), *gama* (γ) e *delta* (δ) *Proteobacteria*.

A classe *Alphaproteobacteria* inclui bactérias de importância agrícola, que podem realizar fixação de nitrogênio em simbiose com plantas, serem fitopatógenos ou causarem doenças em humanos. Estas bactérias incluem a maioria das bactérias que podem crescer e se desenvolver com baixos níveis de nutrientes. Exemplos importantes de micro-organismos de interesse agrícola e ambiental como as espécies do gênero *Rhizobium*, que infectam raízes de leguminosas e conseguem aproveitar o nitrogênio atmosférico diretamente do ar fixando-o e disponibilizando no solo, além dessas, também as *Nitrossomonas* e *Nitrobacter*, envolvidas nos processos de nitrificação. Além disso, as proteobactérias são apontadas como um dos principais grupos bacterianos associados à solubilização do P do solo, além serem promotoras do desenvolvimento posterior de espécies vegetais (PISA *et al.*, 2011; RACHID *et al.*, 2013).

Apesar do crescente número de estudos na busca por investigar a composição e descrever a diversidade dos grupos de organismos associados a CBS, ainda existem várias lacunas, principalmente, nos ecossistemas semiáridos da América do Sul, em áreas cobertas pelo bioma Caatinga, onde os estudos ainda são incipientes. Contudo, é provável que exista uma vasta diversidade inexplorada de organismos formados de CBS nesse ambiente, o que pode

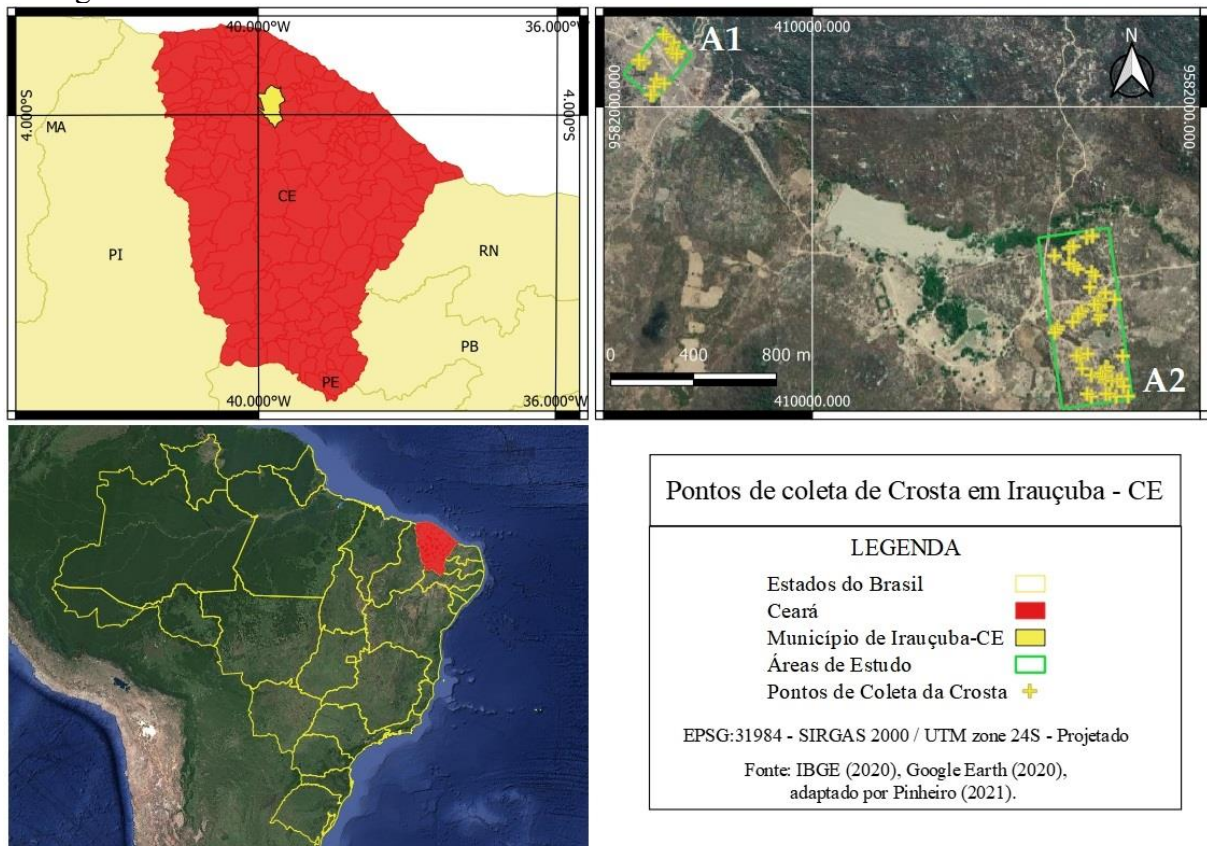
ser um fator que venha a fomentar muitas pesquisas, tanto pelo fato de a CBS apresentar um alto potencial de redução da degradação, que é marcante nesse ecossistema, quanto pelas perspectivas em torno dos serviços ecossistêmicos promovidos pela CBS.

5 MATERIAL E MÉTODOS

5.1 Caracterização da área de estudo

A área de estudo fica localizada no município de Irauçuba-CE/Brasil, situado na região do sertão norte do estado do Ceará, a 150 km de Fortaleza, sob as coordenadas geográficas $3^{\circ}44'46''\text{S}$ e $39^{\circ}47'00''\text{W}$; altitude – 164 m. A região faz parte do bioma Caatinga e integra um dos núcleos de desertificação dos mais afetados do semiárido brasileiro, no município de Irauçuba (Figura 1). O clima local é semiárido, com pluviosidade média anual de 539 mm, concentrando-se nos meses de janeiro a maio. Em áreas como essa, com precipitação média inferior a 700 mm anuais, o clima definido pela classificação de Köppen-Geiger é do tipo BSw'h (Tropical quente semiárido), com temperaturas médias anuais oscilando entre 26 e 28°C (IPECE, 2017). O solo da área de coleta é classificado como Planossolo Háplico Eutrófico (Embrapa – GeoINFO, 2020).

Figura 1 - Área de estudo com a localização das regiões de coleta das amostras de Crosta Biológica do Solo



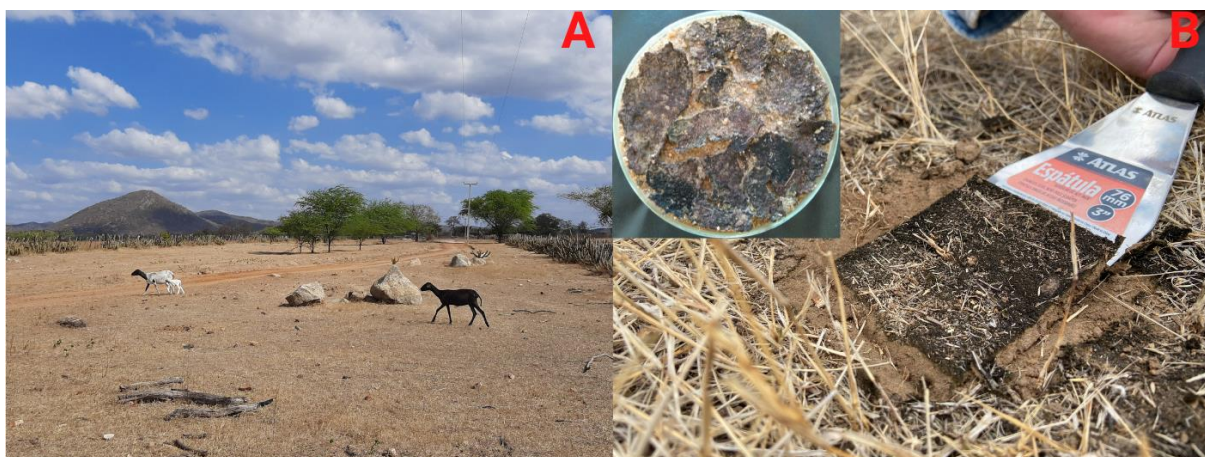
As atividades econômicas locais predominantes são a pecuária, praticada de forma extensiva, com criação de ovinos, caprinos e bovinos, além de uma agricultura de subsistência,

que, na maioria das vezes, é danosa para o núcleo, por não considerar as limitações do ambiente e empregar baixo conhecimento tecnológico de manejo agrícola (ARAÚJO FILHO; SILVA, 2015).

5.2 Coleta das amostras de Crostas Biológicas do Solo

Dentro da área que compreende o núcleo de desertificação foram selecionadas duas subáreas para a coleta (Figura 1). A seleção destas foi feita conforme as características locais, que as definem como áreas em processo avançado de desertificação, e pela proximidade de Áreas de Recuperação natural da Caatinga (com exclusão de pastoreio) e, além disso, essas áreas visualmente apresentavam a existência de crosta biológica na superfície (Figura 2A).

Figura 2 - Região de coleta de CBS (A) e procedimento de coleta e condicionamento em placa de Petri



Desse modo, foram definidos 80 pontos, devidamente georreferenciados por dispositivos de GNSS (*Global Navigation Satellite System*), e coletadas 110 amostras de CBS. O número de amostras superior ao número de pontos se deve ao fato de a crosta ter apresentado, em alguns casos, elevada variabilidade morfológica, numa proximidade que não justificou a definição de um novo ponto, ocorrendo, assim, a coleta de mais de uma amostra por ponto.

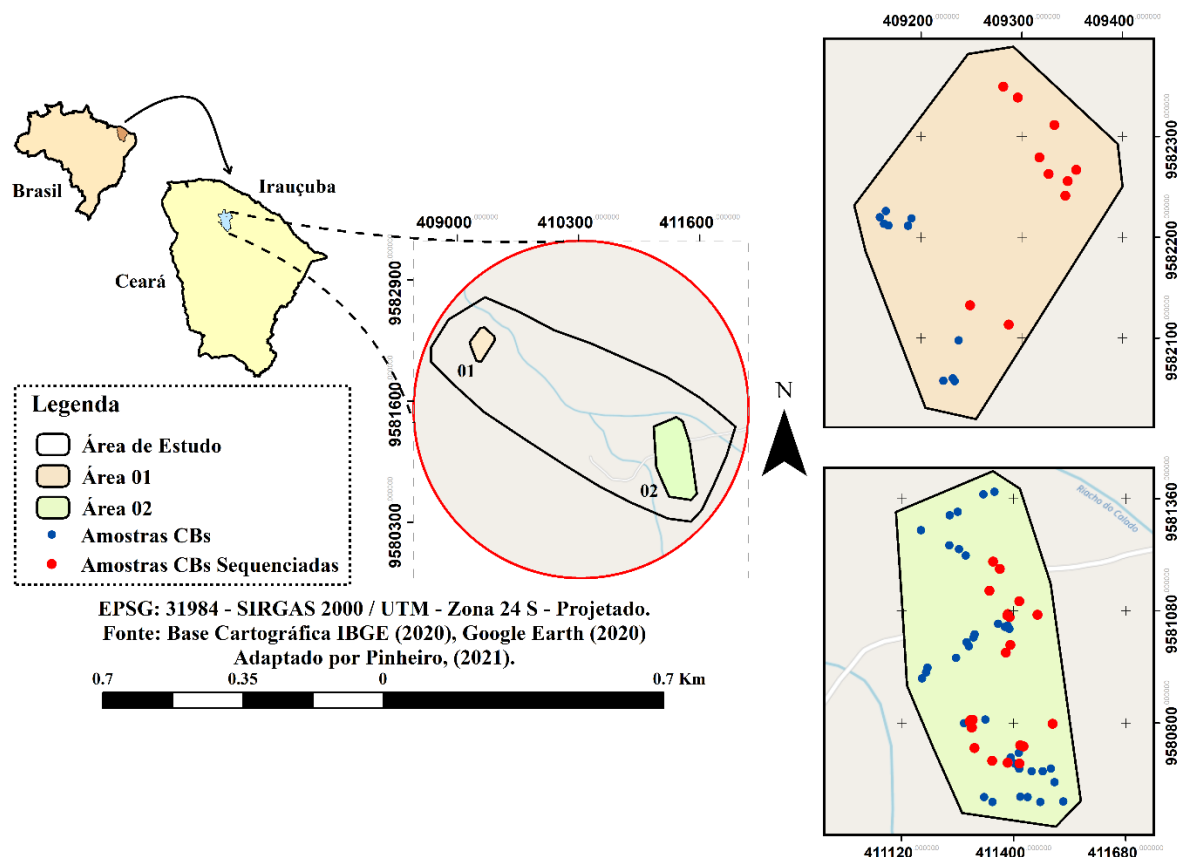
As crostas foram destacadas da superfície do solo com o auxílio de espátulas e acondicionadas em placas de Petri de vidro (15 mm x 100 mm), de modo a mantê-las preservadas para a realização de análises de espectroscopia de reflectância e moleculares (Figura 2B). Também foram coletadas 11 amostras compostas do solo subjacente a crosta, sendo uma a cada 10 amostras de CBS, onde o objetivo foi a realização de análises químicas nesse solo, para efeito comparativo com as análises químicas das crostas.

As amostras contendo CBS, coletadas em placas de Petri (15 mm x 100 mm) nos pontos definidos para a amostragem de campo, foram levadas ao laboratório, onde foram inicialmente acondicionadas sob refrigeração. Cerca de 2 (duas) semanas depois, foram levadas a casa de vegetação para serem umedecidas, buscando favorecer os micro-organismos da crosta a expressar crescimento. Esta estratégia permitiu uma uniformização na superfície da placa, reduzindo a exposição do solo durante a etapa de leitura espectral. O período de armazenamento da CBS sob refrigeração não excedeu os 5 meses preconizados por Weber *et al.* (2008), para que não ocorresse branqueamento dos pigmentos.

5.3 Análises moleculares da Crosta Biológica do solo

O sequenciamento molecular (sequenciamento de próxima geração) foi realizado em 34 amostras de CBS, distribuídas entre as duas áreas de coleta, sendo 10 amostras na área 01 e 24 na área 02 (Figura 3).

Figura 3 - Localização de coleta das amostras de CBS submetidas ao sequenciamento molecular



5.3.1 Extração e sequenciamento de DNA das amostras

O DNA total da crosta biológica do solo foi extraído a partir de 0,5g de cada amostra

utilizando o DNeasy® PowerLyzer® PowerSoil® Kit (Qiagen, CA, EUA), de acordo com as instruções do fabricante. Após extraído, o DNA foi quantificado com o Nanodrop ND Espectrofotômetro 1000 (Thermo Scientific, Waltham, MA, EUA) e certificada por eletroforese em gel de agarose a 0,8%.

Para o sequenciamento foi feita à amplificação do gene 16S rRNA, na região V4, onde foram utilizados o conjunto de primers 515F (5'-GTGCCAGCMGCCGCGGTAA-3') e 806R (5'-GGACTACHVHHHTWTCTAAT-3') (Caporaso *et al.*, 2011). A amplificação das amostras ocorreu em reações de: 95 °C por 4 min, 60 °C por 1 min, 72 °C por 2 min, sucedido por 25 ciclos a 94 °C durante 1 min, 60 °C durante 1 min e 72° C durante 2 min.

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

5.3.2 Processamento dos dados do sequenciamento

As sequências obtidas foram analisadas utilizando o QIIME (Quantitative Insights Into Microbial Ecology) (v. 1.9) (CAPORASO *et al.*, 2010), seguindo as instruções disponíveis no site QIIME (qiime.org). Este programa consiste em um pacote para análise comparativa de comunidades microbianas. Dentre as suas funções, destaca-se a classificação das sequências dentro de unidades taxonômicas (por vezes até o nível de espécies), análise filogenética, análise de biodiversidade e estatística (CAPORASO *et al.*, 2010).

As leituras obtidas foram filtradas por qualidade e as sequências quiméricas foram detectadas e removidas. Os arquivos foram agrupados em Unidades Taxonômicas Operacionais (OTUs), usando o algoritmo Sumacust, com 97% de similaridade (KOPYLOVA *et al.*, 2014). Cada OTU foi classificada taxonomicamente com base nos bancos de dados de SILVA (138) (QUAST *et al.*, 2013). Além disso, foi gerado o índice de diversidade de Shannon, a riqueza de espécies (número de OTUs) e abundância relativa, a partir das sequências obtidas. Em geral, foram obtidas um total de ~2,5M de sequências de boa qualidade e a OTU table foi rarificada em 28287 sequências, obedecendo a quantidade de sequências presentes na amostra com menor valor.

5.4 Leituras espectrais das amostras de CBS em laboratório

Seguindo a metodologia aplicada por Ribeiro *et al.* (2021), para as medições espectrais em laboratório as amostras foram conduzidas a um ambiente controlado, sob total ausência de luz (*dark-room*), onde as paredes são revestidas com cor escura com o intuito de evitar interferência de qualquer outra fonte de luz sobre as amostras.

O espectrorradiômetro utilizado foi o FieldSpec Pro FR 3® (*Analytical Spectral Devices Inc.*), cuja faixa de operação se entende entre as bandas 350 e 2500 nm, com resolução espectral de 3 nm nas faixas do visível (VIS) e infravermelho próximo (NIR) e 10 nm na faixa do infravermelho de ondas curtas (SWIR I e II), reamostrados para 1 nm. O instrumento de aquisição foi a sonda de contato *Hi-Brite Contact Probe* que foi posicionada, levemente sobre as amostras de CBS (Figura 4). Foi utilizada uma placa Spectralon branca de alta reflectância como padrão de referência máxima, sendo a proporção entre a energia refletida e esta referência, o valor do Fator de Reflectância (FR).

Foram realizadas três leituras na superfície da crosta, para obtenção dos valores de Números Digitais (ND) de cada amostra. Em seguida, tais valores foram convertidos para fatores de reflectância através do software ViewSpec Pro® versão 6.2.0 (*ADS Inc.*) e, então, realizada a média aritmética das três leituras ao longo do mesmo material de CBS.

Figura 4 - Aquisição dos dados hiperespectrais das CBS



5.5 Preparação do banco de dados espectrais

Além dos dados não transformados (FR), foram admitidas duas transformações matemáticas sobre os dados brutos, e consistiram em: i) dados espectrais após a remoção do contínuo (RC); ii) análise derivativa de primeira ordem (1Der).

A técnica de remoção do contínuo (RC) pôde ser implementada adequadamente (KRUSE *et al.*, 1993) com o método do quociente do contínuo (Equação 1), no software ENVI® (*Exelis*), v.5.1 licenciado pela UFC. O procedimento para remoção no espectro se deu pela importação dos FR coletados com o espectrorradiômetro Fieldspec® e seguiu a metodologia descrita por Oliveira *et al.* (2019) até a exportação dos resultados para programas de planilhas.

$$\rho_{CR\lambda} = \frac{(\rho_{Original})}{(\rho_{Contínio})} \quad (Eq. 1)$$

Em que: $\rho_{CR\lambda}$ representa o fator de reflectância com o contínuo removido; $\rho_{original}$ representa o fator de reflectância da amostra em cada comprimento de onda; $\rho_{contínio}$ representa o fator de reflectância do contínuo em cada comprimento de onda;

Na análise derivativa de primeira ordem (1Der), na qual as variações consecutivas medidas no espectro eletromagnético foram destacadas, se fez necessário valer-se da técnica de aproximação por diferença simétrica ou aproximação finita (OLIVEIRA *et al.*, 2019). Um dos benefícios em se aplicar esta técnica reside em se tratar de um método de fácil execução computacional (ENNES, 2008). A análise derivativa de primeira ordem das curvas espectrais (RUDORFF, 2006) foram obtidas pela equação 2, a seguir:

$$\left. \frac{ds}{d\lambda} \right|_n \approx \frac{\rho(\lambda_{n+1}) - \rho(\lambda_{n-1})}{2\Delta\lambda} \quad (Eq. 2)$$

Onde: $\Delta\lambda$ representa a separação entre comprimentos de onda adjacentes; $\Delta\lambda = \lambda_j - \lambda_i$, para $\lambda_j > \lambda_i$, com o intervalo entre comprimentos de onda constante; $\rho(\lambda_n)$ representa o valor do espectro na faixa de comprimento de onda λ_n .

5.6 Índices multiespectrais de Crosta Biológica do Solo (IC e BSCI)

A aplicação de índices multiespectrais foi realizada utilizando os dados obtidos nas análises hiperespectrais, por meio de reamostragem para as bandas multiespectrais usadas no cálculo dos índices. Assim, a literatura internacional foi consultada a fim de identificar valores mais aptos a representar as faixas espectrais (bandas) do Vermelho, Verde e Azul. Foram usados dois índices espectrais específicos para crosta biológica, o Índice de Crosta (IC), desenvolvido

por Karnieli (1997) e o Índice de Crosta Biológica do Solo (BSCI), desenvolvido por Chen *et al.* (2005), ambos calculados a partir dos dados hiperespectrais.

O IC refere-se a uma razão normalizada entre os fatores de reflectância centrais no azul, aos 469 nm, segundo HU *et al.* (2021); e no vermelho aos 670 nm, segundo Ali e Imran (2020), como é apresentado pela Equação 03.

$$IC = 1 - \frac{(\rho_{RED} - \rho_{BLUE})}{(\rho_{RED} + \rho_{BLUE})} \quad (Eq. 3)$$

Os valores de IC normalmente variam entre 0 e 1. A subtração da diferença normalizada de 1 é sugerida para criar valores mais elevados deste índice sinalizar a presença de CBS.

Já o *Biological Soil Crust Index* (BSCI) foi desenvolvido por Chen *et al.* (2005), a partir de estudos em regiões desérticas na China visando a diferenciação de CBS dominadas por líquens. O índice é baseado na reflectância nas regiões do verde, vermelho infravermelho próximo do espectro eletromagnético. Assim, o índice será empregado com fatores de reflectância centrais no verde, aos 550 nm segundo Ren *et al.* (2021); no vermelho aos 670 nm, segundo Ali e Imran, (2020); e no infravermelho, aos 720 nm segundo Savin *et al.* (2020). O BSCI proposto é definido como (Equação 04):

$$BSCI = \frac{1 - L * |\rho_{RED} - \rho_{GREEN}|}{(\rho_{AVE})} \quad (Eq. 4)$$

Em que: L é um parâmetro de ajuste para amplificar a diferença absoluta entre ρ_{RED} e ρ_{GREEN} , geralmente, utiliza-se o valor 2 (dois), conforme convencionado por Chen *et al.* (2005) e Zhang *et al.* (2007); ρ_{RED} e ρ_{GREEN} são as reflectâncias da banda vermelha e verde e; ρ_{AVE} representa a reflectância média nas bandas do vermelho, verde e infravermelho próximo (NIR), usada para normalizar o contraste espectral entre a parte vermelha e verde do espectro.

5.7 Índices hiperespectrais de Crosta Biológica do Solo (CRCIA e IDC)

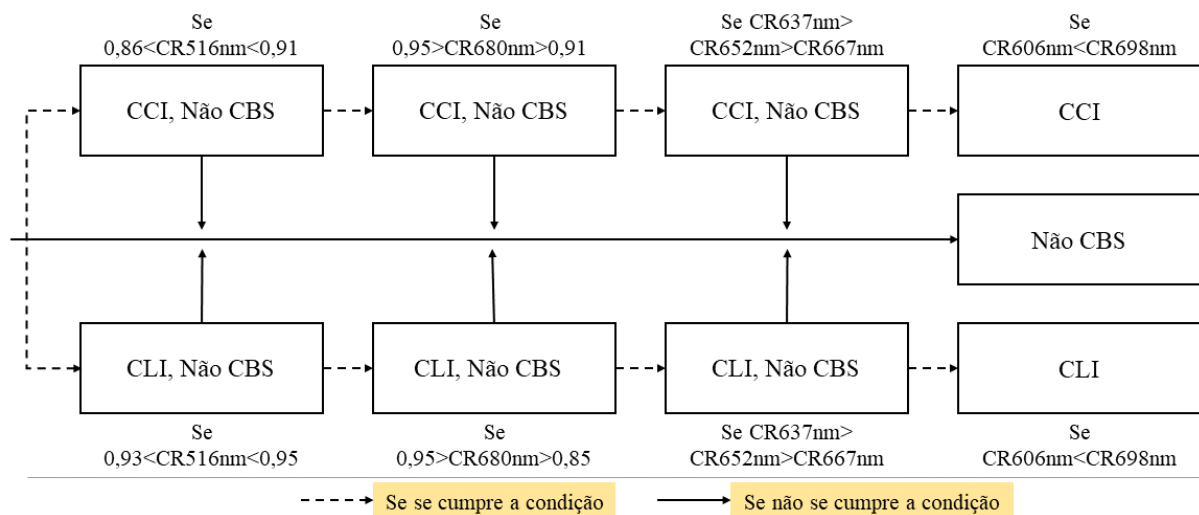
O método de Remoção do Contínuo (RC), desenvolvido por Clark e Roush (1984), usa uma função matemática para modelar o contínuo em um espectro de reflectância e é usado para isolar uma característica de absorção particular do material em análise.

A resposta espectral característica de um material não ocorre em uma faixa ampla do espectro, o que ocorre é uma transição gradual de diferentes respostas referentes aos tipos de matéria em análise (WEBER *et al.*, 2008). Com isso, constataram que características espectrais de pequena escala, que caracterizam, inequivocamente CBS, podiam ser extraídas

por RC e, então, criaram o Índice de Crosta por Remoção do Contínuo (CRCIA) (WEBER *et al.*, 2008).

Este algoritmo consiste em uma sequência de condições (árvore de decisão) que discriminam entre CBS e não CBS usando limites bem definidos para cada variável. Alonso *et al.* (2014), baseado nas condições de clima semiárido do local de estudo e em características de absorção das CBS (516 nm relacionadas a presença de caroteno e (667 – 683 nm) relacionada a presença de clorofila a, introduziu uma nova classificação das CBS conforme o CRCIA, separando-as em três grupos: Não CBS, Crosta-cianobactéria (CCI) e Crosta-Líquens (CLI) (Figura 5).

Figura 5 - Algoritmo de Identificação de Crosta de Remoção Contínua (CRCIA) conforme modificação de Alonso *et al.* (2014)

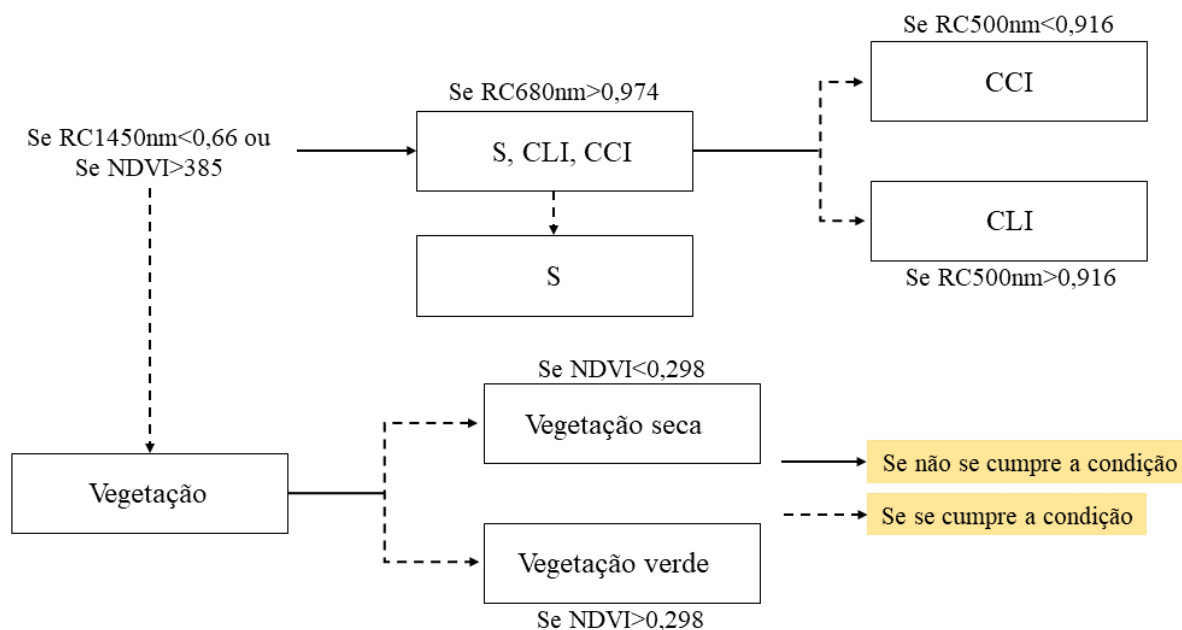


Fonte: Adaptado de Alonso *et al.* (2014)

O Índice de Desenvolvimento de Crosta (IDC) é o índice de CBS mais recente, foi desenvolvido por Chamizo *et al.* (2012) e, de forma similar ao CRCIA, consiste em uma árvore de decisão que utiliza as principais características de absorção do espectro de RC e algumas características dos espectros de CBS para identificar áreas dominadas por diferentes tipos de CBS, solo descoberto e vegetação.

O IDC oferece a capacidade de discriminar tipos de CBS (cianobactérias, musgos e líquens) e registrar o estágio de desenvolvimento das CBS (CHAMIZO *et al.*, 2012). Apesar do IDC ter sido aplicado inicialmente a espectros de campo, sua utilidade em imagens foi comprovada por Alonso *et al.* (2014). Para a aplicação em imagens foi feita uma modificação no algoritmo original, no qual foi adicionado o NDVI como forma de discriminar entre o tipo de vegetação presente (verde ou seca) e separá-la dos demais tipos de cobertura (Figura 6).

Figura 6 - Índice de Desenvolvimento de Crosta (IDC) desenvolvido por Chamizo *et al.* (2012) com modificação de Alonso *et al.* (2014)



Fonte: Adaptado de Alonso *et al.* (2014)

5.8 Análises químicas da Crosta Biológica do Solo

Em função do papel funcional da CBS para o ecossistema, e do seu potencial em aportar, principalmente, Nitrogênio, Fósforo e Carbono nos locais em que se fazem presentes, foi feita a determinação dos valores totais desses três elementos na CBS. Também foi analisado o pH, uma vez que esta pode sofrer a influência da presença da CBS na superfície. A determinação do pH foi feita por potenciometria, na suspensão solo:solução (1:2,5) em água.

Para a realização das análises as amostras de CBS foram secas em estufa com circulação forçada de ar a 65°C por 48 horas, até atingir massa constante, em seguida, foram maceradas em cadinho de porcelana, para obtenção da massa representativa do material da crosta. Em seguida, procedeu-se com as etapas analíticas previstas para as determinações dos elementos. Todos os procedimentos foram realizados conforme metodologias descritas no Manual de Métodos de Análise de Solo (TEIXEIRA *et al.*, 2017).

O Nitrogênio (N) foi determinado pelo método semi-micro Kjeldahl, com digestão sulfúrica e destilação em meio alcalino utilizando o destilador de nitrogênio semiautomático e arraste de vapor. Em seguida, a amônia liberada foi fixada em solução ácida e titulada e, então, obtido o conteúdo de nitrogênio nas amostras.

O Fósforo total (P) na crosta foi determinado em extrato sulfúrico (H₂SO₄ 1:1). As amostras foram submetidas a digestão por cerca de 5h, atingindo cerca de 400°C; em seguida,

os extratos foram aferidos em balões de 50 mL e, usando 5 gotas do indicador p-nitrofenol, foi feita a correção do pH com soluções de hidróxido de sódio - NaOH 0,5; 5 e 10 mol L⁻¹, até a viragem de incolor para amarelo (pH ~ 6,5). Esta correção foi feita para evitar que as concentrações de P nas amostras fossem subestimadas, uma vez que, o pH dos extratos após a digestão é extremamente ácido. No solo subjacente a crosta, foi determinado o Fósforo disponível, usando solução extratora Mehlich-1. Após a realização desses procedimentos, o fósforo foi determinado por colorimetria do azul de molibdênio, usando o espectrofotômetro.

O carbono orgânico total (COT) na crosta foi determinado segundo o método Walkley-Black, no qual ocorre oxidação por via úmida com dicromato de potássio (K₂Cr₂O₇), em meio sulfúrico (H₂SO₄), e quantificação a partir da titulação do excesso de dicromato com sulfato ferroso amoniacal.

5.9 Análise granulométrica do solo subjacente a CBS

As diferentes frações do solo imediatamente abaixo da CBS foram analisadas por meio de análise granulométrica (Tabela 1). Esta análise separa, por meio de protocolo definido, a proporção percentual dos constituintes do solo (areia, silte e argila). Desse modo, permite tirar conclusões prévias com relação a características físicas e químicas do solo analisado, além de indicar a possibilidade de riscos de erosão e a disponibilidade e retenção de água, contribuindo com o correto uso e manejo do solo.

Tabela 1 - Análise granulométrica do solo coletado na região subjacente as CBS

Solo sub – CBS*	Areia	Silte	Argila	Classe Textural
	----- % -----			
Solo 01	80	15	5	Areia Franca
Solo 02	78	16	6	Areia Franca
Solo 03	71	22	7	Franco Arenoso
Solo 04	74	19	7	Franco Arenoso
Solo 05	73	20	7	Franco Arenoso
Solo 06	65	27	8	Franco Arenoso
Solo 07	80	15	5	Areia Franca
Solo 08	82	13	5	Areia Franca
Solo 09	79	15	6	Areia Franca
Solo 10	82	13	5	Areia Franca
Solo 11	27	67	5	Franco Siltosa

* Solo sub – CBS: Refere-se ao solo coletado na região imediatamente abaixo (subjacente) das CBS.

5.10 Análises de dados

A normalidade dos dados químicos das amostras foi testada antes das análises estatísticas, o teste utilizado para verificar a normalidade foi Kolmogorov-Smirnov, que é o mais apropriado para amostras de maior tamanho ($N > 50$).

Foram realizadas transformações espectrais para Fator de Reflectância (FR), Análise derivativa de primeira ordem (1Der) e Remoção do Contínuo (RC), para serem usados em modelos estimativos de regressão linear múltipla e na correlação de Pearson.

Foram usados modelos lineares de regressão para as estimativas das concentrações dos elementos químicos na CBS, por meio da seleção dos comprimentos de ondas mais sensíveis às concentrações.

O método de seleção de variáveis escolhido foi o *Stepwise Forward*, visando reduzir a grande quantidade de variáveis explicativas nos modelos estimativos. O coeficiente de correlação de Pearson foi calculado para cada transformação e o parâmetro utilizado na avaliação da performance dos modelos foram o coeficiente de determinação ajustado (R^2_{ajustado}) e a Raiz do Quadrado Médio do Erro (RMSE).

As regressões lineares foram executadas em Excel[®] no suplemento Análise de dados. Para a realização das análises foram usados o software livre QGIS v3.16 e os licenciados pela Universidade Federal do Ceará, ENVI v5.1, SPSS v13 e Microsoft Office.

A dissimilaridade (beta diversidade) entre as amostras sequenciadas foi avaliada por meio de uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA), adotando-se o algoritmo Unweighted UniFrac (LOZUPONE e KNIGHT, 2020). A significância entre os grupos foi testada por uma análise de uma *Permutational analysis of variance* (PERMANOVA) (RAMETTE, 2007). A análise de ocupação de nichos entre os grupos formados foi realizada conforme Pedrinho *et al.* (2020), separando as OTUs em organismos especialistas, generalistas e raros.

As funções exercidas pelas comunidades bacterianas associadas às CBS foram acessadas por meio do FAPROTAX database v. 1.2.3 (LOUCA *et al.*, 2016). Uma análise de correlação de Spearman foi realizada para avaliar as interações entre as funções microbianas detectadas e os principais grupos microbianos associados às CBS. Além disso, o teste de Spearman também foi aplicado para avaliar correlações entre os grupos microbianos e os parâmetros químicos das CBS.

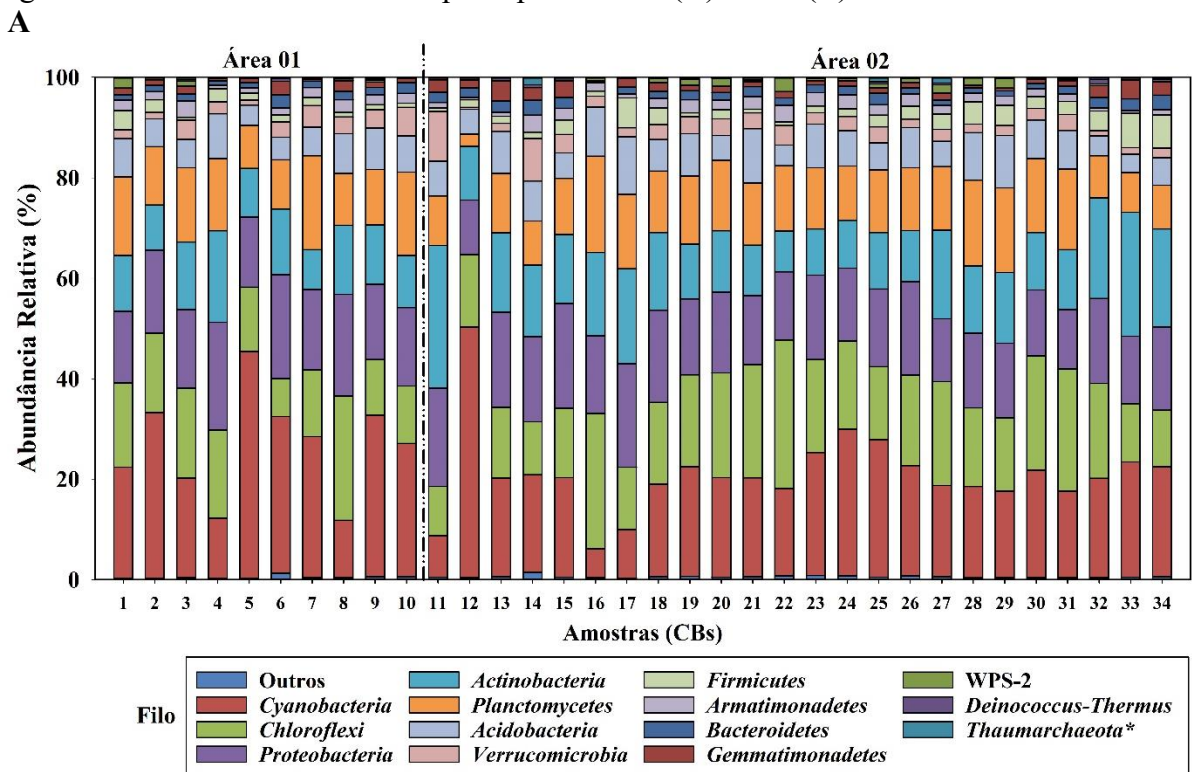
6 RESULTADOS E DISCUSSÃO

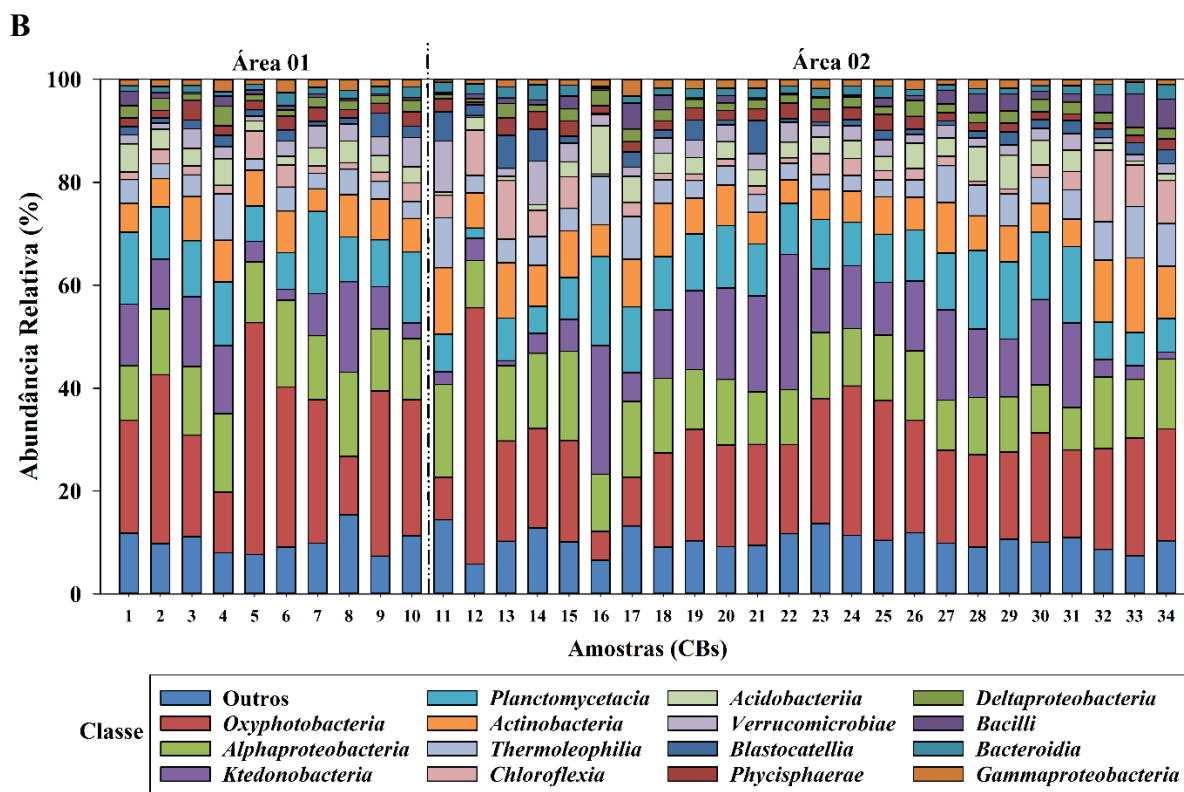
6.1 Sequenciamento Molecular do gene 16S rRNA: Composição microbiana geral da CBS

A realização do sequenciamento massivo (próxima geração) em 34 amostras de CBS gerou aproximadamente 2,5 milhões de sequências (Tabela complementar 01).

As OTUs obtidas das amostras de CBS foram atribuídas a 53 filios, 145 classes, 416 ordens, 838 famílias e 1895 gêneros bacterianos. No processo, aproximadamente 10% das sequências não foram classificadas pelo banco de dados. Foram selecionados os 15 grupos mais abundantes dentro de cada nível taxonômico, sendo o restante, atribuído a um grupo denominado “outros”, para assim, se obter a abundância relativa em cada nível, como é o caso de filo e classe (Figura 7A e 7B).

Figura 7 - Abundância relativa das principais OTUs: (A) Filo e (B) Classe

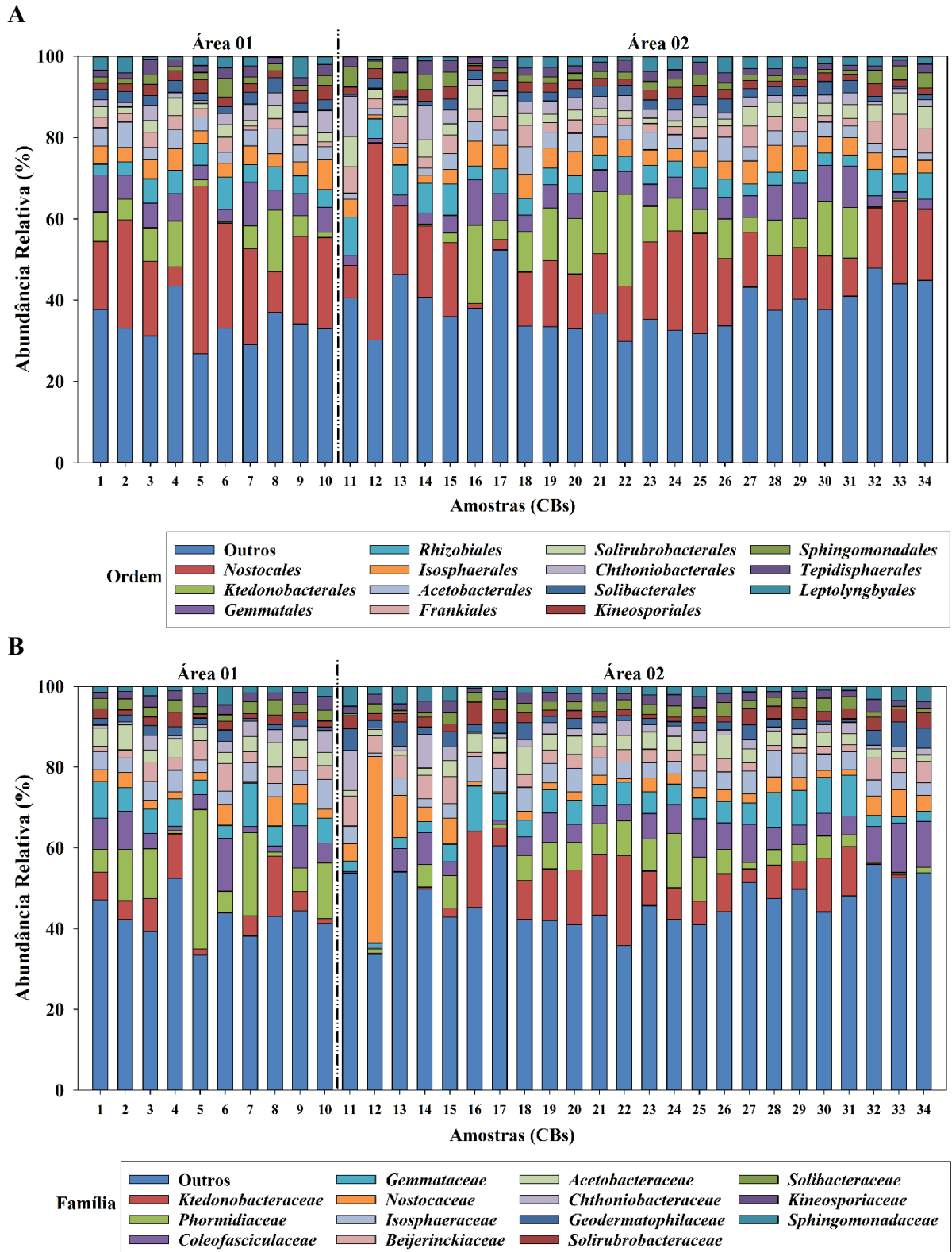




A nível de filo, dentre os 53 identificados, os mais abundantes foram *Cyanobacteria* (22%), *Chloroflexi* (17%), *Proteobacteria* (16%), *Actinobacteria* (14%), *Planctomycetes* (13%) e *Acidobacteria* (7%). O padrão encontrado foi semelhante em praticamente todas as amostras, com exceção para as amostras 5 e 12, que apresentaram cerca de 50% da composição por Cianobactérias. Quanto as classes dominantes na crosta, o predomínio foi de *Oxyphotobacteria* (22%), *Alphaproteobacteria* (13%), *Ktedonobacteria* (11%) e *Planctomycetacia* (10%).

Para os níveis de ordem e família (Figura 8A e 8B), as ordens mais abundantes foram *Nostocales* (17%), *Ktedonobacterales* (7%), *Gemmatales* (6%) e *Rhizobiales* (5%). Para as famílias, as de maior destaque são: *Ktedonobacteraceae* (7%), *Phormidiaceae* (7%) e *Coleofasciculaceae* (6%), o detalhe é para a amostra nº 12, que apresentou quase 46% de *Nostocaceae*. As especificidades dos níveis de gênero e espécie faz com que o programa não consiga estabelecer uma classificação precisa, por isso, não serão apresentados aqui.

Figura 8 - Abundância relativa das principais OTUs: (A) Ordem e (B) Família

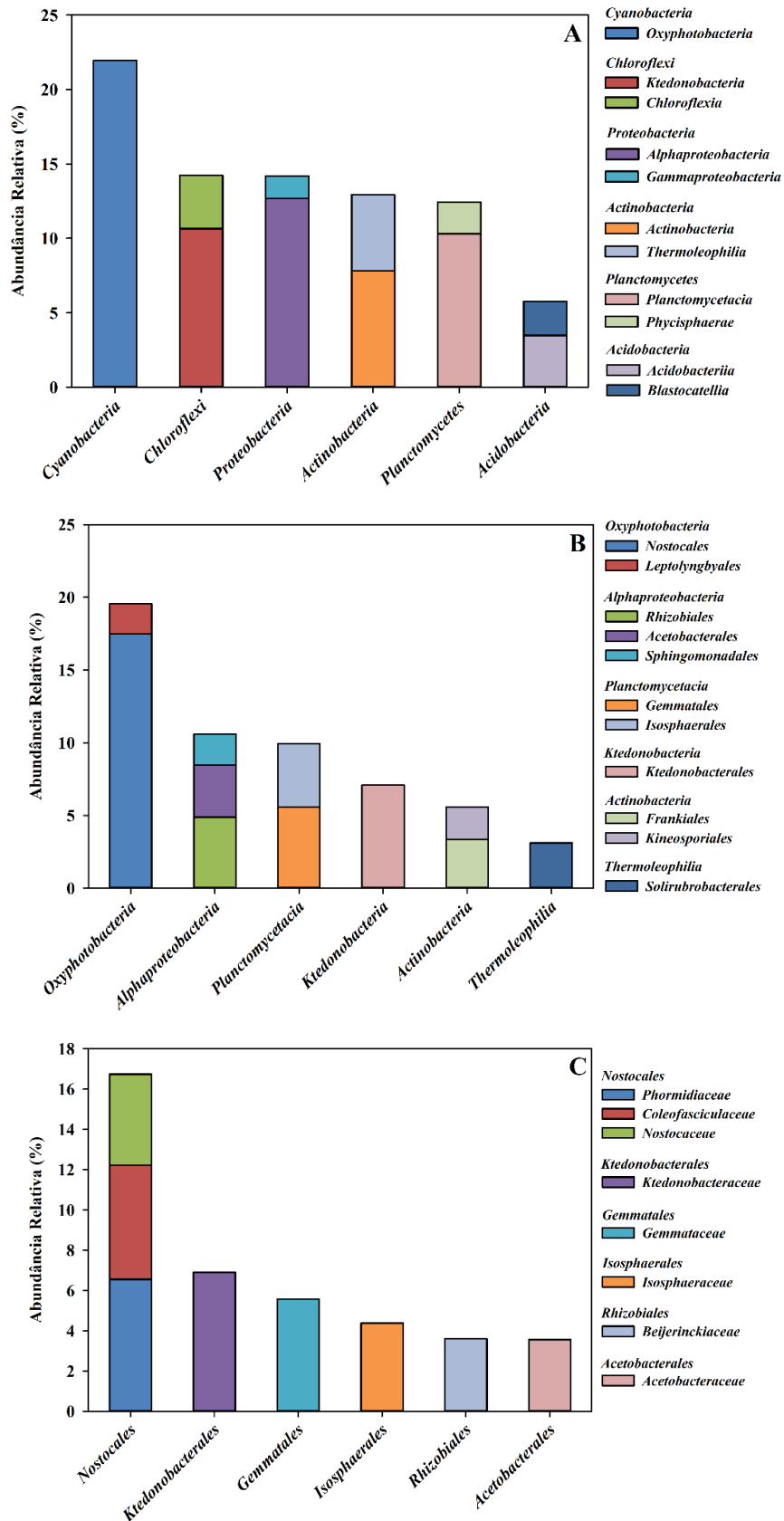


6.2 Categorização taxonômica dos grupos mais abundantes na CBS

Para uma melhor visualização da predominância dos grupos na sequência de níveis

taxonômicos, organizou-se uma distribuição dendrológica (filos → principais classes; classes → principais ordens...) (Figura 9A, 9B e 9C).

Figura 9 - Distribuição dendrológica dos grupos de organismos que compõem a CBS



Nota-se que todo o filo Cyanobacteria da CBS foi composto pela classe *Oxyphotobacteria* (Figura 9A), que por sua vez é formado pelas ordens *Nostocales* e *Leptolyngbyales* (Figura 9B). Somente a ordem *Nostocales* aparece compondo 17% das amostras de CBS, e ainda apresenta 3 famílias (*Phormidiaceae*, *Coleofasciculaceae*, *Nostocaceae*), com contribuição considerável para a formação da crosta (Figura 9C). Também é importante destacar a contribuição do filo *Chloroflexi* na formação da CBS (Figura 9A), com duas principais classes (*Ktedonobacteria* e *Chloroflexia*). Os filios (classes): *Proteobacteria* (*Alphaproteobacteria* e *Gammaproteobacteria*), *Actinobacteria* (*Actinobacteria* e *Thermoleophilia*), *Planctomycetes* (*Planctomycetacia* e *Phycisphaerae*), também estão presentes de forma expressiva na composição da CBS analisada aqui. Cabe um destaque a classe *Alphaproteobacteria*, que apresenta 3 ordens (*Rhizobiales*, *Acetobacterales* e *Sphingomonadales*) com presença marcante nas amostras de CBS analisadas.

As cianobactérias exercem um domínio na composição bacteriana da CBS no bioma Caatinga (Figura 7A), sobretudo, a classe das oxyphotobactérias. Trabalhos recentes realizados em ambientes áridos e semiáridos aqui no Brasil e em outras regiões da América do sul, também mostram predomínio das cianobactérias na formação das CBS nessas regiões (SZYJA *et al.*, 2019; MACHADO de LIMA *et al.*, 2021). A presença de cianobactérias nas crostas da Caatinga apresenta relação positiva com as altas temperaturas e irradiância solar dessa região, além disso, a presença destas compondo a CBS nessas regiões está ligada à sua alta resistência e tolerância a dessecação severa (KARSTEN e HOLZINGER, 2014), bem como por sua capacidade de sintetizar e acumular scytonemin, um composto de proteção solar UV, que protege a célula cianobacteriana dos danos causados pela radiação excessiva (COURADEAU *et al.*, 2016). A presença de compostos de triagem de luz UV nas cianobactérias é o principal responsável pela coloração escura, característica típica de muitas comunidades de CBS de regiões áridas e semiáridas (ROSENTERER *et al.*, 2007; RASTOGI e INCHAROENSAKDI, 2014).

As cianobactérias, em especial, as oxifotobactérias, são fotossintetizantes basais, sendo capazes de fixar carbono através da fotossíntese, além de produzirem bainhas de proteção e estruturas especializadas na fixação de N e C, o que a confere notável vantagem e importância ecológica (BERGMAN *et al.*, 1997; KUMAR *et al.*, 2010; CANO-DÍAZ *et al.*, 2020). A classe *Oxyphotobacteria* é positivamente correlacionada com a aridez e produtividade líquida acima do solo, o que explica sua alta abundância em ambientes áridos e hiperáridos em todo o mundo (GROTE *et al.*, 2010; WANG *et al.*, 2013). A dominância da classe *Oxyphotobacteria* ainda é associada ao pH do solo, fator que controla a distribuição global da classe, que se desenvolve melhor em solos neutros a alcalinos, caso da maioria dos solos do bioma Caatinga (CANO-

DÍAZ *et al.*, 2020).

Em trabalho de Machado de Lima *et al.* (2021), comparando os biomas Caatinga e Pampa, no Brasil, quanto a composição taxonômica de assembleias de cianobactérias, os resultados para a Caatinga assemelharam-se aos desse trabalho, enquanto isso, os do Pampa foram claramente diferentes. Os mesmos autores, estudando a composição cianobacteriana no Cerrado, em 2019, encontraram composição substancialmente diferente das encontradas na Caatinga e Pampa. Sendo assim, as características locais como, por exemplo, a textura e pH do solo, bem como variáveis climáticas de larga escala como temperatura da superfície e precipitação, passaram a ser apontadas como os principais agentes modificadores da composição cianobacteriana da CBS (MUÑOZ-MARTÍN *et al.*, 2018; BECERRA-ABSALÓN *et al.*, 2019).

A abundância apresentada pela ordem *Nostocales*, com 3 famílias (Figura 9C), nas CBS é um indicativo de estágio avançado de colonização de cianobactérias (MAIER *et al.*, 2016). Com isso, passa a ser comum a coloração escura da CBS (Figura 2B), o que favorece a ocorrência de taxas de mineralização mais significantes (BARGER *et al.*, 2013). Aliado a isso, a ordem *Nostocales* ainda possui organismos capazes de fixar N₂ atmosférico (ROSENRETER *et al.*, 2016), o que se torna fundamental para a sustentabilidade do ecossistema do bioma Caatinga. Cabe destacar que, praticamente, não ocorreu atribuição de OTUs ao gênero *Microcoleus*, sendo que este é apontado como cianobactérias primárias nas CBS e frequentemente presente em regiões áridas, tal fato pode estar relacionado ao estágio mais avançado de desenvolvimento das cianobactérias na Caatinga (GARCIA-PICHEL *et al.*, 2003).

Os resultados para o filo *Chloroflexi* revelam que, logo depois das cianobactérias, este se destacou quanto a dominância na formação da CBS na Caatinga (Figura 7A), esse filo é composto por diversos grupos de organismos que incluem fotoautotróficos anoxigênicos, quimioheterotróficos aeróbios, organismos termofílicos, bem como organismos anaeróbios que obtêm energia por desalogenação redutiva de compostos orgânicos clorados (GARRITY e HOLT, 2001; HUGENHOLTZ e STACKEBRANDT, 2004; SPEIRS *et al.*, 2019). As recentes classificações com base nos dados de sequência genética de 16S rRNA, consideram o filo *Chloroflexi* como contendo pelo menos seis classes (HANADA, 2014).

No entanto, as duas que se destacaram aqui foram, a *Chloroflexia*, que inclui todos os membros fotolitotróficos, e a *Ktedonobacteria*, que inclui as bactérias filamentosas multicelulares (Figura 9A), tendo importante papel na decomposição de matéria orgânica (YAMADA *et al.*, 2005). Por conter organismos termófilos, com elevada resistência a condições

ambientais hostis, é comum a predominância desta classe em regiões áridas e semiáridas, aqui na Caatinga. Ferreira (2016), em trabalho de caracterização da diversidade bacteriana em áreas sob condições de desertificação, encontrou o filo dominando cerca de 10% da abundância relativa, nas amostras estudadas.

Nos trabalhos de Mendes *et al.* (2015) e Rodrigues *et al.* (2013), o filo *Chloroflexi* também apresentou elevada abundância em solos desmatados de regiões semiáridas. Em trabalhos fazendo análise comparativa da diversidade bacteriana entre diferentes zonas áridas do Deserto de Cholistan, no Paquistão (cobrindo uma área de 16 000 km²), o filo *Chloroflexi* juntamente com *Proteobacteria*, apresentaram OTUs dominantes em todas as amostras de solo rizosférico e superficial nas regiões de coleta (AMIN *et al.*, 2020). Tais resultados confirmam a relevância que o filo *Chloroflexi* apresentam nessas regiões desérticas ou com suscetibilidade a desertificação.

Em complemento aos filios descritos anteriormente, houve alta dominância também dos filios *Proteobacteria*, *Actinobacteria* e *Planctomycetes* nas amostras de CBS analisadas nesse trabalho (Figura 7A), situação semelhante foi constatada em vários trabalhos em diferentes regiões áridas e semiáridas em todo o mundo (LIU *et al.*, 2017; MIRALLES *et al.*, 2020). Os micro-organismos desses filios são frequentemente relacionados com a decomposição de compostos orgânicos e ciclagem de nutrientes nos solos, além de participarem nos ciclos do nitrogênio, carbono e do enxofre (KERSTERS *et al.*, 2006; COELHO-SOUZA *et al.*, 2015). As Proteobactérias são gram-negativas e, apesar de terem surgido de um mesmo ancestral fotossintético, poucas bactérias deste grupo realizam fotossíntese, possuindo metabolismo energético essencialmente quimioheterotrófico (MASSON-BOIVIN *et al.*, 2009). São fortemente adaptadas a condições ambientais adversas, podendo crescer e se desenvolver com baixos níveis de nutrientes. A classe *Alphaproteobacteria*, presente de forma dominante nas amostras desse trabalho, inclui algumas bactérias de importância agrícola, que podem realizar fixação de nitrogênio em simbiose com plantas (PISA *et al.*, 2011), além da degradação de contaminantes como os hidrocarbonetos (MILITON *et al.*, 2010), relevantes para a biorremediação dos ecossistemas contaminados.

Exemplos importantes de alphaproteobactérias de interesse agrícola e ambiental são as espécies do gênero *Rhizobium*, que infectam raízes de leguminosas e conseguem aproveitar o nitrogênio atmosférico diretamente do ar fixando-o no solo, além das *Nitrossomonas* e *Nitrobacter*, envolvidas nos processos de nitrificação e desnitrificação (LIMA, 2013).

O filo *Actinobacteria*, com relevante participação na formação da CBS nas amostras aqui analisadas (Figura 7A), é formado por bactérias gram-positivas com elevado

conteúdo de G + C (guanina + citosina) e com alta capacidade de produzir metabólitos secundários. Estas caracterizam-se por realizarem processos essenciais ao funcionamento do ecossistema, como a transferência de metais, remoção de poluentes orgânicos para níveis tróficos superiores e promoverem a fixação do carbono (Figura 14). Além disso, as Actinobactérias são micro-organismos adaptados a condições extremas de temperatura, radiação UV e salinidade (EL-SHATOURY; EL-SHENAWY; EL-SALAM, 2009). Condições que favorecem a presença destas na composição das CBS em regiões áridas e semiáridas.

Os filos *Planctomycetes* e *Acidobacteria*, este último em menor proporção nas amostras aqui analisadas (Figura 9A), também apresentam adaptação a condições ambientais adversas, podendo habitar e compor a CBS de regiões áridas e semiáridas, como encontrado nas amostras de crosta da Caatinga. Esses filos, juntamente com *Actinobacteria*, *Proteobacteria* (*Alphaproteobacteria*) e *Chloroflexi*, atuam, em sua grande maioria, como oxidantes de amônio (DELGADO-BAQUERIZO *et al.*, 2016). Desempenhando um papel ecológico importante nas CBS, para a sustentabilidade do ecossistema em áreas com susceptibilidade a desertificação

Em estudo comparando 3 solos (Arenoso, de Floresta e com Arbustos) em regiões desérticas da China, ocorreu a dominância dos filos *Chloroflexi*, *Actinobacteria*, *Proteobacteria* e *Acidobacteria* (LONG *et al.*, 2021). Também em trabalho comparativo de duas CBS distintas no Deserto de Tengger (China), a dominância encontrada foi de *Actinobacteria*, *Proteobacteria*, *Acidobacteria*, *Cyanobacteria*, *Chloroflexi* e *Planctomycetes*, na sequência (LI *et al.*, 2020). Condição semelhante a encontrada nesse trabalho, exceto pela ausência de cianobactérias como dominantes principais, na CBS em Irauçuba, o fato é que, no trabalho de Long *et al.* (2021), a análise foi realizada em amostras do solo superficial e não diretamente na CBS, como no presente trabalho. Já no de Li *et al.* (2020), o estágio mais avançado de desenvolvimento da CBS contribuiu para que as cianobactérias não figurassem como os principais organismos dominantes na composição. Mesmo assim, isso mostra a dominância desses grupos em áreas degradadas e/ou em estado avançado de desertificação.

Moreira (2021), fazendo a caracterização molecular da comunidade bacteriana associada a CBS, em área degradada na Caatinga (Núcleo de Desertificação de Irauçuba) e comparando com solos superficiais de três áreas, dentro do mesmo núcleo (Área Degradada, Vegetação Nativa e Revegetação Natural), evidenciou a ocorrência de dominância dos filos *Cyanobacteria*, *Proteobacteria*, *Planctomycetes* e *Bacteroidetes*, nas amostras de CBS, enquanto isso, no solo da área degradada, o domínio foi de *Actinobacteria*, *Chloroflexi*, *Proteobacteria* e *Planctomycetes*. O que chama a atenção é que na CBS coletada do trabalho de Moreira (2021), o filo *Chloroflexi* não apareceu de forma predominante, o que pode ser

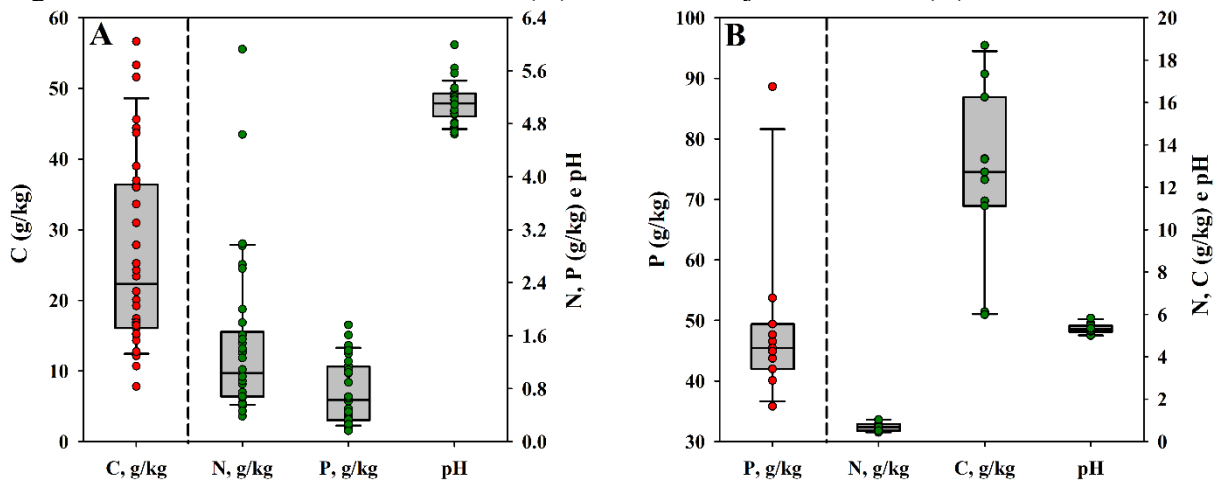
devido ao fato das amostras terem sido coletadas em período chuvoso, no qual a CBS encontrava-se úmida. Algumas pesquisas tem revelado que comunidades microbianas pertencentes a esses filios são abundantes, tanto nas CBS quanto nos solos degradados e desertificados (XUE *et al.*, 2017; ZHANG *et al.*, 2019). Long *et al.* (2021) afirmaram que os filios *Cyanobacteria*, *Proteobacteria*, *Actinobacteria* e *Chloroflexi*, estão diretamente envolvidos na aquisição de nutrientes para as plantas e na ciclagem dos nutrientes do solo.

Os filios dominantes na CBS também são comumente encontrados habitando no solo (DELGADO-BAQUERIZO *et al.*, 2018). Isso mostra que o equilíbrio biológico entre as CBS e o solo adjacente a estas é o que molda o microbioma associado as Crostas Biológicas do Solo. Conforme esperado, as Cianobactérias constituíram o principal grupo bacteriano constituinte das CBS no bioma Caatinga, o alto grau de resistência a condições extremas, a coloração escura da crosta e a presença da ordem Nostocales de forma pronunciada, denotando o estágio avançado de desenvolvimento da CBS na Caatinga e incita a importância desta no processo de recuperação das áreas degradadas no semiárido brasileiro e, além disso, evidenciando uma carência de estudos que revela um campo aberto à realização de novas pesquisas científicas relacionadas a CBS no semiárido brasileiro.

6.3 Teores de N, C, P e pH da CBS e do solo subjacente

Os teores de nutrientes determinados na CBS e no solo subjacente a esta (Figura 10 A e B) evidenciam que os valores de carbono (C) são consideravelmente mais altos na CBS, em relação ao solo, o contrário ocorre para o fósforo (P), no qual o solo apresenta valores muito mais expressivos. Para o nitrogênio (N) e pH, os valores se assemelham na crosta e no solo. Os valores da estatística descritiva ara os nutrientes da CBS e do solo estão apresentados na tabela complementar 02.

Figura 10 - Teores de nutrientes na CBS (A) e no solo subjacente a esta (B)



A dominância de organismos fotossintetizantes na CBS, principalmente os filos *Cyanobacteria* e *Chloroflexi*, mas também *Actinobacteria* e *Proteobacteria*, proporcionou teor alto de C na crosta, condição semelhante a encontrada em estudos com crostas biológicas em regiões desérticas (PUSHKAREVA *et al.*, 2018; ZHAO *et al.*, (2020). Pointing (2016) afirma que a fixação de carbono por cianobactérias é um dos processos mais importantes nos ecossistemas de terras áridas. Os valores de N, praticamente iguais na CBS e no solo, mostra que, embora extremamente importante para os processos de ciclagem, a CBS na Caatinga acumulou pouco N em sua composição, o que pode estar relacionado ao estágio de degradação local.

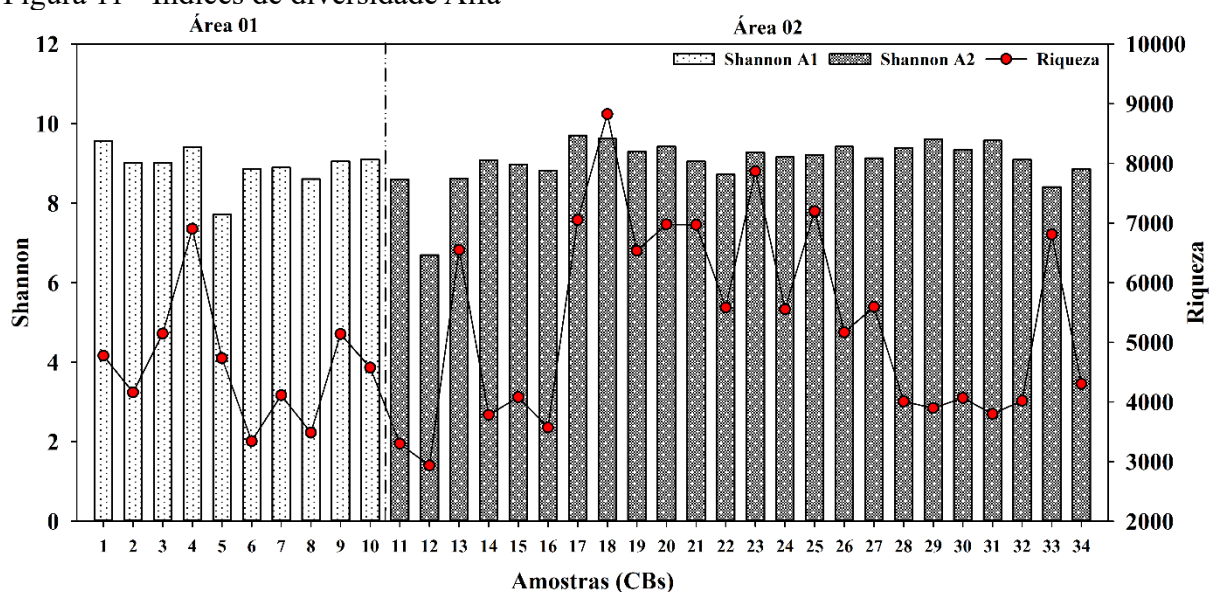
Os valores de pH da CBS e do solo apresentam tendência de acidez fraca (pH entre 4,6 - 5,9), isso vai de encontro ao que ocorre na maioria das áreas de Caatinga no semiárido brasileiro. Nessas áreas, os valores de pH, geralmente, tendem para uma leve alcalinidade, decorrentes dos altos teores de bases trocáveis e da ausência de alumínio (Al^{3+}) e hidrogênio (H^+), uma vez que, a baixa precipitação pluviométrica da região contribui para que a lixiviação de bases seja pequena (NOVAIS *et al.*, 2007). Os valores mais baixos de pH podem estar ligados as reações metabólicas na CBS, com a produção de metabólitos ácidos. No entanto, existem opiniões controversas sobre o impacto das CBS no pH do solo (GARCIA-PICHEL; BELNAP, 1996). No caso do fósforo (P), apesar de ser pouco concentrado na CBS, os valores no solo são muito altos, o que indica que a CBS pode estar contribuindo para a mineralização e disponibilização do P para o solo subjacente.

6.4 Padrão de diversidade alfa das CBS

A diversidade alfa (Riqueza de espécies e Índice de Shannon) (Figura 11) não

apresentou variações significativas entre as amostras, para as duas áreas de coleta. As amostras nº 12 (2.932) e 18 (8.825) apresentaram os menores e maiores valores de riqueza, respectivamente. O valor médio para a riqueza foi de 5.141. Para o índice de Shannon, o menor e maior valor foram 6,69 e 9,70, referentes as amostras nº 12 e 17, respectivamente, com valor médio de 9,00. Os menores valores de riqueza e Shannon foram coincidentes, na amostra nº 12 (Figura 11). Esse fato particular, pode estar ligado a efeito da própria coleta, uma vez que, amostras nas proximidades não se comportaram como tal.

Figura 11 - Índices de diversidade Alfa

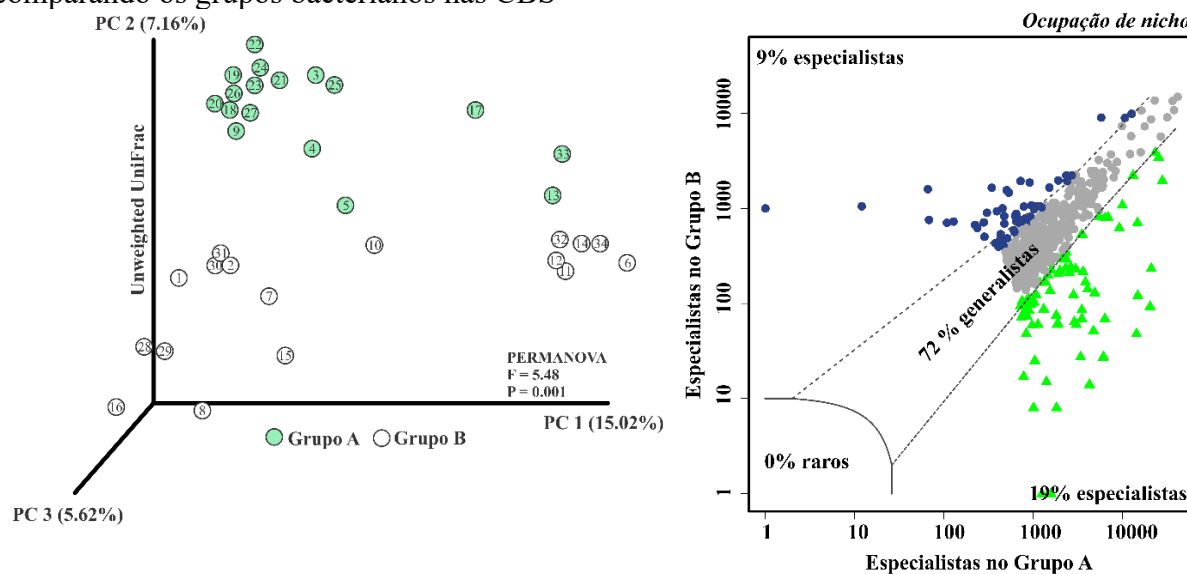


Os valores da estatística descritiva para a riqueza e Shannon estão apresentados na Tabela complementar 03. A riqueza de espécies consiste simplesmente no número de espécies que uma determinada comunidade ou área de interesse apresenta, sendo uma forma direta e comum de se medir diversidade (WILSEY *et al.*, 2005). O índice de Shannon combina dois atributos da comunidade: riqueza de espécies e equabilidade, sendo esta última referente ao quão similar as espécies estão representadas na comunidade, quando todas as espécies apresentam a mesma representatividade, a equabilidade será máxima.

6.5 Padrão de diversidade beta e amplitude de nicho das CBS

Uma análise de Coordenadas Principais PCoA (Weighted-UniFrac) foi utilizada para visualizar a distribuição de grupos bacterianos dentro das áreas de estudo. Houve uma distinção entre os grupos bacterianos presentes (grupos A e B), com grupos de semelhança separados entre as amostras avaliadas (PERMANOVA, $F = 5,48$ e $P = 0,001$) (Figura 12).

Figura 12 - Análise de Coordenadas Principais (PCoA) e padrão de ocupação de nicho, comparando os grupos bacterianos nas CBS



As OTUs obtidas foram também classificadas com base na ocupação (amplitude) de nicho, sendo comparados os dois grupos detectados na PCoA (i.e., A e B) (Figura 12). Os grupos A e B foram separados em especialistas (atuação em funções mais restritas) e generalistas (com faixa de atuação funcional mais ampla). O grupo A apresentou uma proporção maior de organismos especialistas (19%), em comparação com o grupo B, que teve apenas 9% de especialistas. A maioria dos organismos (72%) foram classificados como generalistas e não foram detectados organismos raros.

Em ecologia microbiana, os processos denominados de estocásticos (aleatórios) e determinísticos (mais simples, controlados), compreendem o conjunto de mecanismos que controlam as comunidades bacterianas do solo, porém, de uma forma ainda pouco conhecida (ZHOU e NING, 2017). Dessa forma, a composição da comunidade microbiana é variável conforme o mecanismo controlador. Mariadassou *et al.* (2015) observaram que, dentro da estrutura de processos determinísticos, o paradigma especialista-generalista prevê que os especialistas sejam mais abundantes, devido a uma vantagem local sobre generalistas, enquanto isso, processos estocásticos privilegia a condição generalista.

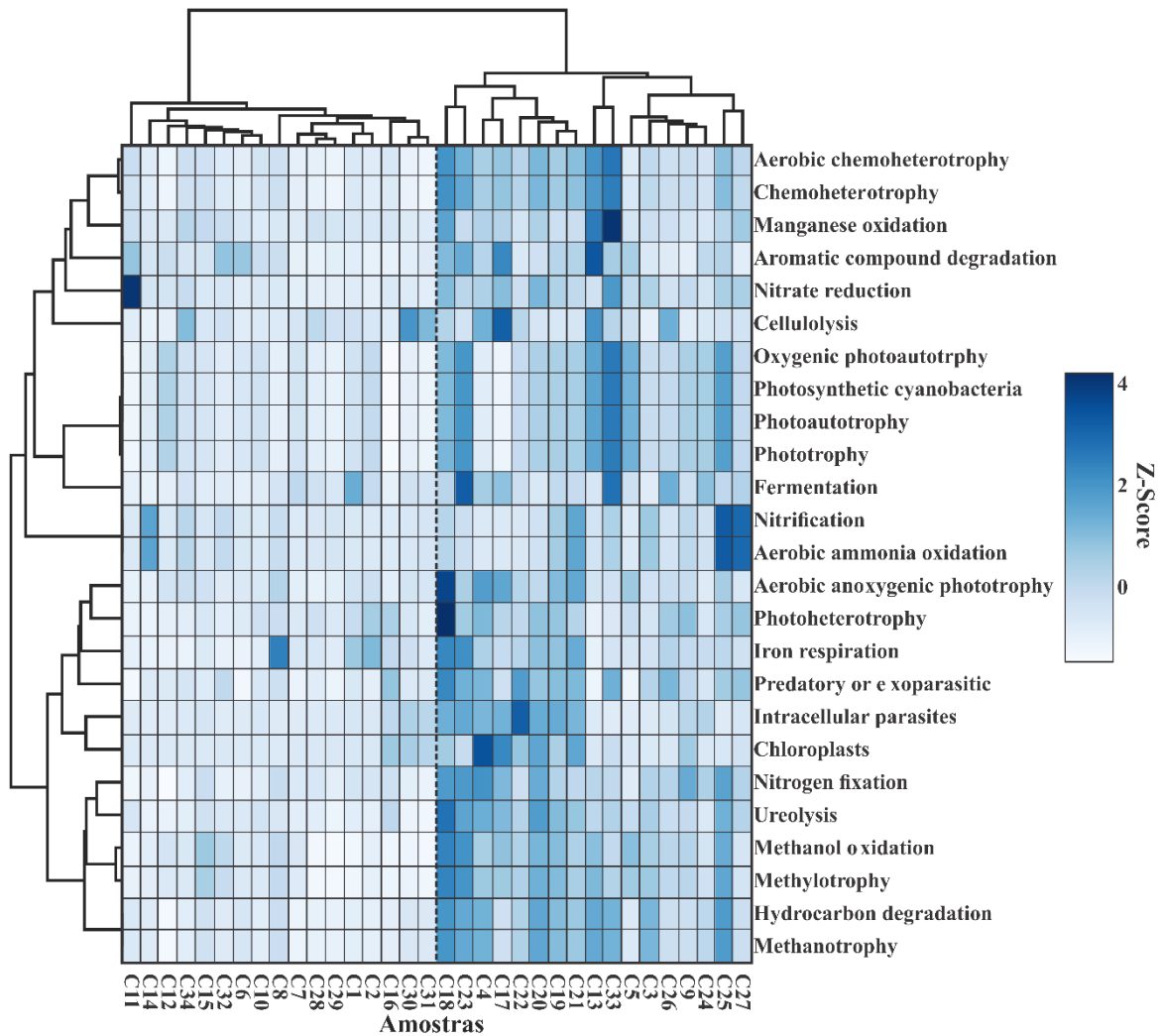
Conforme Luo *et al.* (2019), a distribuição especialistas-generalistas é governada por um conjunto de processos ecológico aleatórios (processos estocásticos) e fatores relacionados ao ecossistema local (determinísticos). Em seu trabalho, analisando os padrões biogeográficos que controlam a comunidade microbiana, observaram que a elevação local, o nitrogênio total e o pH foram os principais fatores que determinaram o habitat do grupo generalista, enquanto isso, o conteúdo de água do solo, o N-nitrato e o pH tiveram os impactos mais fortes sobre os especialistas.

Alguns trabalhos também relatam que espécies referidas como generalistas, exibem tolerâncias ambientais amplas, enquanto as definidas como especialistas, exibem tolerâncias ambientais muito específicas e estreitas, possuindo características de comunidades microbianas distintas (PANDIT *et al.*, 2009; LIAO *et al.*, 2016). Além disso, Pandit *et al.* (2009) observaram que os especialistas são controlados, principalmente, por fatores ambientais, enquanto os generalistas respondem de forma mais contundente a fatores espaciais.

6.6 Potencial metabólico funcional associado a CBS

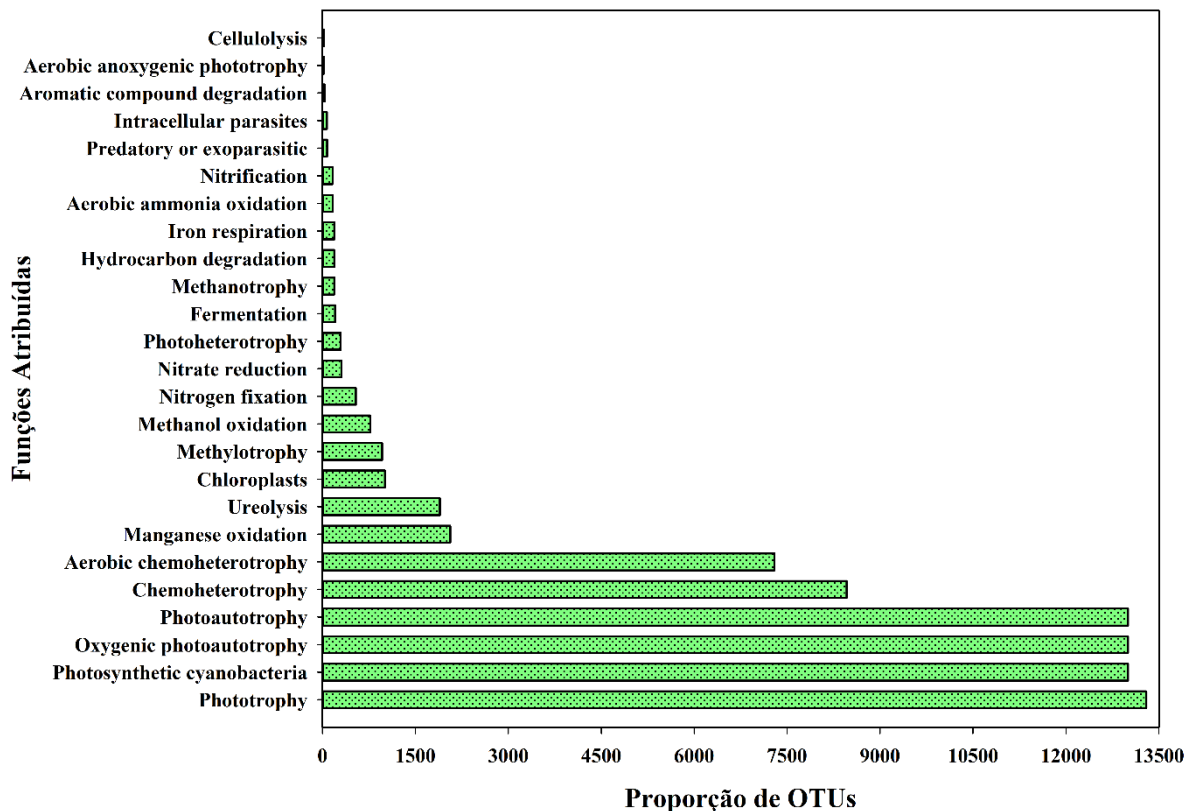
As amostras de CBS sequenciadas foram submetidas a análise de agrupamento hierárquico de modo a separá-las de acordo com a participação em processos metabólicos essenciais ao funcionamento do ecossistema (Figura 13). Analisando-se verticalmente, percebe-se uma divisão em dois grandes grupos com intensidades de coloração diferentes, separados entre as amostras 31 e 18. O conjunto de amostras alocadas a direita (Figura 13) claramente apresentam uma expressão mais intensa em praticamente todos os processos analisados, cabendo destacar principalmente os ligados ao metabolismo fotossintético, fixação de N₂, fermentação, nitrificação, oxidação de amônia e a degradação de celulose e hidrocarbonetos. Essenciais para a funcionalidade do ecossistema.

Figura 13 - Processos metabólicos relacionados a amostras de CBS analisadas



Quando se analisa o mesmo conjunto de processos metabólicos em relação a proporção de OTUs quantificadas (Figura 14), percebe-se de uma forma mais clara a direção que os organismos da CBS dão ao metabolismo, isto é, grande parte das funções metabólicas estão relacionadas a poucas OTUs, o que dá a noção da importância dos organismos da CBS frente a determinados processos metabólicos. Enquanto isso, alguns dos processos contam com a participação de praticamente todas as OTUs (Figura 14).

Figura 14 - Proporção de OTUs das CBS participantes em processos metabólicos fundamentais



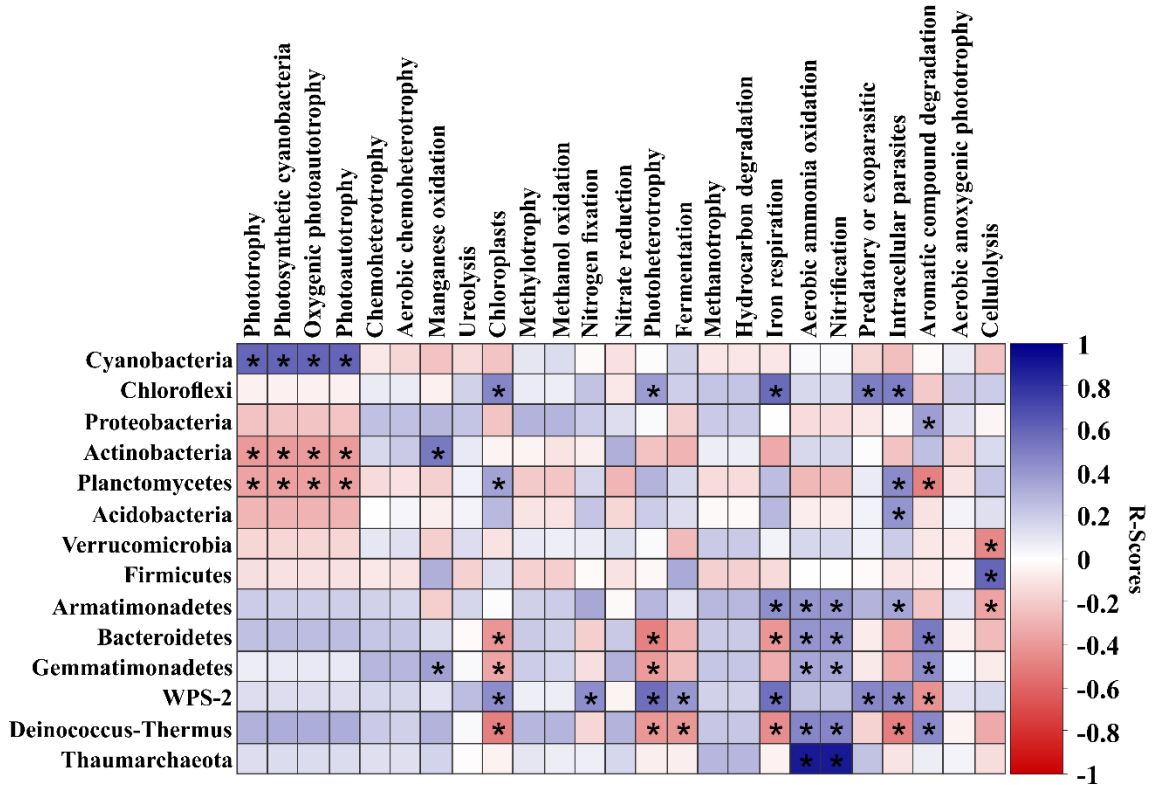
6.6.1 Relações funcionais entre filós bacterianos da CBS e processos metabólicos

Por meio de relações entre os grupos bacterianos, em nível de filo, e os processos metabólicos os quais estes estão envolvidos, é possível perceber como os grupos dominantes da CBS atuam frente a um conjunto de funções metabólicas (Figura 15). A coloração azul indica relação positiva do grupo frente ao processo, enquanto a coloração vermelha indica relação negativa, já a variação dentro da própria cor indica a intensidade de expressão do processo referido (Figura 15). Verificou-se relação altamente positiva das cianobactérias em relação aos processos que envolvem fotossíntese e fixação do carbono, enquanto, nos demais processos, estas quase que não participam. Em contraste, filós como *Proteobacteria*, *Actinobacteria*, *Planctomycetes* e *Acidobactéria* se relacionam negativamente com os processos fotossintéticos (Figura 15).

O filo *Chloroflexi*, que inclui organismos fotoautotróficos anoxigênicos, apresentam relação altamente positiva com a redução do ferro e respiração, além disso, mostra relação com a produção de cloroplastos. Processos como a fixação de N e redução do nitrato, apesar de menos pronunciado, estão ligados principalmente as Proteobactérias. Alguns filós com predominância menos pronunciada nas CBS, também possuem relação positiva com

processos metabólicos importantes, podendo assim, representar um potencial para novas pesquisas relacionadas a esses organismos no bioma Caatinga.

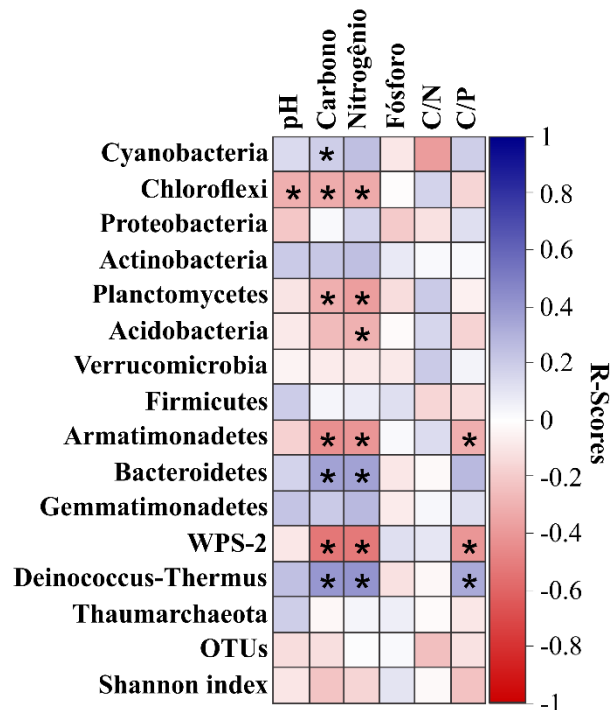
Figura 15 - Relações funcionais entre filios bacterianos e processos metabólicos



6.6.2 Relações funcionais entre filios bacterianos da CBS e variáveis químicas

Os filios bacterianos da CBS foram relacionados também com variáveis químicas determinadas nas amostras de CBS em estudo (Figura 16). Verifica-se que as cianobactérias se relacionam de forma altamente positiva com os teores de carbono (C) da CBS, além de nitrogênio (N), pH e relação C/P, de forma menos pronunciada. Entretanto, o filo Chloroflexi correlacionou-se negativamente com o pH, C e N. As Actinobactérias também se correlacionaram positivamente com os teores de C e N e com o pH do solo subjacente a CBS, enquanto isso, Planctomycetes e Acidobactéria foram negativamente relacionados com essas variáveis (Figura 16). Os demais filios, apesar de menos predominantes na CBS, também estabeleceram relações para os parâmetros avaliados. Cabe destacar que a diversidade, medida pelo índice de Shannon, apresentou correlação negativa com pH e teores de C e N, somente para P, que a correlação foi positiva, embora o grau das correlações estabelecidas tenha sido baixo.

Figura 16 - Relação entre filos bacterianos e variáveis químicas da CBS



Os valores de diversidade (Índice de Shannon e riqueza de espécies) encontradas nas crostas nas crostas nesse trabalho estão em conformidade com os obtidos em trabalhos de outras regiões desérticas do globo (LIU *et al.*, 2018; JIMÉNEZ-GONZÁLEZ *et al.*, 2022). Esses são apontados como reflexo do estado de degradação existente no local (RONCERO-RAMOS *et al.*, 2020). No entanto, quando comparado com valores encontrados em área de floresta, arbustiva e solo arenoso (LONG *et al.*, 2021), os valores apresentam semelhança, o que mostra a relevante diversidade microbiana da CBS na Caatinga. Contudo, os valores dos parâmetros de diversidade podem melhorar ainda mais, à medida que a atividade antrópica é reduzida ou cessada e adota-se práticas como revegetação, exclusão de pastoreio e manejo integrado na área (PEREIRA *et al.*, 2021).

Os resultados obtidos para a proporção de OTUs atribuídas as funções metabólicas (Figura 14) indicam que o metabolismo é quase completamente dirigido a processos fotossintéticos mediados, em sua maioria, pela presença de cianobactérias na CBS e funções como fototrofia, fotoautotrofia oxigênica e alguns processos de quimioheterotrofia são os eventos com maior participação de OTUs. Tais resultados estão em conformidade tanto com as respostas que filo Cyanobacteria apresenta em relação aos processos metabólicos (Figura 15), quanto com os obtidos na relação positiva entre este filo e os teores de C e N (Figura 16). Além disso, os valores de C na CBS (Figura 10A) confirmam o efeito das cianobactérias no aporte de

C por meio da fotossíntese. O que enfatiza o fato de que as cianobactérias são os principais contribuintes para a fixação de C e N no solo a partir do processo de fotossíntese na CBS (BELNAP e GARDNER, 1993; CANO-DÍAZ *et al.*, 2020).

Em pesquisa analisando a intensidade de expressão funcional de micro-organismos associadas a CBS, em áreas desérticas da China, foi verificado um alto potencial na fixação de C e N, relacionado às cianobactérias, enquanto a maior expressão nos ciclos do fósforo (P) e enxofre (S) foi proporcionado pelos filos Proteobacteria, Actinobacteria e Firmicutes (QI *et al.*, 2021). Embora seja de extrema importância o papel ecológico da CBS como impulsionadora do ciclo do P em ecossistemas desérticos, nesse trabalho foi baixa a contribuição da CBS na disponibilização de P (Figura 10A e 10B), o que pode estar ligado a dominância alta de cianobactérias, além da característica do solo, com elevado teor de areia (Tabela 1), o que naturalmente, já disponibiliza menos P.

Os processos relacionados ao ciclo do N são associados principalmente ao filo Proteobacteria, que apresenta organismos que promovem atividades como fixação de N, redução de nitrato, nitrificação e desnitrificação (ZHAO *et al.*, 2020). Contudo, no ambiente de caatinga investigado nesse trabalho, as proteobactérias não proporcionaram efeito positivo relacionado ao processo de nitrificação (Figura 15), além do aporte de N ter sido baixo na CBS e no solo subjacente (Figura 10A), o que pode estar relacionado ao nível elevado de degradação da área em estudo. Em trabalho investigando o papel das CBS na modulação da disponibilidade de N em ecossistemas semiáridos, verificou-se que em situações de extrema degradação, baixa umidade do solo e mesmo durante a estação seca, o N disponível diminuiu substancialmente (CASTILLO-MONROY *et al.*, 2010). A condição árida ou semiárida, quando comparada a outros ecossistemas, por si só, já se caracteriza por apresentar uma disponibilidade relativamente baixa de N, tanto devido às baixas entradas por deposição atmosférica, como pelas baixas taxas de fixação de N₂ por microrganismos.

Nos ambientes áridos, praticamente todos os grupos microbianos dominantes da CBS participam no ciclo do carbono (C), seja nos processos de degradação do amido, hemicelulose, quitina e compostos aromáticos, ou nos processos de fixação, por meio da fotossíntese.

Em trabalho investigando o potencial de bactérias e fungos da CBS de ecossistemas áridos, na contribuição nos ciclos do C e N, Zhao *et al.* (2020) verificaram protagonismo das bactérias e, dentre estas, os filos *Actinobacteria* e *Proteobacteria* se destacaram, sendo as actinobactérias com intensidade funcional alta envolvida na degradação do C, e as proteobactérias com expressão potencial alta em processos ligados a fixação do C, além da

oxidação do metano (CH_4), amonificação e redução de N_2 atmosférico. Nesse trabalho, com CBS em Irauçuba, as actinobactérias e proteobactérias também apresentaram expressão positiva relacionada ao C e N (Figura 16), apesar da intensidade não ter sido tão elevada, tal qual as cianobactérias.

Os filos bacterianos Proteobacteria e Chloroflexi, dominantes entre os grupos da CBS observados nesse trabalho, apresentaram efeito positivo sobre a oxidação do metano (CH_4) (Figura 15), o que se configura em uma alternativa para a minimizar as emissões dos gases de efeito estufa, além de atualmente esse gás ser tratado como o principal vilão da aceleração do aquecimento global, possuindo cerca de 80 vezes o poder de aquecimento do dióxido de carbono (CO_2), nos primeiros 20 anos após atingir a atmosfera (EDF, 2021). As proteobactérias, principalmente as classes *Alphaproteobacteria* e *Gammaproteobacteria*, constituem os principais organismos metanotróficos, com os genes de oxidação de CH_4 conhecidos (CONRAD, 2007; SEMRAU *et al.*, 2010; WANG *et al.*, 2020). Isso faz com que a dominância desses micro-organismos na CBS em regiões desérticas ganhe cada vez mais importância.

Diversos trabalhos têm demonstrado que a microbiota da CBS é a principal promotora de processos funcionais relacionados ao ciclo do C em áreas desérticas (LIU *et al.*, 2018), o ciclo de Calvin, a via redutora do acetil-CoA e ciclo do 3-hidroxipropionato, que são as três vias principais pelas quais os organismos fotoautotróficos fixam C, são mediadas de forma pronunciada pelos organismos integrantes da CBS (WANG *et al.*, 2020).

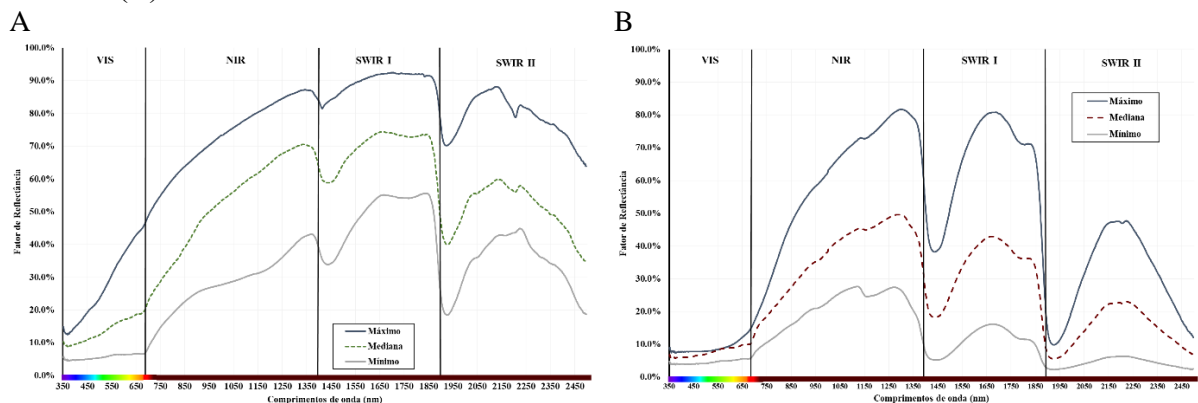
As crostas biológicas do solo (CBS) são hoje pioneiras na restauração da vegetação de áreas degradadas e as atividades metabólicas desencadeadas pelas comunidades microbianas da CBS controlam uma gama de processos, atuando como um princípio organizador em terras áridas (LIU *et al.*, 2018). Desse modo, as CBS podem não apenas desempenhar um papel relevante em escala de ecossistema, mas também desenvolver funções importantes nos ciclos biogeoquímicos globais. No entanto, os mecanismos pelos quais as comunidades bacterianas das CBS regulam os ciclos do C e N não são bem compreendidos, pois pouco se sabe sobre o potencial funcional microbiano envolvido em processos biogeoquímicos durante o desenvolvimento da crosta. De modo mais particular ainda, os ecossistemas de Caatinga, no semiárido nordestino, onde as pesquisas relacionadas a esse tema, estão praticamente em fases iniciais, sendo extremamente carentes de investigações mais detalhadas referentes a esses processos.

7 Uso da espectrometria de refletância no estudo da crosta biológica do solo

7.1 Dados espectrais

Os resultados obtidos das análises espectrais geraram considerações importantes. A seguir, são apresentados os fatores de refletância (FR) observados em laboratório, sob condições adequadamente padronizadas ao longo de todas as 110 leituras. Foi possível perceber detalhes entre os diferentes pontos amostrados ao longo das áreas A1 e A2, tanto nas amostras secas quanto nas úmidas (Figura 17A e 17B). Estas oscilações foram mais proeminentes na região do espectro visível (VIS), em função das diferentes tonalidades apresentadas na superfície das biocrostas. As amostras secas foram analisadas após 3 dias sem umedecimento em casa de vegetação (secamento natural).

Figura 17 - Fatores de refletância máximos, medianos e mínimos entre as amostras secas (A) e úmidas (B) estudadas



Em trabalhos comparando CBS com três tipos de micro-organismos (cianobactérias, líquens e musgos), cobertura de solo exposto e material vegetal desidratado, Chen *et al.*, 2005 identificaram que as três crostas biológicas do solo apresentam um perfil refletância no VIS mais reduzido (inferior a 30%) devido às suas superfícies mais escuras, como se observa nos valores mínimos e medianos das amostras de Irauçuba-CE. Outra característica dos três tipos de CBS é um sutil achatamento entre 600 e 700 nm, atribuível à absorção por pigmentos fotossintéticos.

As crostas dominadas por cianobactérias, em geral, apresentam uma refletância maior do que os outros tipos de CBS na faixa de 400 - 800 nm do espectro; em relação às plantas verdes, as CBS não apresentam um pico de refletância a 550 nm, conforme trabalhos de Rodríguez-Caballero; Knerr e Weber (2015).

As crostas dominadas por musgos têm uma curva típica de planta verde, com a exceção de um pico aos 550 nm. Crostas com predomínio de líquens exibem menor reflectância ao longo de todo o espectro, em relação aos outros tipos de CBS, além de exibirem uma característica de absorção fraca a 685 nm (CHEN *et al.*, 2005). Além disso, conforme observado por Bechtel *et al.* (2002), à medida que o número de espécies e a biomassa aumentam, a absorção nos comprimentos de onda vermelhos aumenta, e a reflectância global diminui, devido ao escurecimento da superfície.

Estudos avaliando CBS dominadas por cianobactérias revelaram valores de reflectância em faixas variáveis do espectro: 350 - 1150 nm (PINKER e KARNIELI, 1995); 400-900 nm: (WEBER *et al.*, 2008), valores esses, considerados baixos em comparação com o solo exposto. Em CBS dominadas por líquens é comum se encontrar absorção variando de 2080 a 2100 nm, supostamente, causada pela presença de amido, celulose, lignina ou outros compostos orgânicos (ESCRIBANO *et al.*, 2010). Em CBS dominadas por musgos os espectros de máxima absorção são condicionados por clorofila (CHEN *et al.*, 2005), embora a presença de substâncias pigmentantes também contribua para o aumento de absorção. A ocorrência de distúrbios (pisoteio, achatamento) na CBS leva a um aumento na reflectância espectral, bem como a deposição de compostos orgânicos causam redução (USTIN *et al.*, 2009; CHAMIZO *et al.*, 2012).

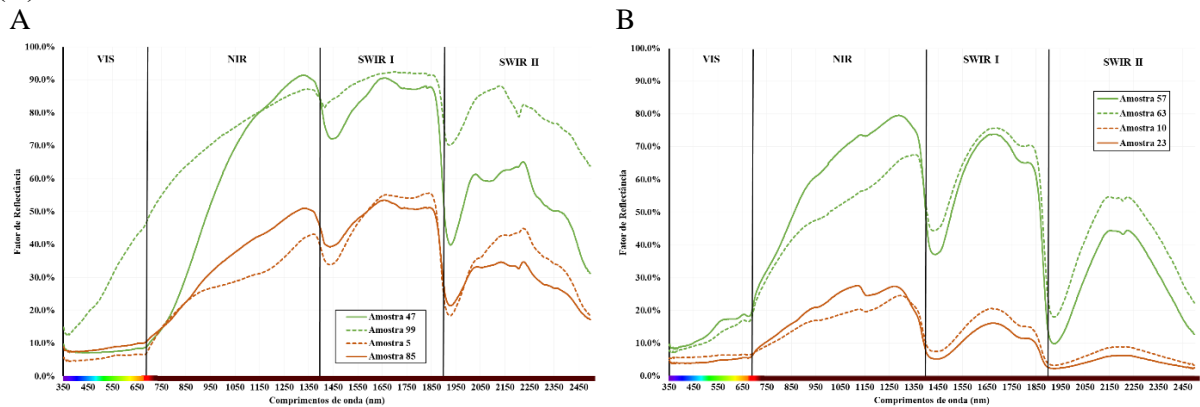
Nesse trabalho, as CBS em Irauçuba-CE apresentaram um comportamento que destacou a transição entre as zonas do Infravermelho próximo (NIR) e a zona do Infravermelho de ondas curtas (SWIR) foi que determinadas amostras registraram fatores de reflectância ora superiores em uma zona, ora em outra. Esta alternância é incomum na análise de outros alvos, como solo e vegetação, onde um indivíduo é superior aos demais continuamente ao longo de todo o espectro analisado (350 a 2500 nm).

Na maioria das amostras, os perfis espectrais das CBS apresentaram uma menor inclinação ascendente nos fatores de reflectância entre as o comprimento de onda verde (550 nm) e vermelho (670 nm) que o observado em amostras típicas de vegetação verde, seca ou solo descoberto. Além disto, na região do visível, as CBS apresentaram fatores de reflectância mais baixos que estes alvos. Foi possível observar o impacto da umidade sobre as amostras na uniformidade destas, tanto na região do visível (VIS), como nas maiores profundidades, no SWIR I e II, principalmente, nos vales de absorção aos 1450 nm e 1900 nm (GIRARD e GIRARD, 2003).

Houve baixa expressividade dos fatores de reflectância da amostra 47 no VIS, que não ultrapassaram 10% ao longo de toda a faixa (Figura 18A). No entanto, foi destaque aos 1300

nm com um pico de reflectância característico da amostra seca. Quando a zona do SWIR é analisada nas amostras secas, observa-se que a amostra 99 é que se sobressai. A mesma inversão se dá entre os dois perfis mínimos dentre todos os espectros, entre as amostras 5 e 85, mas com menor disparidade.

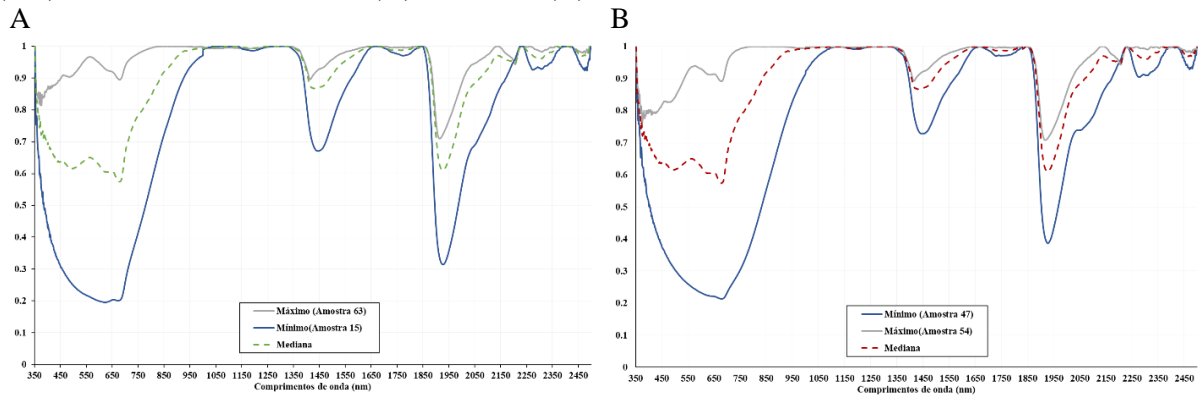
Figura 18 - Fatores de reflectância máximos e mínimos entre as amostras secas (A) e úmidas (B) estudadas



Em se tratando das amostras úmidas (Figura 18B), observou-se o mesmo comportamento entre as amostras 57 e 63 (máximos) e 10 e 23 (mínimos). Neste caso específico, a maior concentração de água interna às amostras assegurou maiores profundidades nos vales típicos de absorção, aos 1450 nm e aos 1900 nm.

Segundo Meer (2000) a remoção do contínuo se relaciona à determinação das características intrínsecas dos alvos porque permite a determinação das características de absorção de cada comprimento de onda. Esta função de pré-tratamento dos dados hiperespectrais é, frequentemente, empregada na espectroscopia de reflectância para melhorar a estimativa das propriedades de um alvo. Assim, a intensidade das absorções espectrais foram melhor visualizadas pela aplicação da técnica de remoção do contínuo (RC) ao longo de todo o espectro. Foi possível a normalização dos espectros de reflectância a uma linha de base comum e a posterior comparação de características de absorção particulares em cada amostra (Figura 19).

Figura 19 - Fatores de reflectância máximos, medianos e mínimos após remoção do contínuo (RC) entre as amostras secas (A) e úmidas (B)

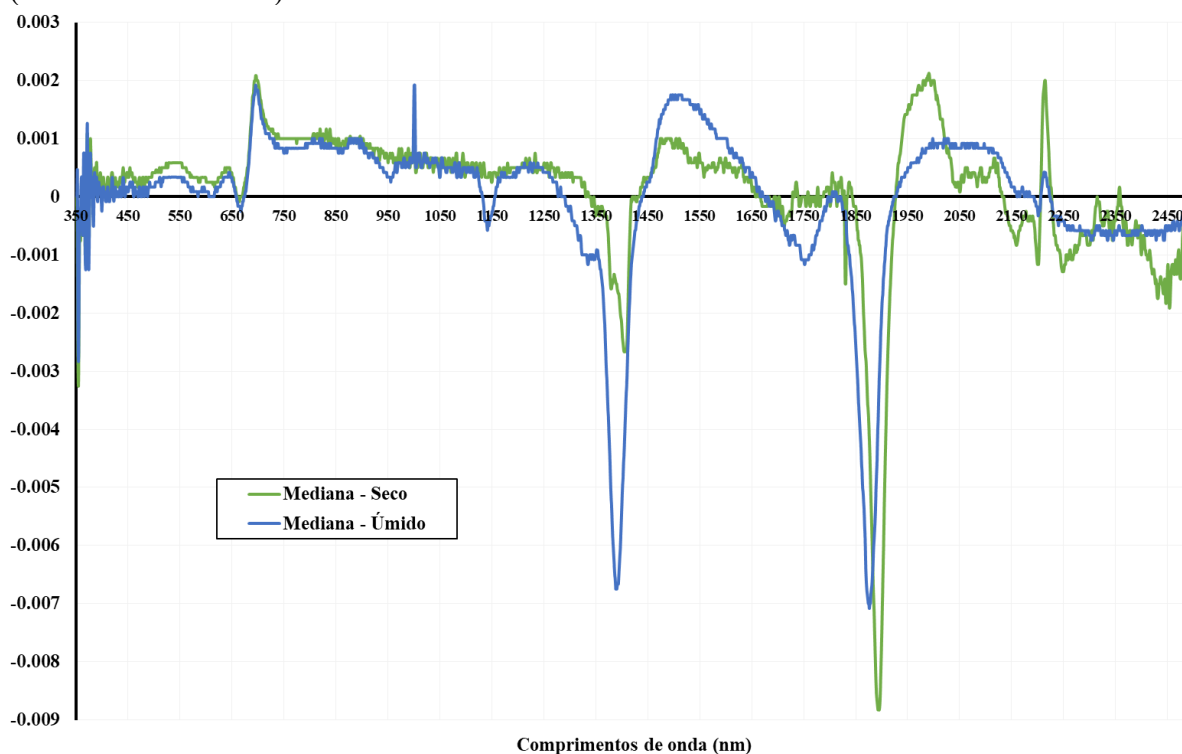


As amostras 63 e 15 apresentaram os extremos espectrais em CBS seca (Figura 19A) e as amostras 47 e 54, nas CBS úmidas (Figura 19B). Cabe salientar que, quanto maior a profundidade em um determinado comprimento de onda, maior a quantidade de energia absorvida naquele núcleo.

Um núcleo de absorção é entendido como a soma de comprimentos de onda entre dois pontos máximos (1,0) de reflectância. Logo, foram identificados três núcleos bem definidos centrados em 670 nm (vermelho), 1450 nm (umidade) e 1900 nm (umidade). Além disso, foi observado no núcleo do visível, uma tendência à absorção aos 470 nm (azul) nas amostras mínima e mediana de CBS secas e úmidas, sendo mais proeminente nesta última condição, com cerca de 40% de absorção. A amplitude destes núcleos de absorção pode estar diretamente associada ao conteúdo de pigmentos fotossintetizantes nas amostras (CHEN *et al.*, 2010).

Analisando os dados hiperespectrais após o pré-processamento com derivada de primeira ordem (1Der), buscou-se identificar os padrões medianos das 110 amostras em condição seca e úmida (Figura 20), haja vista que amostras máximas e mínimas agregaria pouco à leitura do gráfico. A ordem de grandeza dos valores diminui consideravelmente com este método matemático e o destaque das curvas em picos representam as ascensões acentuadas nas curvas de FR e vales indicam quedas bruscas, isto é, em um intervalo de poucos nanômetros.

Figura 20 - Análise derivativa de primeira ordem (1Der) para as amostras secas e úmidas (Valores de Mediana)



A profundidade observada na banda de 1380 nm (Figura 20) indica a queda mais brusca nos fatores de reflectância originais; e o cruzamento (1400 nm) do eixo das abcissas suporta a mudança no sentido desta curva FR, comportamento que se repete aos 1870 nm, mas com maior intensidade. A importância dessas zonas citadas estabelece parâmetros de averiguação das placas de biocrostas, uma vez que oscilações mínimas na absorbância podem conter informações relevantes sobre os constituintes das CBS.

Observa-se que a análise derivativa de primeira ordem ressaltou regiões sensíveis evidenciadas em 530 nm, 620 nm, 710 nm, 950 nm e nas duas zonas de absorção mais intensas, aos 1380 e 1870 nm. Comparando-se as medianas das Figuras 17A e 17B, é possível perceber que o retorno à ascensão dos fatores de reflectância se mostrou bem mais agudo na condição seca, aos 1500 nm, e mais suave aos 2000 nm, na condição úmida. Os dados transformados (1Der) reforçam a especificidades de cada condição espectral pela inversão nos picos destes comprimentos.

7.2 Dados Químicos

Os dados de Carbono (C), Nitrogênio (N), Fósforo (P) e potencial hidrogeniônico (pH) para cada amostra foram quantificados em laboratório e, em seguida, submetidos às

análises de estatística descritiva (Tabela 2). Antes de desenvolver os modelos estatísticos quantitativos da concentração de C, N, P e pH, a normalidade destas concentrações foi verificada por meio do teste de Kolmogorov-Smirnov ($\alpha=0,05$). Em seguida, a investigação dos comprimentos de onda mais relevantes ao estudo seguiu a partir das seguintes estratégias: i) correlação de Pearson e ii) seleção de variáveis, pelo método *stepwise forward*, aplicadas em modelos de regressão linear.

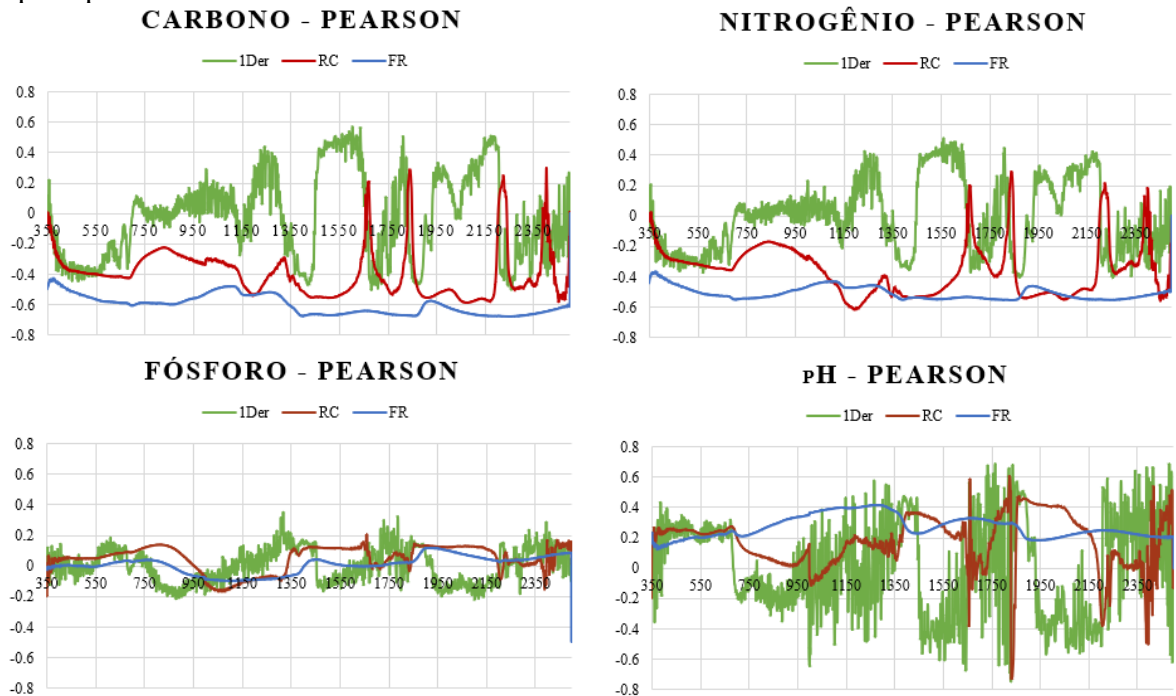
Tabela 2 - Estatística descritiva e testes de normalidade de C, N, P e pH das amostras estudadas

	C	N	P	pH da Crosta
	----- g/kg -----			—
Média	21,376	1,124	0,761	5,699
Desvio Padrão	1,124	0,082	0,052	0,048
Mínimo	7,560	0,382	0,131	4,640
Máximo	56,640	5,924	2,814	6,890
	Teste de Normalidade			
Kolmogorov-Smirnov	0,1866	0,2073	0,1677	0,1196
Grau de Liberdade	110	110	110	110
Sig.	0,0000	0,0000	0,0000	0,0005

Em função da diversidade de ordem de grandeza entre as variáveis químicas e as espectrais, durante o desenvolvimento de modelos preditivos optou-se pela normalização dos dados de C, N, P e pH, utilizando-se o método Mínimo-Máximo, na qual cada uma das concentrações medidas é rerepresentada numericamente entre 0,0 e 1,0.

Admitindo que os dados espectrais podem apresentar diferentes correlações com as concentrações estudadas, aplicou-se o teste de correlação de Pearson, que varia entre +1,0 e -1,0 e, apresenta as maiores associações entre variáveis quando se aproxima de um destes extremos numéricos (Figura 21). Caso haja predominância de valores próximo a 0, infere-se que os dados não são correlatos, ou há pouca correlação entre os mesmos. A forma como se dá esta influência é definida pelo sinal do coeficiente, onde valores positivos indicam correlação direta entre aquele comprimento de onda e a variável química; já o sinal negativo indica correlação inversa, ou seja, o decréscimo de concentrações químicas resultaria em maiores fatores de reflectância para um dado comprimento de onda.

Figura 21 - Correlograma entre as concentrações de C, N, P e pH e os comprimentos de onda hiperespectrais



Entendendo-se que todos os fatores de reflectância (FR) apresentaram valores de correlação com os comprimentos de onda próximos, oscilando entre -0,40 e -0,46 para C e N e menores para pH (0,20 a 0,40) e, praticamente indiferente para fósforo, com valores oscilando próximo ao eixo das abcissas (zero).

Após a remoção do contínuo (RC), verificaram-se pontos específicos em que a correlação se destacou aos 1600 nm, 180 nm, 2200 nm e 2360 nm, chegando a alternar a proporcionalidade (inversa/direta) para carbono e nitrogênio. Os dados de RC para fósforo e pH, também ressaltaram estes comprimentos de onda, mas de forma bem menos intensa.

A exceção veio aos 1600 nm frente ao pH, que foi a maior de todas as correlações para esta transformação (-0,70) (Figura 21). Os valores de correlação de Pearson para primeira derivada (1Der) foram bem mais intensos e variáveis, alcançando frequentemente correlações em torno de (+0,60 e -0,60) ao longo das faixas do NIR e do SWIR.

7.3 Índices Multiespectrais (IC e BSCI)

Os índices desenvolvidos para dados multiespectrais apontam a presença de CBS no solo e se baseiam nas faixas de comprimento que representam o azul, verde, vermelho e infravermelho próximo. A aplicação do IC e BSCI proposto pode ser realizada com dados

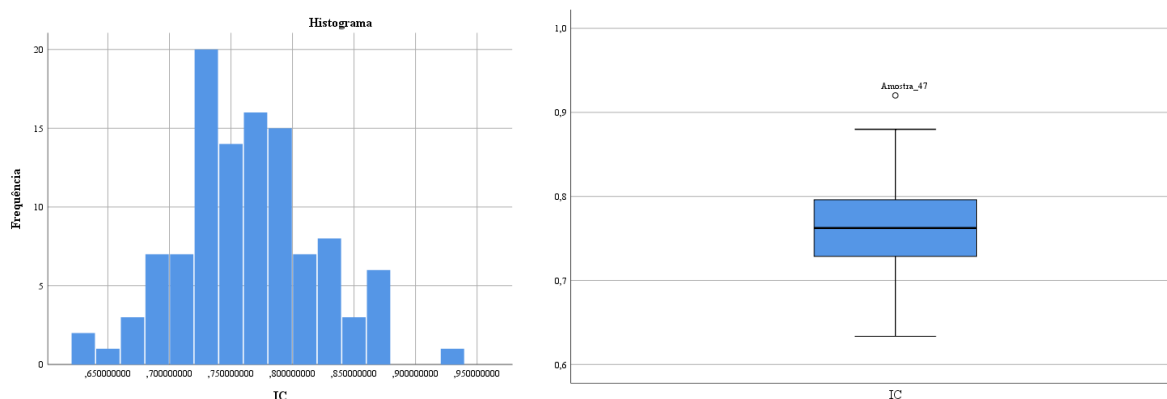
adquiridos por qualquer sensor que contenha a comprimentos de onda nestas regiões. A Tabela 3, a seguir, apresenta o comportamento dos índices calculados para cada uma das amostras.

Tabela 3 - Estatística descritiva de IC e BSCI

Índices	Mínimo	Máximo	Média	Desvio Padrão
<i>IC</i>	0,633	0,920	0,763	0,055
<i>BSCI</i>	1,714	12,530	5,128	2,058

O IC – um dos primeiros índices proposto para o estudo de crostas – é baseado na premissa de que, a presença de cianobactérias na CBS é a causa de uma reflectância relativamente alta na região azul, devido a presença do pigmento ficobilina, abundante nas cianobactérias. Em resumo, valores de IC mais elevados indicam a predominância de cianobactérias nas amostras de solo (KARNIELI, 1997). Nas amostras estudadas, todas foram superiores a 0,63, com uma predominância em torno de 0,76. O destaque foi observado para a amostra 47, que atingiu 0,92 para este índice (Figura 22).

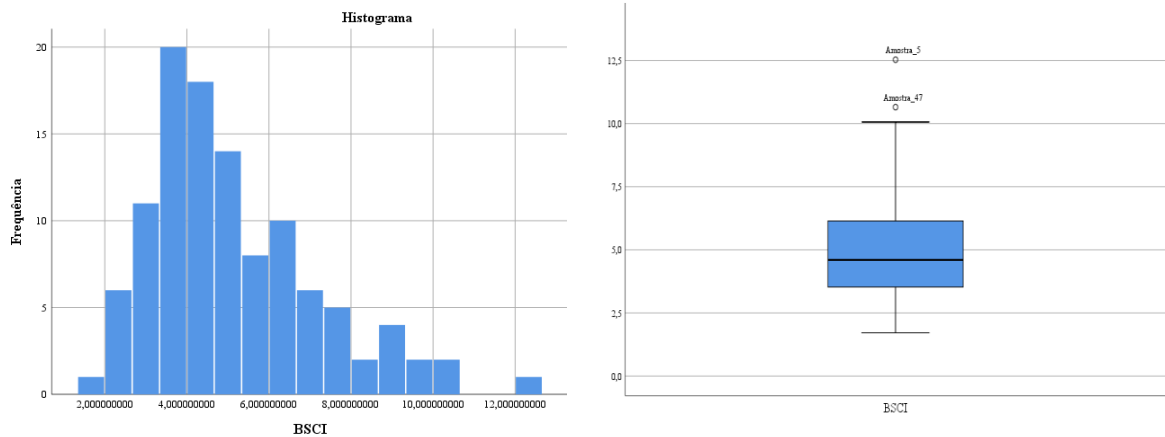
Figura 22 - Histograma e BoxPlot dos valores de índice de crosta (IC)



Em se tratando do desempenho do índice BSCI (Figura 23), a amplitude destes valores foi maior, quando comparado ao IC, provavelmente em função da maior variabilidade nos dados de infravermelho próximo (NIR), que compõem a equação deste segundo índice.

O BSCI apresenta vantagem por devido a presença de uma assinatura espectral característica, resultante da ação de líquens nas bandas verde, vermelha e infravermelha próxima, sendo mais apropriado para caracterizar crostas biogênicas (maiores BSCI), quando estas são dominadas por estes organismos. Foi observada a predominância de valores próximos a 4.0, sendo as amostras 5 e 47, as que registraram maiores índices e sugerindo, portanto, maior concentração de líquens nestas amostras (Figura 23).

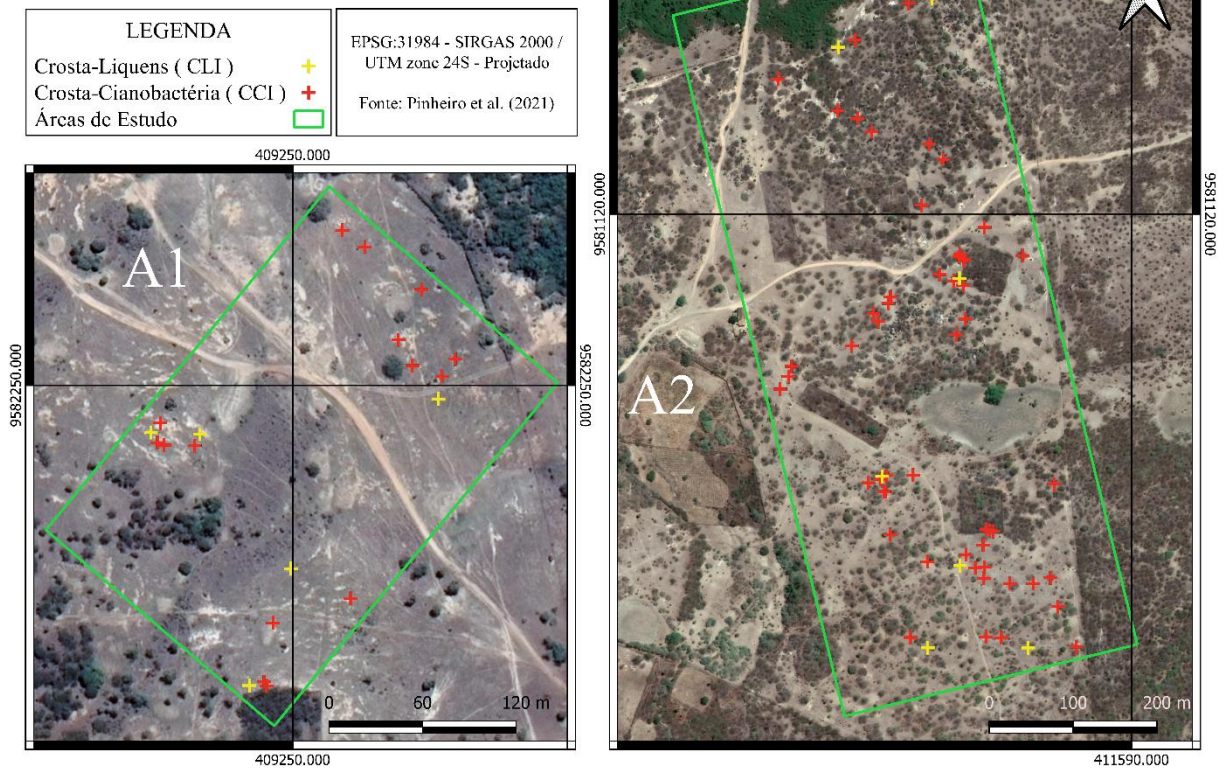
Figura 23 - Histograma e BoxPlot dos valores de Biological Soil Crust Index (BSCI)



7.4 Índices Hiperespectrais (CRCIA e IDC)

A aplicação dos índices que demandam dados espectrais após a remoção do contínuo, apresentou sensibilidades distintas. A árvore de decisão para o CRCIA foi implementada no ENVI v.5.1 e identificou similaridades de doze amostras de CBS com os comportamentos espectrais típicos da presença de líquens (Figura 24). Assim, houve a classificação das crostas com este material biológico. Observando CBS em espectros de materiais com RC, Weber *et al.* (2008) também observaram que, na região do VIS, as CBS apresentaram duas características de absorção principais, uma em torno de 516 nm e outra entre 667 e 682 nm, condição semelhante a encontrada na CBS de Irauçuba-CE.

Figura 24 - Resultados da classificação, segundo a árvore de decisão CRCIA nas 110 amostras
Classificação hiperespectral da CBS,
segundo o índice CRCIA.



Não existe uma tendência na distribuição espacial das amostras classificadas pelo índice CLI. A própria dinâmica da deposição de material sobre o solo favoreceu a dispersão dos tipos de grupos microbianos que compõem a crosta, ao longo da área, ou seja, a dispersão dos organismos é aleatória, sendo que não houve associação com umidade, atividade antrópica ou material vegetal específico. Em conformidade com o BSCI, a amostra 47 está entre as classificadas como CLI.

O segundo índice hiperespectral (IDC) não identificou diferentes tipos de CBS entre as amostras selecionadas. Pelo contrário, sugeriu que todas eram constituídas por cianobactérias. É importante salientar que o emprego de índices espectrais deve ser sempre analisado em comparação com vários índices, uma vez que, para este tipo de cobertura de solo ainda não foram desenvolvidos equações mais robustas e sensíveis às variações bioquímicas do material.

Diversos estudos basearam-se nas características espectrais para mapear a variação espectral das CBS (CHAMIZO *et al.*, 2012; ROZENSTEIN e KARNIELI, 2015). No IDC, a absorção pela água aos 1450 nm foi usada nas decisões para excluir as áreas com resíduos de vegetação. Já o CR_{679nm} foi usado para discriminar entre áreas de solo descoberto e CBS, e a inclinação entre 750 nm e 980 nm, bem como a inclinação entre 680 e 750 nm e CR_{516nm} , foram úteis para discriminar os tipos de organismos predominantes nas CBS.

7.5 Seleção por *Stepwise Forward*

Após a tabulação das 110 amostras com dados normalizados, foram hierarquizados do menor ao maior e extraídos 20% dos dados (químicos + espectrais) para serem utilizados como dados inéditos durante a validação dos modelos estimativos. A extração se deu de cinco em cinco posições, totalizando as 22 amostras. Desta forma, houve representatividade de todo o banco de dados químicos. Os dados restantes foram empregados no método de seleção e construção dos modelos de regressão lineares.

Com o objetivo de se reduzir a grande quantidade de variáveis explicativas nos modelos estimativos, pois há uma grande quantidade de bandas espectrais que são altamente correlacionadas e não acrescentam nas predições, o método de seleção escolhido foi o *Stepwise Forward*, que consiste na varredura de todo os comprimentos de onda (350 - 2500 nm) dos dados de calibração e na hierarquização de suas relevâncias, para explicar as variações nos dados químicos. Desta maneira, o método adicionava novos comprimentos como também removia os de menor prioridade. O parâmetro utilizado pelo software SPSS, nos modelos lineares de regressão automática foi o R^2_{ajustado} . Todos os comprimentos de onda elencados pelo método ao final da varredura foram apresentados na Tabela 4.

Tabela 4 - Comprimentos de onda selecionados por ordem de relevância, segundo a variável química e transformações espectrais

	FR	RC	1Der
C	2137, 1660, 1758, 2244, 1210, 2210, 1837	1624, 1336, 1668, 1610, 2199, 1647, 1840, 1655	914, 987, 1637, 1158, 885, 1804, 1522, 933, 900, 1203, 2319
N	1121, 1139, 1827, 1659, 1547, 1208, 1856, 705	2384, 1317, 1851, 1674, 1820, 1309, 1841, 1363	1292, 1141, 421, 1161, 1643, 1612, 1686, 2174, 1064, 607
P	1908, 1996	1078, 2209, 1312, 405, 2389, 1660, 1120, 1052	905, 1005, 475, 1132, 773, 1174, 1788, 1917, 1335, 481
pH	992, 933, 1027, 1230, 549, 540, 408, 727, 588	1761, 1742, 1779, 1804, 1780, 1154, 1162, 1335, 1626, 1839	1671, 941, 1676, 1829, 658, 1791, 1021, 1810, 606

Em geral, observa-se que os fatores de reflectância não-transformados (FR) demandaram menor quantidade de comprimentos de onda para atingir os maiores coeficientes de determinação ajustados possíveis. Para o carbono (C), os comprimentos de onda em torno de 1650 nm foram selecionados em todas as transformações analisadas, sugerindo que esta é uma região importante para a estimativa desse elemento em crostas biológicas (Tabela 4). Ustin

et al. (2009) encontraram absorção variando de 1450-1920 nm e atribuíram isso a presença de água ou ligações OH compondo a estrutura das CBS.

A recorrência de comprimentos acima de 2000 nm também foi evidenciada nos três conjuntos de dados, em oposição aos comprimentos em torno de 900 nm que só foram relevantes na análise derivativa de primeira ordem (1Der). Estas absorções na região do infravermelho médio, em torno de 2300 nm, pode ser atribuída a presença de lignina ou celulose na composição da CBS (ESCRIBANO *et al.*, 2010).

Quanto ao N, percebe-se que a região do SWIR I foi a mais representativa para este conteúdo, com seleção de bandas a partir de 1000 nm (final do NIR) até 1850 nm. Em FR e 1Der foram selecionados comprimentos aos 705 nm e aos 607 nm, respectivamente. Análises espectrais detalhadas de superfícies com CBS mostraram que a absorção a 679 nm estão relacionadas à presença de carotenóides e clorofila-*a* nas amostras (USTIN *et al.*, 2009; CHAMIZO *et al.*, 2012; RODRÍGUEZ-CABALLERO, ESCRIBANO e CANTÓN, 2014).

O Fósforo foi o mais limitado no que diz respeito à quantidade de comprimentos de ondas úteis, mas há de se ressaltar que sua presença já foi referenciada como de baixa atividade óptica. Houve seleção de comprimentos em torno de 1100 nm, aos 490 nm e 770 nm em RC e 1Der (Tabela 4). Em pesquisas analisando as características de respostas espectrais das CBS verificou-se que, de modo geral, a presença de xantofilas apresenta característica espectral de absorção em uma faixa de comprimento de onda em torno de 470-500 nm (WEBER; HILL, 2016).

Para o pH, observa-se que os principais efeitos desta variação são observados no VIS e no NIR, uma vez que comprimentos de onda entre 408 e 727 nm foram elencados com os mais representativos para FR. Já utilizando RC e 1Der, os comprimentos do SWIR I foram predominantes, sendo mais evidente uma convergência de variáveis explicativas para os 1700 e 1800 nm.

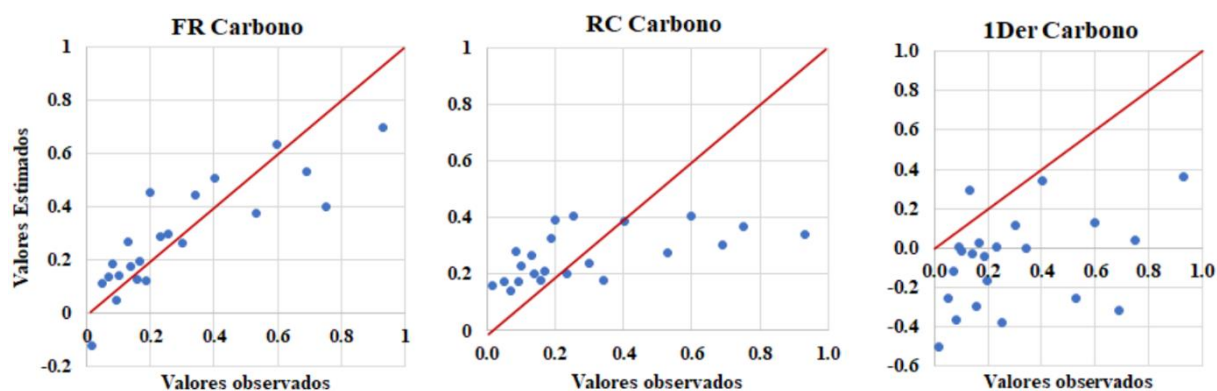
Estes dados estão de acordo com os estudos de Wang *et al.* (2022) que, ao estudar a CBS na reabilitação de solos com sensoriamento remoto proximal, elencaram comprimentos de onda mais importantes para estimativas de pH, aos 1860 nm, e de matéria orgânica, entre 580 nm e 1000 nm e entre 2000 nm e 2400 nm.

7.6 Modelos de Regressão

Os comprimentos de onda selecionados em todas as combinações de dados foram submetidos à construção de equações capazes de receber os valores espectrais (FR, RC ou 1Der) e estimar as concentrações de C, N, P ou pH nas crostas. Apesar dos desafios, os estudos espectrais em crostas biológicas, pode alcançar níveis razoáveis de acerto, sugere-se que tais comprimentos de onda, de fato, são úteis na caracterização das CBS por sensoriamento remoto.

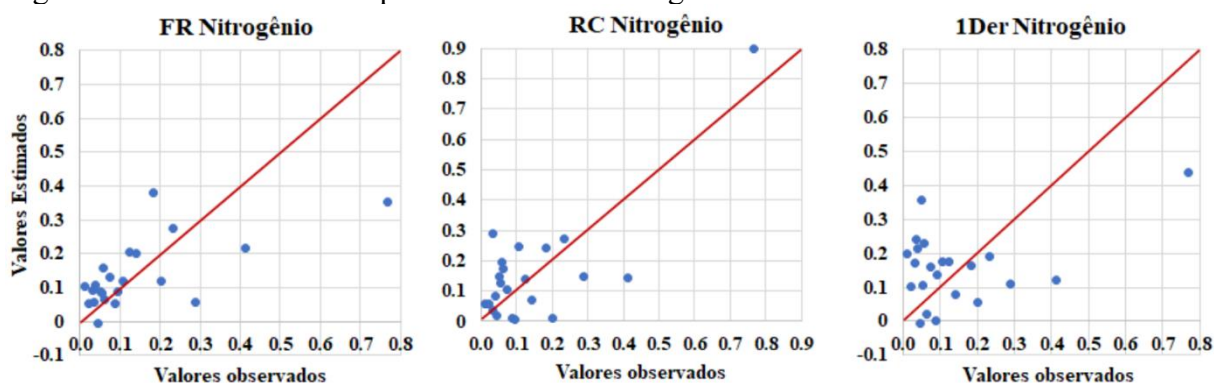
Os modelos lineares com dados de FR para C apresentaram $R^2_{ajustado}$ de 0,679 e RMSE de 0,133 na validação. Como o RMSE apresenta a variação de desvio na mesma unidade dos dados químicos normalizados, estes erros foram razoáveis frente a maior variabilidade que os dados de validação aleatoriamente selecionados possuem (Desvio Padrão Observado = 0,248) (Figura 25). Com a remoção do Contínuo (RC), o desempenho caiu ($R^2_{ajustado} = 0,452$), aproximando os valores de RMSE (0,212) ao desvio padrão observado nos dados de C, durante a validação. A análise derivativa de primeira ordem (1Der) demonstrou baixíssima habilidade em interpretar a estrutura dos dados de C observados. Com é formado por valores em escala centesimal, houve maior disparidade entre os coeficientes até então apresentados. Provavelmente, este foi um dos fatores de o RMSE na validação ser 0,446, estimando valores negativos para concentrações, o que é inaceitável.

Figura 25 - Linha identidade para os dados de Carbono



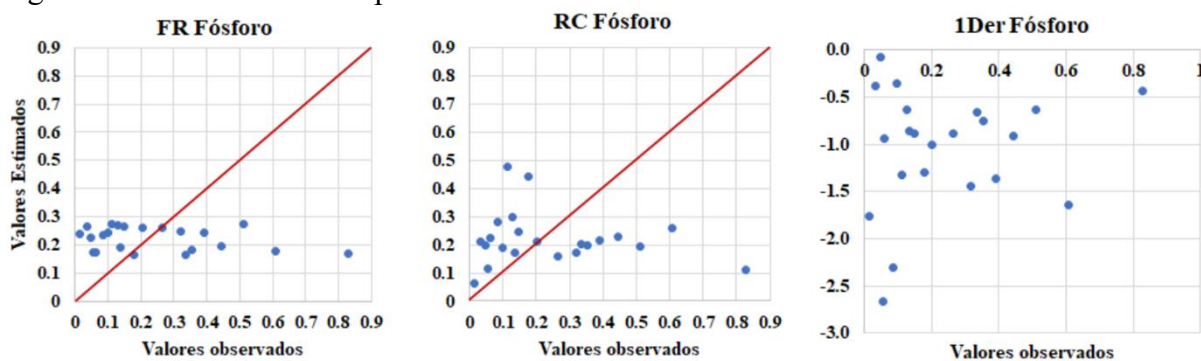
Quando o Nitrogênio é a variável a ser estimada (Figura 26), os modelos envolvendo FR registraram $R^2_{ajustado}$ de 0,488 na calibração e RMSE de 0,127 na validação, frente a um desvio padrão dos dados observados de N de 0,167. Já nos dados RC, esta habilidade é aprimorada, uma vez que, o RMSE na validação atinge valor de 0,117, sendo mais tendencioso a estimar valores menores de concentrações. Já para os dados de 1Der, o valor de RMSE na validação foi de 0,157, o mais elevado entre as estimativas de N.

Figura 26 - Linha identidade para os dados de Nitrogênio



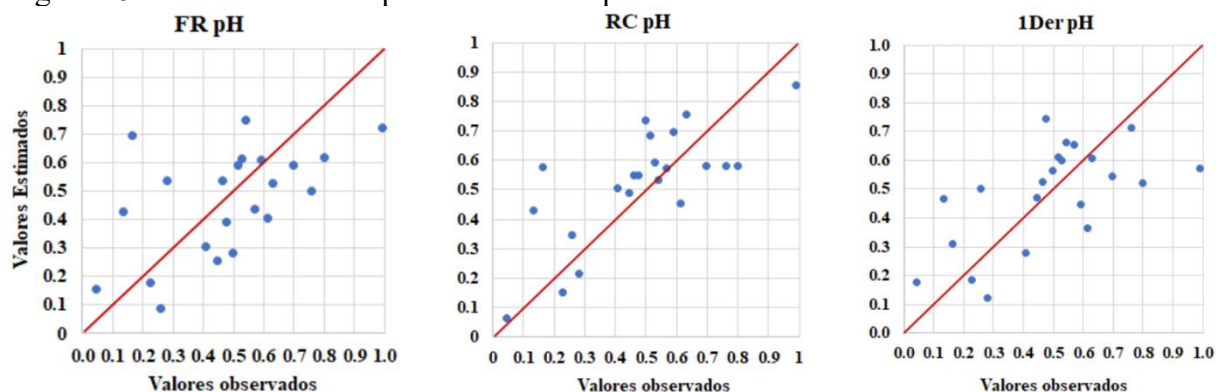
Quando se analisou o Fósforo, observaram-se os conjuntos de dados menos recomendados para métodos estimativos (Figura 27). Modelos lineares mais sofisticados como PLSR também tiveram limitações em seu estudo. Os fatores de reflectância registraram RMSE de 0,223 na validação, valor superior ao desvio padrão observado em P. Além disso, os comprimentos de onda selecionados demonstraram associação pouco relevante, uma vez que, apenas dois comprimentos foram selecionados em FR. Com os dados de RC, mesmo com quantidades superiores de variáveis explicativas, o RMSE foi superior a 0,239. O pior comportamento dos modelos lineares de P veio com os dados de 1Der, cujas estimativas foram tão impertinentes que ratificaram a insensibilidade dos comprimentos de onda selecionados para este elemento em crostas biológicas do solo.

Figura 27 - Linha identidade para os dados de Fósforo



Em se tratando de estudo com o potencial hidrogeniônico, os efeitos espectrais de FR foram coerentes à literatura, apresentando $R^2_{ajustado}$ de 0,568 em fase de calibração, e um RMSE de 0,201 em fase de validação. Quando comparado ao desvio padrão das amostras observadas para o pH (0,226), percebe-se que apesar de pouco precisas, os dados apresentam certa tendência linear (Figura 28).

Figura 28 - Linha identidade para os dados de pH



Fazendo uma análise dos dados após a remoção do contínuo, os melhores resultados deste estudo demonstraram um $R^2_{ajustado}$ de 0,571 e RMSE de validação de 0,159, com tendência linear e maior precisão nas estimativas. Outros resultados, também promissores, foram encontrados nos dados de 1Der, onde o $R^2_{ajustado}$ na calibração foi de 0,718 e RMSE na validação foi 0,182.

CONCLUSÕES

As cianobactérias exercem domínio na colonização da CBS no bioma Caatinga, porém, a participação dos filos *Chloroflexi*, *Proteobacteria* e *Actinobacteria* é relevante na formação da CBS no semiárido.

As classes *Oxyphotobacteria*, *Ktedonobacteria* e *Alphaproteobacteria*, pertencentes aos filos *Cyanobacteria*, *Chloroflexi*, *Proteobacteria*, respectivamente, foram as de maior abundância na CBS na Caatinga. A ordem *Nostocales* foi a de maior destaque.

O potencial funcional ligado aos processos metabólicos mediados pelos grupos microbianos da CBS é dirigido essencialmente à fotossíntese, com contribuição marcante na fixação do carbono.

A CBS presente na Caatinga, pode ser considerada um fator para a reversão da desertificação que atinge essa área, uma vez que as comunidades microbianas da CBS são consideradas engenheiros biogeoquímicos dos ecossistemas desérticos.

Os índices multiespectrais IC e BSCI sugerem que há maior ocorrência de cianobactérias do que líquens nas áreas A1 e A2 analisadas.

Os índices multi e hiperespectrais apresentam potencial para identificar CBS, no caso de Irauçuba, sugerindo uma maior presença de cianobactérias em relação a líquens.

Os modelos estimativos avaliados para as quatro variáveis químicas tiveram performance distintas. O carbono mostrou boa associação com comprimentos de onda aos 1650

nm e típicas de matéria orgânica, sendo recomendado para este elemento o emprego de técnicas mais sofisticadas de regressão linear. N e P apresentaram as menores correlações com os melhores comprimentos de onda selecionados (majoritariamente no SWIR I).

A variável mais promissora foi o pH, que demonstrou linearidade durante as estimativas com dados após a remoção do contínuo (RC) e uma melhor associação aos comprimentos de onda em torno de 1700 e 1800 nm.

Foi possível entender que as análises espectrais ainda precisam superar muitos desafios para serem, cada vez mais, utilizados em investigações mais profundas sobre a constituição bioquímica das crostas biológicas em regiões semiáridas.

Apesar dos resultados serem promissores, ainda há muito a ser feito para se ter uma melhor compreensão do funcionamento da microbiota da CBS no bioma Caatinga. Estratégias como inoculações de cianobactérias nativas nessa área representa, hoje, uma perspectiva esperançosa para programas de recuperação dessas áreas face a desertificação eminente.

Frente ao exposto, é evidente que as CBS cada vez mais passam a ser consideradas como um componente-chave das paisagens de superfície desértica, árida e semiárida, atuando principalmente na regulação dos fluxos de C e N disponíveis, melhorando a fertilidade do solo e contribuindo de forma positiva para reverter a desertificação.

REFERÊNCIAS

- ADESSI, A.; CARVALHO, R. C. de.; PHILIPPIS, R. de.; BRANQUINHO, C.; SILVA, J. M. da. Microbial extracellular polymeric substances improve water retention in dryland biological soil crusts. *Soil Biology and Biochemistry*, v. 116, p. 67-69, 2018.
- ALI, A.; IMRAN, M. Evaluating the potential of red edge position (REP) of hyperspectral remote sensing data for real time estimation of LAI & chlorophyll content of kinnow mandarin (*Citrus reticulata*) fruit orchards. *Scientia Horticulturae*, [S.L.], v. 267, p. 1-11, 2020.
- ALONSO, M. *et al.* Evaluación de los diferentes índices para cartografiar biocostras a partir de información espectral. *Revista de Teledetección*, p. 79-98, 2014.
- AMIN, A.; AHMED, I.; KHALID, N.; KHAN, I. U.; ALI, A.; DAHLAWI, S. M.; LI, W. J. Insights on comparative bacterial diversity between different arid zones of Cholistan Desert, Pakistan. *3 Biotech*, [S.L.], v. 10, 2020.
- ARAÚJO FILHO, J. A. de.; SILVA, N. L. da. Impactos e mitigação do antropismo no núcleo de desertificação de Irauçuba-CE. In: OLIVEIRA, J. G. G. de; SALES, M. C. L. (Org.). *Monitoramento da desertificação em Irauçuba*. Fortaleza: UFC, 2015. p. 21-45. (Estudos da Pós-Graduação).
- ATLAS, M.; BARTHA, R. Microbial evolution and Biodiversity. In: ATLAS, M.; BARTHA, R. *Microbial Ecology*. Menlo Park: Benjamin/Cummings Science, p. 27-57 b, 1998.
- BAO, T.; ZHAO, Y.; YANG, X.; REN, W.; WANG, S. Effects of disturbance on soil microbial abundance in biological soil crusts on the Loess Plateau, China. *Journal of Arid Environments*, [S.L.], v. 163, p. 59-67, 2019.
- BARGER, N. N. *et al.* Patterns and Controls on Nitrogen Cycling of Biological Soil Crusts. In: *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands*. Cham: Springer International Publishing, p. 257–285, 2016.
- BARGER, N. N.; CASTLE, S. C.; DEAN, G. N. Denitrification from nitrogen-fixing biologically crusted soils in a cool desert environment, southeast Utah, USA. *Ecol. Process*. v. 16, p. 1-9, 2013.
- BARLOW, J. *et al.* Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. *Nature*, v. 535, p. 144-147, 2016.
- BATES, S. T.; NASH, T. H.; GARCIA-PICHEL, F. Patterns of diversity for fungal assemblages of biological soil crusts from the southwestern United States. *Mycologia*, v. 104, p. 353-361, 2012.
- BEAUGENDRE, N.; ISSA, O. M.; CHONÉ, A.; CERDAN, O.; DESPRATS, JEAN-FRANÇOIS.; RAJOT, J. L.; SANNIER, C.; VALENTIN, C. Developing a predictive environment-based model for mapping biological soil crust patterns at the local scale in the Sahel. *Catena*, v. 158, p. 250-265, 2017.

BECERRA-ABSALÓN, I.; MUÑOZ-MARTÍN, M. Á.; MONTEJANO, G.; MATEO, P. Differences in the Cyanobacterial Community Composition of Biocrusts from the Drylands of Central Mexico. Are There Endemic Species? *Frontiers In Microbiology*, [S.L.], v. 10, p. 1-21, 2019.

BECHTEL, R.; RIVARD, B.; SÁNCHEZ-AZOFEIFA, A. Spectral properties of foliose and crustose lichens based on laboratory experiments. *Remote Sensing of Environment*, v. 82, p. 389-396, 2002.

BECKER, K.; HARMSSEN, D.; MELLMANN, A.; MEIER, C.; SCHUMANN, P.; PETERS, G.; VON EIFF, C. Development and Evaluation of a Quality-Controlled Ribosomal Sequence Database for 16S Ribosomal DNA-Based Identification of *Staphylococcus* Species. *Journal of Clinical Microbiology*, [S.L.], v. 42, p. 4988-4995, 2004.

BELNAP, J. Crusts: Biological. In: HILLEL, D.; HATFIELD, J. H.; POWLSON, D. S.; BELNAP, J. The potential roles of biological soil crusts in dryland hydrologic cycles. *Hydrol. Process.* v. 20, p. 3159-3178, 2006.

BELNAP, J.; BÜDEL, B. Biological Soil Crusts as Soil Stabilizers. *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands*, p.305-320, 2016.

BELNAP, J.; ELDRIDGE D. Disturbance and recovery of biological soil crusts, biological soil crusts: structure, function, and management. Springer, [S.L.], p. 364-386, 2003.

BELNAP, J.; GARDNER, J. S. Soil microstructure in soils of the Colorado Plateau: the role of the cyanobacterium *Microcoleus vaginatus*. *Great Basin Nat*, [S.L.], v. 53, p. 40-47, 1993.

BELNAP, J.; PHILLIPS, S. L.; MILLER, M. E. Response of desert biological soil crusts to alterations in precipitation frequency. *Oecologia*, [S.L.], v. 141, n. 2, p. 306-316, 2004.

BERGMAN, B. N₂ Fixation by non-heterocystous cyanobacteria. *Fems Microbiology Reviews*, [S.L.], v. 19, p. 139-185, 1997.

BOWKER, M. A. Biological Soil Crust Rehabilitation in Theory and Practice: An Underexploited Opportunity. *Restoration Ecology*, [S.L.], v. 15, p. 13-23, 2007.

BOWKER, M. A.; MAESTRE, F. T.; ELDRIDGE, D.; BELNAP, J.; CASTILLO-MONROY, A.; ESCOLAR, C.; SOLIVERES, S. Biological soil crusts (biocrusts) as a model system in community, landscape and ecosystem ecology. *Biodiversity and Conservation*, [S.L.], v. 23, n. 7, p. 1619-1637, 2014.

BOWKER, M. A.; MAU, R. L.; MAESTRE, F. T.; ESCOLAR, C.; CASTILLO-MONROY, A. P. Functional profiles reveal unique ecological roles of various biological soil crust organisms. *Funct. Ecol*, [S.L.], v. 25, p. 787-795, 2011.

BRASIL - CONSELHO NACIONAL DE SEGURANÇA ALIMENTAR E NUTRICIONAL. PRESIDÊNCIA DA REPÚBLICA.

<http://www4.planalto.gov.br/consea/comunicacao/artigos/2014/caracterizacao-do-semiarido-brasileiro>. Acesso em: 26 jul. 2021.

- BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. Programa de Ação Nacional de Combate à Desertificação e Mitigação dos Efeitos da Seca, PAN-Brasil. Brasília: Secretaria de Recursos Hídricos, 2005.
- BRINDA, J. C.; TOREN, D. R.; SHEVOCK, J. R. *Campylostelium* (Ptychomitriaceae) In the Southwestern United States: *Campylostelium laegerae* sp. nov. and *C. pitardii* new to the americas. Madroño, [S.L.], v. 63, p. 353-358, 2016.
- BÜDEL, B. Microorganisms of Biological Crusts on Soil Surfaces. Springer, 307-323, 2006.
- BÜDEL, B.; DÚLIC, T.; DARIENKO, T.; RYBALKA, N. & FRIEDL, T. Cyanobacteria and Algae of Biological Soil Crusts. In: WEBER, B.; BÜDEL, B.; BELNAP, J. (eds) Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands, Springer Switzerland, p. 55-80, 2016.
- BURGHEIMER, J. *et al.* Ground and space spectral measurements for assessing the semi-arid ecosystem phenology related to CO₂ fluxes of biological soil crusts. Remote Sensing of Environment, v. 101, p. 1-12, 2006.
- CANO-DÍAZ, C.; MAESTRE, F. T.; ELDRIDGE, D. J.; SINGH, B. K.; BARDGETT, R. D.; FIERER, N.; DELGADO-BAQUERIZO, M. Contrasting environmental preferences of photosynthetic and non-photosynthetic soil cyanobacteria across the globe. Global Ecology and Biogeography, [S.L.], v. 29, p. 2025-2038, 2020.
- CANTÓN, Y.; ROMÁN, J. R.; CHAMIZO, S.; RODRÍGUEZ-CABALLERO, E.; MORO, M. J. Dynamics of organic carbon losses by water erosion after biocrust removal. Journal of Hydrology and Hydromechanics, v. 62, p. 258-268, 2014.
- CASTILLO-MONROY, A. P.; MAESTRE, F. T.; DELGADO-BAQUERIZO, M.; GALLARDO, A. Biological soil crusts modulate nitrogen availability in semi-arid ecosystems: insights from a mediterranean grassland. Plant And Soil, [S.L.], v. 333, p. 21-34, 2010.
- CHAMIZO, S.; BELNAP, J.; ELDRIDGE, D. J.; CANTÓN, Y.; ISSA, O. M. The role of biocrusts in arid land hydrology. Pages 321– 346 in Weber, B.; Büdel, B.; Belnap, J. Biological soil crusts: an organizing principle in drylands, 2016.
- CHAMIZO, S.; STEVENS, A.; CANTÓN, Y.; MIRALLES, I.; DOMINGO, F.; VAN WESEMAEL, B. Discriminating soil crust type, development stage and degree of disturbance in semiarid environments from their spectral characteristics. European Journal of Soil Science, v. 63, p. 42-53, 2012.
- CHAMIZO, S.; RODRÍGUEZ-CABALLERO, E.; CANTÓN, Y.; ASENSIO, C.; F. DOMINGO, F. Penetration resistance of biological soil crusts and its dynamics after crust removal: Relationships with runoff and soil detachment. Catena, [s.l.], v. 126, p. 164-172, 2015.
- CHAMIZO, S.; MUGNAI, G.; ROSSI, F.; CERTINI, G.; PHILIPPIS, R. de. Cyanobacteria Inoculation Improves Soil Stability and Fertility on Different Textured Soils: gaining insights for applicability in soil restoration. Frontiers In Environmental Science, [S.L.], v. 6, p. 1-14, 2018.

- CHEN, J.; ZHANG, M. Y.; WANG, L.; SHIMAZAKI, H.; TAMURA, M. A new index for mapping lichen-dominated biological soil crusts in desert areas. *Remote Sensing of Environment*, v. 96, p. 165-175, 2005.
- CHEN, P.; HABOUDANE, D.; TREMBLAY, N.; WANG, J.; VIGNEAULT, P.; LI, B. New spectral indicator assessing the efficiency of crop nitrogen treatment in corn and wheat. *Remote Sensing of Environment*, v.114, p.1987–1997, 2010.
- CHÈNEBY, D.; PHILIPPOT, L.; HARTMANN, A.; HÉNAULT, C.; GERMON, J. C. 16S rDNA analysis for characterization of denitrifying bacteria isolated from three agricultural soils. *Fems Microbiology Ecology*, [S.L.], v. 34, p. 121-128, 2000.
- CLARK, R. N.; ROUSH, T. L. Reflectance spectroscopy: quantitative analysis techniques for remote sensing applications. *J. Geophys. Res.*, Hawaii, v. 89, p. 6329 - 6340, 1984.
- COE, K. K.; SPARKS, J. P.; BELNAP, J. Physiological Ecology of Dryland Biocrust Mosses. *Advances In Photosynthesis and Respiration*, [S.L.], p. 291-308, 2014.
- COELHO-SOUZA, S. A.; ARAÚJO, F. V.; CURY, J. C.; JESUS, H. E.; PEREIRA, G. C.; GUIMARÃES, J. R. D.; PEIXOTO, R. S.; DÁVILA, A. M. R.; ROSADO, A. S. Bacterial and Archaeal Communities Variability Associated with Upwelling and Anthropogenic Pressures in the Protection Area of Arraial do Cabo (Cabo Frio region - RJ). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, [S.L.], v. 87, p. 1737-1750, 2015.
- COLE, J. R.; WANG, Q.; CARDENAS, E.; FISH, J.; CHAI, B.; FARRIS, R. J.; KULAM-SYED-MOHIDEEN, A. S.; MCGARRELL, D. M.; MARSH, T.; GARRITY, G. M. The Ribosomal Database Project: improved alignments and new tools for rRNA analysis. *Nucleic Acids Research*, [S.L.], v. 37, p. 141-145, 2009.
- COLESIE, C.; FELDE, V. J. M. N. L.; BÜDEL, B. Composition and Macrostructure of Biological Soil Crusts. *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands*, p.159-172, 2016.
- CONRAD, R. Microbial ecology of methanogens and methanotrophs. *Advances in Agronomy*, New York, v. 96, p. 1-63, 2007.
- CORDEIRO, A. P. A. *et al.* Regiões homogêneas de vegetação utilizando a variabilidade do NDVI. *Ciência Florestal*, v. 27, p. 883-896, 2017.
- COURADEAU, E.; GIRALDO-SILVA, A.; MARTINI, F de.; GARCIA-PICHEL, F. Spatial segregation of the biological soil crust microbiome around its foundational cyanobacterium, *Microcoleus vaginatus*, and the formation of a nitrogen-fixing cyanosphere. *Microbiome*, [S.L.], v. 7, p. 315-325, 2019.
- COURADEAU, E.; KARAOZ, U.; LIM, H. C.; ROCHA, U. N da.; NORTHEN, T.; BRODIE, E.; GARCIA-PICHEL, F. Bacteria increase arid-land soil surface temperature through the production of sunscreens. *Nature Communications*, [S.L.], v. 7, p. 1-7, 2016.
- DARROUZET-NARDI, A.; REED, S. C.; GROTE, E. E.; BELNAP, J. Patterns of longer-term climate change effects on CO₂ efflux from biocrusted soils differ from those observed in the

short term. *Biogeosciences*, [S.L.], v. 15, p. 4561-4573, 2018.

DEGENS, B. P.; SPARLING, G. P.; ABBOTT, L. K. Increasing the length of hyphae in a sandy soil increases the amount of water-stable aggregates. *Applied Soil Ecology*, [S.L.], v. 3, p. 149-159, 1996.

DELGADO-BAQUERIZO, M.; MAESTRE, F. T.; ELDRIDGE, D. J.; SINGH, B. K. Microsite Differentiation Drives the Abundance of Soil Ammonia Oxidizing Bacteria along Aridity Gradients. *Frontiers In Microbiology*, [S.L.], v. 7, p. 1-11, 2016.

DELGADO-BAQUERIZO, M.; OLIVERIO, A. M.; BREWER, T. E.; BENAVENT-GONZÁLEZ, A.; ELDRIDGE, D. J.; BARDGETT, R. D.; MAESTRE, F. T.; SINGH, B. K.; FIERER, N. A global atlas of the dominant bacteria found in soil. *Science*, [S.L.], v. 359, p. 320-325, 2018.

DEVRIESE, L. A. *et al.* *Staphylococcus pseudintermedius* sp. nov., a coagulase-positive species from animals. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, [S.L.], v. 55, p. 1569-1573, 2005.

DOJANI, S.; KAUFF, F.; WEBER, B.; BÜDEL, B. Genotypic and Phenotypic Diversity of Cyanobacteria in Biological Soil Crusts of the Succulent Karoo and Nama Karoo of Southern Africa. *Microbial Ecology*, [S.L.], v. 67, p. 286-301, 2014.

EDF. Environmental Defense Fund. Disponível em: <https://www.edf.org/climate/methane-crucial-opportunity-climate-fight>. Acesso: 03/11/2021.

EDGAR, L. A.; PICKETT-HEAPS, J. D. Ultrastructural localization of polysaccharides in the motile diatom *Navicula cuspidata*. *Protoplasma*, [S.L.], v. 113, p. 10-22, 1982.

EL-SHATOURY, S. A.; EL-SHENAWY, N. S.; Abd EL-SALAM, I. M. Antimicrobial, antitumor and in vivo cytotoxicity of actinomycetes inhabiting marine shellfish. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, [S.L.], v. 25, p. 1547-1555, 2009.

ENNES, R. Potencial das imagens hiperespectrais orbitais na detecção de componentes opticamente ativos no reservatório de Itapararanga/ Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências e Tecnologia, 125 f - Presidente Prudente, 2008.

ESCRIBANO, P. *et al.* Spectral properties and sources of variability of ecosystem components in a Mediterranean semiarid environment. *Journal of Arid Environments*, v. 74, p. 1041-1051, 2010.

FAIST, A. M.; HERRICK, J. E.; BELNAP, J.; VAN ZEE, J. W.; BARGER, N. N. Biological soil crust and disturbance controls on surface hydrology in a semi-arid ecosystem. *Ecosphere*, v. 8, p. 1-13, 2017.

FARIA, T. de O. *et al.* Surface albedo in different land-use and cover types in Amazon forest region. *Ambiente e Água - An Interdisciplinary Journal of Applied Science*, v. 13, p.1-12, 2018.

FERNANDES, V. M. C.; LIMA, N. M. M de.; ROUSH, D.; RUDGERS, J.; COLLINS, S. L.; GARCIA-PICHEL, F. Exposure to predicted precipitation patterns decreases population size and alters community structure of cyanobacteria in biological soil crusts from the Chihuahuan Desert. *Environmental Microbiology*, [S.L.], v. 20, p. 259-269, 2017.

FERREIRA, P. R. S. CARACTERIZAÇÃO DA DIVERSIDADE BACTERIANA DE SOLOS DA CAATINGA (CEARÁ) DE ÁREAS PRESERVADAS E SOB CONDIÇÕES DE DESERTIFICAÇÃO. 2016. 12 f. Monografia (Especialização) - Curso de Ciências da Natureza, Universidade da Integração Internacional da Lusofonia Afrobrasileira - Unilab, Acarape-CE, 2016.

FERRENBURG, S.; TUCKER, C. L.; REED, S. C. Biological soil crusts: diminutive communities of potential global importance. *Frontiers in Ecology and The Environment*, v. 15, p.160-167, 2017.

FERRENBURG, S.; REED, S. C.; BELNAP, J. Climate change and physical disturbance cause similar community shifts in biological soil crusts. *Proceedings of The National Academy of Sciences*, [S.L.], v. 112, p. 12116-12121, 2015.

FOSTER, G.; ROSS, H. M.; HUTSON, R. A.; COLLINS, M. D. *Staphylococcus lutrae* sp. nov., a New Coagulase-Positive Species Isolated from Otters. *International Journal of Systematic Bacteriology*, [S.L.], v. 47, p. 724-726, 1997.

GARCIA-PICHEL, F.; BELNAP, J. Microenvironments and microscale productivity of cyanobacterial desert crusts. *Journal of Phycology*, [S.L.], v. 32, p. 774-782, 1996.

GARCIA-PICHEL, F.; JOHNSON, S. L.; YOUNGKIN, D.; BELNAP, J. Small-Scale Vertical Distribution of Bacterial Biomass and Diversity in Biological Soil Crusts from Arid Lands in the Colorado Plateau. *Microbial Ecology*, [S.L.], v. 46, p. 312-321, 2003.

GARCIA-PICHEL, F.; LÓPEZ-CORTÉS, A.; NÜBEL, U. Phylogenetic and Morphological Diversity of Cyanobacteria in Soil Desert Crusts from the Colorado Plateau. *Applied And Environmental Microbiology*, [S.L.], v. 67, p. 1902-1910, 2001.

GARCIA-PICHEL, F.; WOJCIECHOWSKI, M. F. The Evolution of a Capacity to Build Supra-Cellular Ropes Enabled Filamentous Cyanobacteria to Colonize Highly Erodible Substrates. *Plos One*, [S.L.], v. 4, p. 1-15, 2009.

GARRITY, G. M.; HOLT, J. G. The Road Map to the manual. *Bergey's Manual® of Systematic Bacteriology*, [S.L.], p. 119-166, 2001.

GIRARD, M. C.; GIRARD, C., M. Processing of Remote Sensing Data, Balkema, 2003. 457p.

GLIME, J. M. Bryophyte Ecology, 2017. Disponível online em: <http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology>

GOMATHY, M.; SABARINATHAN, K. G.; DEVI, T. S.; PANDIYARAJAN, P. Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Glomalin - Super Glue. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, [S.L.], v. 7, p. 2853-2857, 2018.

GROTE, E. E.; BELNAP, J.; HOUSMAN, D. C.; SPARKS, J. P. Carbon exchange in biological soil crust communities under differential temperatures and soil water contents: implications for global change. *Global Change Biology*, [S.L.], v. 16, p. 2763-2774, 2010.

GUERRA, R. A. T. *et al.* *Cadernos CB Virtual: Ciências Biológicas*. UFPB-Virtual para ensino a distância, João Pessoa, Ed. Universitária, 2011. 318 p.

HANADA, S. The Phylum Chloroflexi, the Family Chloroflexaceae, and the Related Phototrophic Families Oscillochloridaceae and Roseiflexaceae. *The Prokaryotes*, [S.L.], v. 5, p. 515-532, 2014.

HANDELSMAN J. Metagenomics: Application of Genomics to Uncultured Microorganisms. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, New York, v. 68, p. 669-685, 2004.

HU, M.; ZHANG, Y.; MA, R.; XUE, K.; CAO, Z.; CHU, Q.; JING, Y. Optimized remote sensing estimation of the lake algal biomass by considering the vertically heterogeneous chlorophyll distribution: study case in Lake Chaohu of China. *Science of the Total Environment*, [S.L.], v. 771, p. 1-11, 2021.

HU, R.; WANG, X. P.; XU, J. S.; ZHANG, Y. F.; PAN, Y. X.; SU, X. The mechanism of soil nitrogen transformation under different biocrusts to warming and reduced precipitation: from microbial functional genes to enzyme activity. *Science of the Total Environment*, [S.L.], v. 722, p. 137-849, 2020.

HUETE, A. *et al.* Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices. *Remote Sensing of Environment*, v. 83, p. 195-213, 2002.

HUGENHOLTZ, P.; STACKEBRANDT, E. Reclassification of *Sphaerobacter thermophilus* from the subclass Sphaerobacteridae in the phylum Actinobacteria to the class Thermomicrobia (emended description) in the phylum Chloroflexi (emended description). *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, [S.L.], v. 54, p. 2049-2051, 2004.

INSTITUTO DE PESQUISA E ESTRATÉGIA ECONÔMICA DO CEARÁ – IPECE 2020. Índice Municipal de Alerta / Instituto de Pesquisa e Estratégia Econômica do Ceará (IPECE) / Fortaleza – Ceará: IPECE, 2020.

JANG, G.; YI, K.; PIRES, N. D.; MENAND, B.; DOLAN, L. RSL genes are sufficient for rhizoid system development in early diverging land plants. *Development*, [S.L.], v. 138, p. 2273-2281, 2011.

KARNIELI, A. *et al.* Development and implementation of spectral crust index over dune sands. *International Journal of Remote Sensing*, v. 18, p. 1207-1220, 1997.

KARNIELI, A.; GABAI, A.; ICHOKU, C.; ZAADY, E.; SHACHAK, M. Temporal dynamics of soil and vegetation spectral responses in a semi-arid environment. *Int. J. Remote Sens.* v. 23, p. 4073-4087, 2002.

KARNIELI, A.; KOKALY, R.; WEST, N. E.; CLARK, R. N. Remote sensing of biological soil crusts. In: Belnap, J., Lange, O. (Eds.), *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*, Berlin, p.431-455, 2001.

KARSTEN, U.; HOLZINGER, A. Green algae in alpine biological soil crust communities: acclimation strategies against ultraviolet radiation and dehydration. *Biodiversity And Conservation*, [S.L.], v. 23, p. 1845-1858, 2014.

KERSTERS, K.; VOS, P de.; GILLIS, M.; SWINGS, J.; VANDAMME, P.; STACKEBRANDT, E. Introduction to the Proteobacteria. *The Prokaryotes*, [S.L.], p. 3-37, 2006.

KRUSE, F. A. *et al.* Expert system-based mineral mapping in northern Death Valley, California/Nevada, using the Airbone Visible/Infrared Imaging Spectrometer (AVIRIS). *Remote Sensing of Environment*, St. Paul, v.44, n. 2-3, p. 309 – 336, 1993.

KUMAR, K.; MELLA-HERRERA, R. A.; GOLDEN, J. W. Cyanobacterial Heterocysts. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, [S.L.], v. 2, p. 1-19, 2010.

KUSKE, C. R.; YEAGER, C. M.; JOHNSON, S.; TICKNOR, L. O.; BELNAP, J. Response and resilience of soil biocrust bacterial communities to chronic physical disturbance in arid shrublands. *The Isme Journal*, [S.L.], v. 6, p. 886-897, 2012.

LAPIS-Laboratório de Análise e Processamento de Imagens e Satélites (Lapis - Ufal), 2019.

LASKOWSKI, S. P. Sensoriamento Remoto Orbital e Cartografia Derivada para Florestas e Meio Ambiente. Curitiba: III Seminário de Geoprocessamento Aplicado, 2011. 71 slides, color.

LÁZARO, R.; MORA, J. Sediment content and chemical properties of water runoff on biocrusts in drylands. *Biologia*, v. 69, p.1539-1554, 2014.

LI, J. Y.; JIN, X. Y.; ZHANG, X. C.; CHEN, L.; LIU, J. L.; ZHANG, H. M.; ZHANG, X.; ZHANG, Y. F.; ZHAO, J. H.; MA, Z. S. Comparative metagenomics of two distinct biological soil crusts in the Tengger Desert, China. *Soil Biology and Biochemistry*, [S.L.], v. 140, p. 1-12, 2020.

LI, X. R.; JIA, R. L.; ZHANG, Z. S.; ZHANG, P.; HUI, R. Hydrological response of biological soil crusts to global warming: a ten-year simulative study. *Global Change Biology*, [S.L.], v. 24, n. 10, p. 4960-4971, 2018.

LIMA, M. da S. de. ANÁLISE PROTEÔMICA, POTENCIAL DE BIODEGRADAÇÃO E FORMAÇÃO DE BIOFILME DE *Burkholderia* SMF090 SOB TRATAMENTO COM GASOLINA COMERCIAL. 2013. 67 f. Dissertação (Mestrado) - Curso de Biotecnologia, Universidade Federal do Ceará, Sobral - Ce, 2013.

LIU, Y.; ZHAO, L.; WANG, Z.; LIU, L.; ZHANG, P.; SUN, J.; WANG, B.; SONG, G.; LI, X. Changes in functional gene structure and metabolic potential of the microbial community in biological soil crusts along a revegetation chronosequence in the Tengger Desert. *Soil Biology and Biochemistry*, [S.L.], v. 126, p. 40-48, 2018.

- LIU, Y.R., DELGADO-BAQUERIZO, M., TRIVEDI, P., HE, J.Z., WANG, J.T., SINGH, B.K. Identity of biocrust species and microbial communities drive the response of soil multifunctionality to simulated global change. *Soil Biol. Biochem.*, [S.L.], v. 107, p. 208-217, 2017.
- LIAO, J.; CAO, X.; ZHAO, L.; WANG, J.; GAO, Z.; WANG, M. C.; HUANG, Y. The importance of neutral and niche processes for bacterial community assembly differs between habitat generalists and specialists. *Fems Microbiology Ecology*, [S.L.], v. 92, p. 1-12, 2016.
- LONG, H.; WU, X.; WANG, Y.; YAN, J.; GUO, X.; AN, X.; ZHANG, Q.; LI, Z.; HUO, G. Effects of revegetation on the composition and diversity of bacterial and fungal communities of sandification land soil, in Southern China. *Environmental Monitoring and Assessment*, [S.L.], v. 193, p. 1-10, 2021.
- LOUCA, S.; PARFREY, L. W.; DOEBELI, M. Decoupling function and taxonomy in the global ocean microbiome. *Science*, [S.L.], v. 353, p. 1272-1277, 2016.
- LOZUPONE, C.; KNIGHT, R. UniFrac: a new phylogenetic method for comparing microbial communities. *Applied And Environmental Microbiology*, [S.L.], v. 71, p. 8228-8235, 2020.
- LUO, Z.; LIU, J.; ZHAO, P.; JIA, T.; LI, C.; CHAI, B. Biogeographic Patterns and Assembly Mechanisms of Bacterial Communities Differ Between Habitat Generalists and Specialists Across Elevational Gradients. *Frontiers In Microbiology*, [S.L.], v. 10, p. 1-14, 2019.
- MACHADO DE LIMA, N. M.; FERNANDES, V. M. C.; ROUSH, D.; AYUSO, S. V.; RIGONATO, J.; GARCIA-PICHEL, F.; BRANCO, L. H. Z. The Compositionally Distinct Cyanobacterial Biocrusts from Brazilian Savanna and Their Environmental Drivers of Community Diversity. *Frontiers In Microbiology*, [S.L.], v. 10, p. 1-10, 2019.
- MACHADO DE LIMA, N. M.; MUÑOZ-ROJAS, M.; VÁZQUEZ-CAMPOS, X.; BRANCO, L. H. Z. Biocrust cyanobacterial composition, diversity, and environmental drivers in two contrasting climatic regions in Brazil. *Geoderma*, [S.L.], v. 386, p. 1-11, 2021.
- MAESTRE, F. T.; ESCOLAR, C. BARDGETT, R. D.; DUNGAIT, J. A. J. GOZALO, B.; OCHOA, V. Warming reduces the cover and diversity of biocrust-forming mosses and lichens, and increases the physiological stress of soil microbial communities in a semi-arid *Pinus halepensis* plantation. *Frontiers in Microbiology*, v. 6, p.1-12, 2015.
- MAESTRE, F. T.; ESCOLAR, C.; GUEVARA, M. L de.; QUERO, J. L.; LÁZARO, R.; DELGADO-BAQUERIZO, M.; OCHOA, V.; BERDUGO, M.; GOZALO, B.; GALLARDO, A. Changes in biocrust cover drive carbon cycle responses to climate change in drylands. *Global Change Biology*, [S.L.], v. 19, n. 12, p. 3835-3847, 2013.
- MAIER, *et al.* Bacteria and non-lichenized fungi within biological soil crusts. In: WEBER, B. BÜDEL, B., BELNAP, J. (Eds.), *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands*. Springer, Switzerland, p. 81–100, 2016.
- MARIADASSOU, M.; PICHON, S.; EBERT, D. Microbial ecosystems are dominated by specialist taxa. *Ecology Letters*, [S.L.], v. 18, p. 974-982, 2015.

- MARTINS, M. C. B. Aplicações biotecnológicas de compostos obtidos dos líquens. 2013. 301 f. Tese (Doutorado) - Curso de Bioquímica e Fisiologia, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2013.
- MARUSENKO, Y.; BATES, S.; ANDERSON, I.; JOHNSON, S. L.; SOULE, T.; GARCIA-PICHEL, F. Ammonia-oxidizing archaea and bacteria are structured by geography in biological soil crusts across North American arid lands. *Ecological Processes*, v. 2, p. 1-10, 2013.
- MASSON-BOIVIN, C.; GIRAUD, E.; PERRET, X.; BATUT, J. Establishing nitrogen-fixing symbiosis with legumes: how many rhizobium recipes? *Trends in Microbiology* v. 17, p. 458-466, 2009.
- MEER, F.; VAN DER. Spectral curve shape matching with a continuum removal CCSM algorithm. *International Journal of Remote Sensing*. v. 21, p. 3179-3185, 2000.
- MENDES, L. W.; BROSSI, M. J. de L.; KURAMAE, E. E.; TSAI, S. M. Land-use system shapes soil bacterial communities in Southeastern Amazon region. *Applied Soil Ecology*, [S.L.], v. 95, p. 151-160, 2015.
- MILITON, C.; BOUCHER, D.; VACHELARD, C.; PERCHET, G.; BARRA, V.; TROQUET, J.; PEYRETAILLADE, E.; PEYRET, P. Bacterial community changes during bioremediation of aliphatic hydrocarbon-contaminated soil. *FEMS Microbiology Ecology*, v. 74, p. 669-681, 2010.
- MIRALLES, I.; SORIA, R.; LUCAS-BORJA, M. E.; SORIANO, M.; ORTEGA, R. Effect of biocrusts on bacterial community composition at different soil depths in Mediterranean semi-arid ecosystems. *Science of The Total Environment*, [S.L.], v. 733, p. 138613, 2020.
- MMA. Ministério do Meio Ambiente. Atlas de áreas susceptíveis a desertificação no Brasil. Santana, M.O. (Org.). Brasília: MMA, 2007. 134 p.
- MMA. Ministério do Meio Ambiente. Programa de Ação Nacional de Combate à Desertificação e Mitigação dos Efeitos da Seca PAN-Brasil. Brasília: MMA, 2005. 242 p.
- MONTEIRO, P. F. C. Efeitos das lâminas de irrigação e da adubação nitrogenada no comportamento espectral da cultura do feijão. 2009. 183 f. Tese (doutorado) – Curso de Engenharia de Biosistemas, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba-SP, 2009.
- MOREIRA, J. V. Caracterização molecular da comunidade bacteriana associada à crosta biológica do solo no bioma caatinga. 2021. 40 f. Monografia - Curso de Graduação em Agronomia, Universidade Federal do Ceará-UFC, Fortaleza, 2021.
- MUÑOZ-MARTÍN, M. Á.; BECERRA-ABSALÓN, I.; PERONA, E.; FERNÁNDEZ-VALBUENA, L.; GARCIA-PICHEL, F.; MATEO, P. Cyanobacterial biocrust diversity in Mediterranean ecosystems along a latitudinal and climatic gradient. *New Phytologist*, [S.L.], v. 221, p. 123-141, 2018.

NOLTE, F. S.; CALIENDO, A. M. Molecular detection and identification of microorganisms, p.234-256. In: MURRAY P.R.; BARON, E. J.; JORGENSEN, J. H.; PFALLER, M. A.; YOLKEN, R. H. (Eds), Manual of Clinical Microbiology. 8th ed. ASM Press, Washington, 2003.

NOVAIS, R. F.; ALVAREZ V. V. H.; BARROS, N. F.; FONTES, R. L. F.; CANTARUTTI, R. B.; NEVES, J. C. L. Fertilidade do Solo. Viçosa, 2007.

NOVO, E. M. L. de M. Sensoriamento Remoto: princípios e aplicações. 4ª ed. 387p. – São Paulo: Blucher, 2012.

OLIVEIRA, M. R. R de. USO DE SENSORIAMENTO REMOTO HIPERESPECTRAL NA CARACTERIZAÇÃO DA CULTURA DO ALGODOEIRO (*Gossypium hirsutum* L.). 2019. 148 f. Dissertação (Mestrado) - Curso de Mestrado em Engenharia Agrícola, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2019.

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

PATZELT, D. J.; HODAČ, L.; FRIEDL, T.; PIETRASIAK, N.; JOHANSEN, J. R. Biodiversity of soil cyanobacteria in the hyper-arid Atacama Desert, Chile. Journal of Phycology, [S.L.], v. 50, p. 698-710, 2014.

PEREIRA, A. P de A.; LIMA, L. A. L.; BEZERRA, W. M.; PEREIRA, M. Leite.; NORMANDO, L. R. O.; MENDES, L. W.; OLIVEIRA, J. G. B.; ARAÚJO, A. S. F.; MELO, V. M. M. Grazing exclusion regulates bacterial community in highly degraded semiarid soils from the Brazilian Caatinga biome. Land Degradation & Development, [S.L.], v. 32, p. 2210-2225, 2021.

PINKER, R. T.; KARNIELI, A. Characteristic spectral reflectance of a semi-arid environment. International Journal of Remote Sensing, v. 16, p. 1341-1363, 1995.

PISA, G.; MAGNANI, G. S.; WEBER, H.; SOUZA, E. M.; FAORO, H.; MONTEIRO, R. A.; DAROS, E.; BAURA, V.; BESPALHOK, J. P.; PEDROSA, F. O. Diversity of 16S rRNA genes from bacteria of sugarcane rhizosphere soil. Brazilian Journal of Medical and Biological Research, [S.L.], v. 44, p. 1215-1221, 2011.

PIZARRO, M. A.; FERNANDES, D. Determinação de membros de referência em dados hiperespectrais pelo método da máxima entropia. Revista Brasileira de Cartografia. Nº 59/03, 2007.

PEDRINHO, A.; MENDES, L. W.; MERLOTI, L. F.; ANDREOTE, F. D.; TSAI, S. M. The natural recovery of soil microbial community and nitrogen functions after pasture abandonment in the Amazon region. Fems Microbiology Ecology, [S.L.], v. 96, p. 1-12, 2020.

POINTING, S. B. Hypolithic Communities. Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands, [S.L.], v. 226, p. 199-213, 2016.

PUSHKAREVA, E.; PESSI, I. S.; NAMSARAEV, Z.; MANO, MARIE-JOSE.; ELSTER, J.; WILMOTTE, A. Cyanobacteria inhabiting biological soil crusts of a polar desert: Sor Rondane Mountains, Antarctica. *Systematic and Applied Microbiology*, v. 41, p. 363-373, 2018.

QI, J.; LIU, Y.; WANG, Z.; ZHAO, L.; ZHANG, W.; WANG, Y.; LI, X. Variations in microbial functional potential associated with phosphorus and sulfur cycling in biological soil crusts of different ages at the Tengger Desert, China. *Applied Soil Ecology*, [S.L.], v. 165, p. 1-7, 2021.

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

RACHID, C. T.; SANTOS, A. L.; PICCOLO, M. C.; BALIEIRO, F. C.; COUTINHO, H. L. C.; PEIXOTO, R. S. Effect of sugarcane burning or green harvest methods on the Brazilian cerrado soil bacterial community structure. *PLoS ONE*, Berkeley, v. 8, p. 1-8, 2013.

RASTOGI, R. P.; INCHAROENSAKDI, A. Characterization of UV-screening compounds, mycosporine-like amino acids, and scytonemin in the cyanobacterium *Lyngbya* sp. CU₂₅₅₅. *Fems Microbiology Ecology*, [S.L.], v. 87, p. 244-256, 2013.

REED, S. C.; DELGADO-BAQUERIZO, M.; FERRENBURG, S. Biocrust science and global change. *New Phytologist*, [S.L.], v. 223, p. 1047-1051, 2019.

REED, S. C.; MAESTRE, F. T.; OCHOA-HUESO, R. *et al.* Biocrusts in the Context of Global Change. *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands*, [s.l.], p. 451-476, 2016.

REN, Y.; HUANG, W.; YE, H.; ZHOU, X.; MA, H.; DONG, Y.; SHI, Y.; GENG, Y.; HUANG, Y.; JIAO, Q. Quantitative identification of yellow rust in winter wheat with a new spectral index: development and validation using simulated and experimental data. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, [S.L.], v. 102, p. 102-384, 2021.

REVIERS, B. de. *Biologia e Filogenia de Algas*. São Paulo: Editora Artmed. 2006.

RAMETTE, Alban. Multivariate analyses in microbial ecology. *Fems Microbiology Ecology*, [S.L.], v. 62, p. 142-160, 2007.

RINDI, F. Diversity, Distribution and Ecology of Green Algae and Cyanobacteria in Urban Habitats. *Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology*, [s.l.], p.619-638, 2007.

RODRIGUES, J. L. M.; PELLIZARI, V. H.; MUELLER, R.; BAEK, K.; JESUS, E. D. C.; PAULA, F. S.; MIRZA, B.; HAMAOU, G. S.; TSAI, S. M.; FEIGL, B. Conversion of the Amazon rainforest to agriculture results in biotic homogenization of soil bacterial communities. *Proceedings of The National Academy of Sciences*, [S.L.], v. 110, p. 988-993, 2013.

RODRIGUEZ-CABALLERO, E.; BELNAP, J.; BÜDEL, B.; CRUTZEN, P. J.; ANDREAE, M. O.; PÖSCHL, U.; WEBER, B. Dryland photoautotrophic soil surface communities endangered by global change. *Nature Geoscience*, [S.L.], v. 11, p. 185-189, 2018.

- RODRÍGUEZ-CABALLERO, E.; CANTÓN, Y.; CHAMIZO, S.; R. LÁZARO, R.; ESCUDERO, A. Soil loss and runoff in semiarid ecosystems: a complex interaction between biological soil crusts, micro-topography, and hydrological drivers. *Ecosistemas*, v. 16, p. 529-546, 2013.
- RODRÍGUEZ-CABALLERO, E.; ESCRIBANO, P.; CANTÓN, Y. Advanced image processing methods as a tool to map and quantify different types of biological soil crust. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, [s.l.], v. 90, p. 59-67, 2014.
- RODRÍGUEZ-CABALLERO, E.; KNERR, T.; WEBER, B. Importance of biocrusts in dryland monitoring using spectral indices. *Remote Sensing of Environment*, v. 170, p. 32-39, 2015.
- RONCERO-RAMOS, B.; MUÑOZ-MARTÍN, M. A.; CANTÓN, Y.; CHAMIZO, S. RODRÍGUEZ-CABALLERO, E. MATEO, P. Land degradation effects on composition of pioneering soil communities: An alternative successional sequence for dryland cyanobacterial biocrusts. *Soil Biology and Biochemistry*, [s.l.], v. 146, 2020.
- ROSENRETER, R.; BOWKER, M.; BELNAP, J. A Field Guide to Biological Soil Crusts of Western U.S. Drylands. U.S. Government Printing Office, Denver, Colorado (2007).
- ROSENRETER, R.; ELDRIDGE, D. J.; WESTBERG, M.; WILLIAMS, L.; GRUBE, M. Structure, Composition, and Function of Biocrust Lichen Communities. *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands*, [S.L.], p. 121-138, 2016.
- ROSSI, F.; MUGNAI, G.; PHILIPPIS, R. de. Complex role of the polymeric matrix in biological soil crusts. *Plant and Soil*, v. 429, p. 19-34, 2017.
- ROUSE, J. W. *et al.* Monitoring vegetation systems in the Great Plains with ERTS. Third ERTS Symposium.v.1. p. 309-317, 1973.
- ROZENSTEIN, O.; KARNIELI, A. Identification and characterization of Biological Soil Crusts in a sand dune desert environment across Israel–Egypt border using LWIR emittance spectroscopy. *Journal of Arid Environments*, v. 112, p. 75-86, 2015.
- RUDORFF, C. M.; NOVO, E. M. L. M.; GALVÃO, L. S. Spectral mixture analysis of inland tropical Amazon floodplain waters using EO-1 Hyperion. In: *Geoscience and Remote Sensing Symposium*, Denver, USA. IEEE International, 2006.
- SANCHO, L. G. *et al.* Carbon Budgets of Biological Soil Crusts at Micro-, Meso-, and Global International Publishing, p. 287–304, 2016.
- SANTOS, C. A. C. dos. *et al.* Obtenção de Parâmetros Ambientais na Região Semiárida da Paraíba por Dados MODIS. *Revista Brasileira de Meteorologia*, v. 32, p. 633-647, 2017.
- SANTOS, J. C.; LEAL, I. R.; ALMEIDA-CORTEZ, J. S.; FERNANDES, G. W.; TABARELLI, M. Caatinga: the scientific negligence experienced by a dry tropical forest. *Tropical Conservation Science*, [S.L.], v. 4, p. 276-286, 2011.

SASAKI, T.; KIKUCHI, K.; TANAKA, Y.; TAKAHASHI, N.; KAMATA, S.; HIRAMATSU, K. Reclassification of Phenotypically Identified *Staphylococcus intermedius* Strains. *Journal of Clinical Microbiology*, [S.L.], v. 45, p. 2770-2778, 2007.

SAVIN, I. Y.; SHISHKONAKOVA, E. A.; PRUDNIKOVA, E. Y.; VINDEKER, G. V.; GRUBINA, P. G.; SHARYCHEV, D. V.; SCHEPOTIEV, V. N.; VERNIUK, Y. I.; ZHOGOLEV, A. V. About effect of weeds on spectral reflectance properties of winter wheat canopy. *Agricultural Biology*, v. 55, p. 53-65, 2020.

SEMRAU, J.D.; *et al.* Methanotrophs and copper. *FEMS Microbiology Reviews*, Amsterdam, v. 34, p. 496-531, 2010.

SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. *Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America*. Springer, Switzerland, 2017.

SINGH, S. Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. *Environmental Conservation*, v. 25, p. 1-2, 1998.

SOKA, G.; RITCHIE, M. Arbuscular mycorrhizal symbiosis and ecosystem processes: prospects for future research in tropical soils. *Open Journal of Ecology*, [S.L.], v. 04, p. 11-22, 2014.

SOUZA, R. B. de. *Sensoriamento Remoto: Conceitos fundamentais e plataformas*. Centro Regional Sul de Pesquisas Espaciais, CRS – INPE. Santa Maria, RS, Brasil, 2010.

SPEIRS, L. B. M.; RICE, D. T. F.; PETROVSKI, S.; SEVIOUR, R. J. The Phylogeny, Biodiversity, and Ecology of the Chloroflexi in Activated Sludge. *Frontiers In Microbiology*, [S.L.], v. 10, p. 1-28, 2019.

STEVEN, B.; BELNAP, J.; KUSKE, C. R. Chronic Physical Disturbance Substantially Alters the Response of Biological Soil Crusts to a Wetting Pulse, as Characterized by Metatranscriptomic Sequencing. *Frontiers In Microbiology*, [S.L.], v. 9, p. 1-17, 2018.

STEVEN, B.; KUSKE, C. R.; GALLEGOS-GRAVES, L. V.; REED, S. C.; BELNAP, J. Climate Change and Physical Disturbance Manipulations Result in Distinct Biological Soil Crust Communities. *Applied And Environmental Microbiology*, [S.L.], v. 81, p. 7448-7459, 2015.

STRAUSS, S. L.; DAY, T. A.; GARCIA-PICHEL, F. Nitrogen cycling in desert biological soil crusts across biogeographic regions in the Southwestern United States. *Biogeochemistry*, v. 108, p.171-182, 2016.

SZYJA, M.; MENEZES, A. G de S.; OLIVEIRA, F. D. A.; LEAL, I.; TABARELLI, M.; BÜDEL, B.; WIRTH, R. Neglected but Potent Dry Forest Players: ecological role and ecosystem service provision of biological soil crusts in the human-modified caatinga. *Frontiers In Ecology and Evolution*, [S.L.], v. 7, p. 1-18, 2019.

TEIXEIRA, P.C.; DONAGEMMA, G.K.; FONTANA, A.; TEIXEIRA, W.G.; (Eds.) *Manual de Métodos de Análise de Solo*. 3^a ed. Distrito Federal: Embrapa, 573 p. 2017.

TISDALL, J. M. Fungal hyphae and structural stability of soil. *Soil Research*, [S.L.], v. 29, p. 729, 1991.

TORSVIK, V.; GOKSOYR, J.; DAAE, F.L. High diversity in DNA of soil bacteria. *Applied and Environmental Microbiology*, Washington, v.56, p. 782-787, 1990.

USTIN, S. L. *et al.* Remote sensing of biological soil crust under simulated climate change manipulations in the Mojave Desert. *Remote Sensing of Environment*, v. 113, p.317-328, 2009.

VIEIRA, R. M. S. P.; TOMASELLA, J.; ALVALÁ, R. C. S.; SESTINI, M. F.; AFFONSO, A. G.; RODRIGUEZ, D. A.; BARBOSA, A. A.; CUNHA, A. P. M. A.; VALLES, G. F.; CREPANI, E. Identifying areas susceptible to desertification in the Brazilian northeast. *Solid Earth*, [S.L.], v. 6, p. 347-360, 2015.

WANG, J.; HU, X.; SHI, T.; HE, L.; HU, W.; WU, G. Assessing toxic metal chromium in the soil in coal mining areas via proximal sensing: Prerequisites for land rehabilitation and sustainable development. *Geoderma*, [S.L.], v. 405, p.1-14, 2022.

WANG, W.; WANG, Y.; SHU, X.; ZHANG, Q. Physiological responses of soil crust-forming cyanobacteria to diurnal temperature variation. *Journal of Basic Microbiology*, [S.L.], v. 53, p. 72-80, 2013.

WANG, Z.; WANG, Y.; ZHANG, W.; LIU, Y.; GAO, T. Potential complementary functions among bacteria, fungi, and archaea involved in carbon cycle during reversal of desertification. *Land Degradation and Development*, [S.L.], v. 32, p. 1581-1587, 2020.

WARREN, S. D. Role of biological soil crusts in desert hydrology and geomorphology Implications for military training operations. *Military Geosciences in The Twenty-First Century*, [S.L.], v. 22, p. 177-186, 2014.

WARREN, S. D.; CLAIR, L. L.; STARK, L. R.; LEWIS, L. A.; POMBUBPA, N.; KURBESSOIAN, T.; STAJICH, J. E.; AANDERUD, Z. T. Reproduction and Dispersal of Biological Soil Crust Organisms. *Frontiers In Ecology and Evolution*, [S.L.], v. 7, p. 1-17, 2019.

WEBBER, C. L. Características e morfologias de crostas biológicas de solo em areas do sudoeste do Rio Grande do Sul. 2016. 137 f. Dissertação (Mestrado) - Curso de Geografia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2016.

WEBER, B.; HILL, J. Remote Sensing of Biological Soil Crusts at Different Scales. *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands*, p. 215-234, 2016.

WEBER, B.; OLEHOWSKI, C.; KNERR, T.; HILL, J.; DEUTCHEWITZ, K.; WESSELS, D. C. J.; EITEL, B.; BÜDEL, B. A new approach for mapping of Biological Soil Crusts in semidesert areas with hyperspectral imagery. *Remote Sensing of Environment*, v. 112, p. 2187-2201, 2008.

WHITTON, B. A.; POTTS, M. *The Ecology of Cyanobacteria: Their Diversity in Time and Space*. New York, NY: Kluwer Academic Publishers, 2000.

WILLIAMS, L.; LOEWEN-SCHNEIDER, K.; MAIER, S.; BÜDEL, B. Cyanobacterial diversity of western European biological soil crusts along a latitudinal gradient. *Fems Microbiology Ecology*, [S.L.], v. 92, p. 1-9, 2016.

WILSEY, B.J., CHALCRAFT, D.R., BOWLES, C.M. & WILLIG, M.R. Relationships among indices suggest that richness is an incomplete surrogate for grassland biodiversity. *Ecology*, [S.L.], v. 86, p. 1178-1184, 2005.

WOESE, C. R.; KANDLER, O.; WHEELIS, M. L. Towards a natural system of organisms: proposal for the domains archaea, bacteria, and eucarya. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, [S.L.], v. 87, p. 4576-4579, 1990.

WU, W. The Generalized Difference Vegetation Index (GDVI) for Dryland Characterization. *Remote Sensing*, v. 6, p.1211-1233, 2014.

XU, L.; ZHANG, B.; WANG, E.; ZHU, B.; YAO, M.; CHAONAN, L.; LI, X. Soil total organic carbon/total nitrogen ratio as a key driver deterministically shapes diazotrophic community assemblages during the succession of biological soil crusts. *Soil Ecol. Lett.*, [S.L.], p. 1-14, 2021.

XUE, L.; REN, H.; LI, S.; LENG, X.; YAO, X. Soil Bacterial Community Structure and Co-occurrence Pattern during Vegetation Restoration in Karst Rocky Desertification Area. *Frontiers In Microbiology*, [S.L.], v. 8, p. 1-11, 2017.

YAMADA, T.; SEKIGUCHI, Y.; IMACHI, H.; KAMAGATA, Y.; OHASHI, A.; HARADA, H. Diversity, Localization, and Physiological Properties of Filamentous Microbes Belonging to Chloroflexi Subphylum I in Mesophilic and Thermophilic Methanogenic Sludge Granules. *Applied and Environmental Microbiology*, [S.L.], v. 71, p. 7493-7503, 2005.

YANG, B.; GONG, J.; ZHANG, Z.; LI, X.; WANG, B.; ZHU, C.; SHI, J.; ZHANG, W.; YUE, K. Spatial variation of carbon turnover time and carbon uptake in a Chinese desert steppe ecosystem. *Ecological Indicators*, [S.L.], v. 112, p. 1-12, 2020.

YAN-GUI, S.; XIN-RONG, L.; YING-WU, C.; ZHI-SHAN, Z.; YAN, L. Carbon fixation of cyanobacterial-algal crusts after desert fixation and its implication to soil organic carbon accumulation in desert. *Land Degradation & Development*, [s.l.], v. 24, p. 342-349, 2011.

ZAADY, E.; BEN-DAVID, E. A.; SHER, Y.; TZIRKIN, R.; NEJIDAT, A. Inferring biological soil crust successional stage using combined PLFA, DGGE, physical and biophysiological analyses. *Soil Biol Biochem*, v. 42, p. 842-849, 2010.

ZHANG, B.; ZHANG, Y.; LI, X.; ZHANG, Y. Successional changes of fungal communities along the biocrust development stages. *Biology And Fertility of Soils*, [S.L.], v. 54, n. 2, p. 285-294, 2018.

ZHANG, Y. M.; CHEN, J.; WANG, L.; WANG, X. Q.; GU, Z. H. The spatial distribution patterns of biological soil crusts in the Gurbantunggut Desert, Northern Xinjiang, China. *Journal of Arid Environments*, [S.L.], v. 68, p. 599-610, 2007.

ZHANG, Y.; CAO, C.; CUI, Z.; QIAN, W.; LIANG, C.; WANG, C. Soil bacterial community restoration along a chronosequence of sand-fixing plantations on moving sand dunes in the

Horqin sandy land in northeast China. *Journal of Arid Environments*, [S.L.], v. 165, p. 81-87, 2019.

ZHAO, L.; LIU, Y.; WANG, Z.; YUAN, S.; QI, J.; ZHANG, W.; WANG, Y.; LI, X. Bacteria and fungi differentially contribute to carbon and nitrogen cycles during biological soil crust succession in arid ecosystems. *Plant And Soil*, [S.L.], v. 447, p. 379-392, 2020.

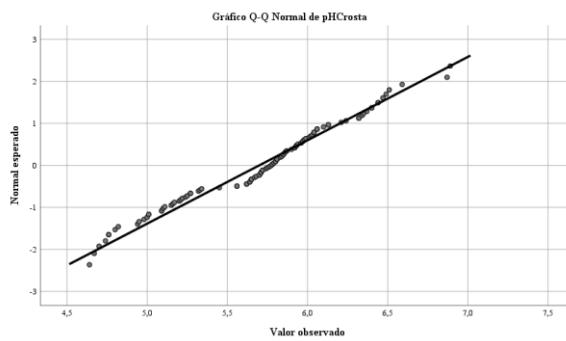
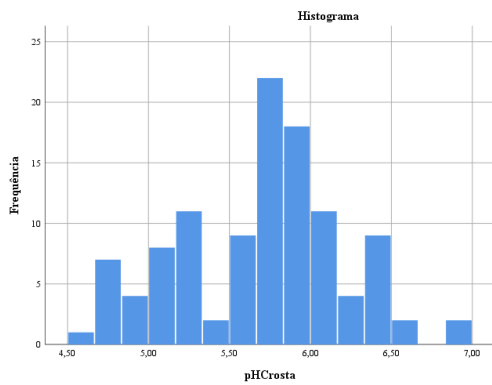
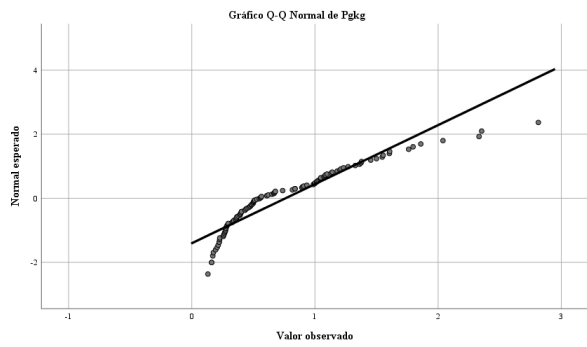
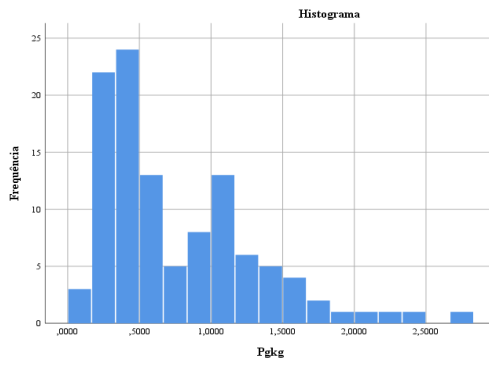
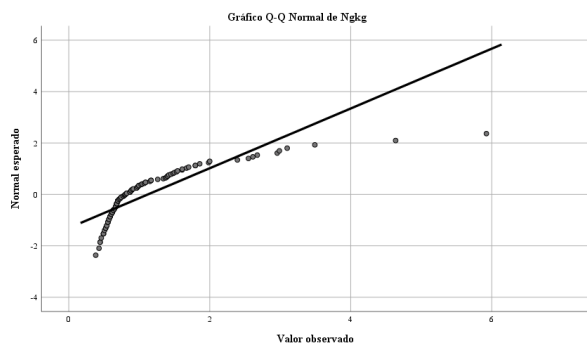
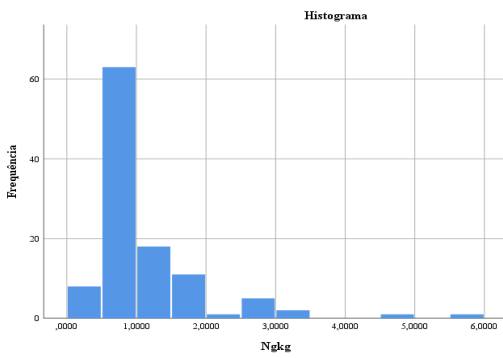
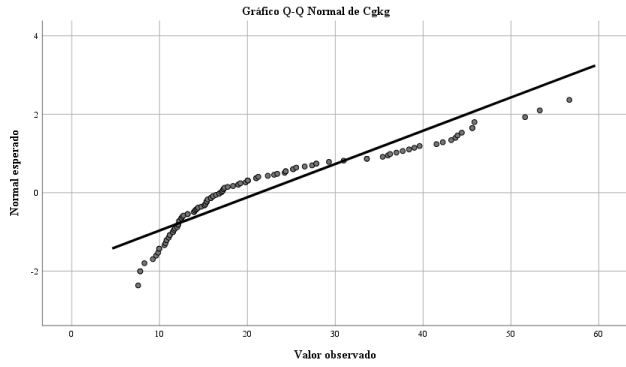
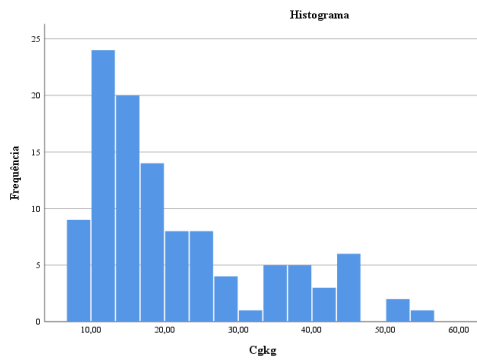
ZHAO, Y.; JIA, R. L.; WANG, J. Towards stopping land degradation in drylands: water-saving techniques for cultivating biocrusts in situ. *Land Degradation & Development*, [S.L.], v. 30, n. 18, p. 2336-2346, 2019.

ZHOU, J.; NING, D. Stochastic Community Assembly: does it matter in microbial ecology? *Microbiology And Molecular Biology Reviews*, [S.L.], v. 81, n. 4, p. 1-32, 2017.

ZHAO, Y.; WANG, N.; ZHANG, Z.; PAN, Y.; JIA, R. Accelerating the development of artificial biocrusts using covers for restoration of degraded land in dryland ecosystems. *Land Degradation e Development*, [S.L.], v. 32, n. 1, p. 285-295, 2021.

ZHAO, Y.; ZHANG, P. Rainfall characteristics determine respiration rate of biological soil crusts in drylands. *Ecological Indicators*, [S.L.], v. 124, p. 107452, 2021.

APÊNDICE A - Histogramas e curva de normalidade dos dados químicos analisados (C, N, P e pH)



APÊNDICE B - Tabelas complementares

Tabela complementar 01

Número de amostras:	34
Total de Sequências:	2.475.985
Min:	28287
Max:	175163
Mediana:	57558.5
Média:	72823.088
Desvio Padrão:	40351.311
Amostras	Nº de Sequências por amostra
1	52380
2	46078
3	69101
4	110741
5	61858
6	30022
7	37458
8	43794
9	67097
10	46526
11	40626
12	35739
13	156600
14	39801
15	49063
16	53259
17	88457
18	150698
19	96847
20	112898
21	116883
22	92177
23	144598
24	67611
25	116338
26	67775
27	83906
28	36175
29	28287
30	35261
31	29999
32	40664
33	175163
34	52105

Tabela complementar 02

	CBS				Solo			
	<i>C</i>	<i>N</i>	<i>P</i>	<i>pH</i>	<i>C</i>	<i>N</i>	<i>P</i>	<i>pH</i>
	----- g/kg -----			-	----- g/kg -----			-
Média	26,700	1,464	0,742	5,101	12,602	0,708	48,895	5,329
Erro padrão	2,316	0,209	0,081	0,050	1,219	0,060	4,220	0,071
Mediana	22,320	1,034	0,630	5,105	12,721	0,691	45,450	5,300
Desvio padrão	13,505	1,217	0,472	0,289	4,045	0,200	13,995	0,236
Variância da amostra	182,394	1,481	0,223	0,084	16,358	0,040	195,872	0,056
Curtose	-0,602	5,313	-1,028	1,543	-0,230	-0,569	7,903	0,521
Assimetria	0,706	2,175	0,541	0,767	-0,341	0,454	2,640	0,717
Mínimo	7,800	0,382	0,161	4,640	5,986	0,432	35,814	4,997
Máximo	56,640	5,924	1,761	5,990	18,695	1,035	88,605	5,820
Contagem	34,000	34,000	34,000	34,000	11,000	11,000	11,000	11,000
Maior	56,640	5,924	1,761	5,990	18,695	1,035	88,605	5,820
Menor	7,800	0,382	0,161	4,640	5,986	0,432	35,814	4,997
Nível de confiança (95,0%)	4,712	0,425	0,165	0,101	2,717	0,134	9,402	0,159

Tabela complementar 03

Estatística descritiva	Área 01		Área 02	
	<i>Shannon</i>	<i>Riqueza</i>	<i>Shannon</i>	<i>Riqueza</i>
Média	8,922	4636,600	9,044	5351,292
Mediana	9,011	4655,000	9,144	5360,500
Curtose	3,710	2,195	9,386	-1,052
Assimetria	-1,530	1,068	-2,607	0,361
Mínimo	7,721	3342,000	6,694	2932,000
Máximo	9,563	6902,000	9,705	8825,000
Desvio padrão	0,500	1010,193	0,610	1658,542
Variância da amostra	0,250	1020489,822	0,372	2750760,737