

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

ARTUR GONÇALVES DE SOUZA MENEZES

**ORGANIZAÇÃO DAS CROSTAS BIOLÓGICAS DE SOLO EM UMA PAISAGEM
ANTRÓPICA NA CAATINGA**

Recife
2018

ARTUR GONÇALVES DE SOUZA MENEZES

**ORGANIZAÇÃO DAS CROSTAS BIOLÓGICAS DE SOLO EM UMA PAISAGEM
ANTRÓPICA NA CAATINGA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Área de Concentração Ecologia e Conservação, da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de mestre em Biologia Vegetal.

Orientador: Prof. Dr. Marcelo Tabarelli

Recife
2018

Catálogo na fonte
Elaine C. Barroso (CRB 1728)

Menezes, Artur Gonçalves de Souza

Organização das crostas biológicas de solo em uma paisagem
antrópica da Caatinga / Artur Gonçalves de Souza Menezes- 2018.

71 folhas: il., fig., tab.

Orientador: Marcelo Tabarelli

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco.

Centro de Biociências. Programa de Pós-Graduação em Biologia

Vegetal. Recife, 2018.

Inclui referências e anexo

1. Florestas 2. Cianobactéria 3. Caprinos I. Tabarelli, Marcelo
(orient.) II. Título

634.90981

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2018-267

ARTUR GONÇALVES DE SOUZA MENEZES

**ORGANIZAÇÃO DAS CROSTAS BIOLÓGICAS DE SOLO EM UMA PAISAGEM
ANTRÓPICA NA CAATINGA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Área de Concentração Ecologia e Conservação, da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de mestre em Biologia Vegetal.

Aprovado em 19/02/2018

COMISSÃO EXAMINADORA

Profº Dr. Marcelo Tabarelli (Orientador)

Universidade Federal de Pernambuco – UFPE

Dr. Bruno Karol Cordeiro Filgueiras (Avaliador Externo)

Universidade Federal de Pernambuco – UFPE

Profª Dra. Inara Roberta Leal (Avaliador interno)

Universidade Federal de Pernambuco – UFPE

AGRADECIMENTOS

Há momentos na vida em que paramos para refletir e concluimos que se não fossem as ajudas, as orações e as boas vibrações, nada terminaria bem. Por isso, neste momento, agradeço a todos que me acompanharam, de perto ou de longe, e que comigo sorriram e sofreram dando-me forças para persistir.

Agradeço ao meu Deus, a quem nas horas de extrema dificuldade e angústia eu recorria e nas horas de alegrias eu agradecia. Nas missas e missões me refugiei, junto ao Ministérios de Música Kairós e Servos do Senhor, e Ele sempre me permitiu ter a certeza de que eu possuo um porto seguro invisível aos olhos humanos e inimaginável ao nosso pensar. Agradeço também a Nossa Senhora por sua intercessão infalível e reconfortante, ora nada melhor do que possuir um Pai e uma Mãe, ambos tão cheios de amor para oferecer.

Agradeço também à minha família, que nunca me abandonou, nunca desacreditou no meu potencial. Este é meu porto seguro na terra, aqueles que me formaram, minha mãe Cícera, meu pai Marcos, minha avó materna Carmelita e minha irmã Amanda. Além destes também me faço grato pelos meus familiares mais próximos ou distantes não citados, tios e tias, primos e primas, avós que não conheci, vizinhos de moradia e todos os meus amigos da infância, da igreja, das brincadeiras e das escolas.

Sou grato também à minha namorada Lohwanna, pessoa fiel que de seu modo todo especial me ajudou a enxergar os caminhos pelos quais eu deveria seguir. Graças a este amor muito amadureci e pude ter sempre um motivo para lutar por meu crescimento profissional e intelectual. Agradeço ainda a minha amiga, eterna professora e mãe de minha namorada Eliane Aprígio, suas demais filhas Thayslanna e Rayanna e seu esposo Márcio.

Não poderia deixar de agradecer e dedicar este trabalho aos amigos que estiverem desde muito tempo ao meu lado e que levarei para sempre em meu coração. Começo por Fredson Murilo, amigo e irmão, fiel e decidido, que mesmo com a distância após nossa graduação sempre esforçou-se para estar ao meu lado, posso dizer nos ajudamos reciprocamente. Agradeço também à nossa dupla em comum, Genesis Medeiros. Agradeço ainda aos amigos de longa data que sempre torceram por mim: Íris Trindade, Wanessa Vieira, Wanessa Bezerra, Náilis Nogueira, Priscila, Pedro, Wagner, Luanda, Nathalia, João Bosco, e aos parceiros e irmãos da graduação cujos não citei aqui, mas lembro-me e sou grato; ao Epitácio Marinho, Amanda Pimentel, meus irmãos do ensino médio no EREM Joaquim Olavo, à Professora Alba Tereza (minha mãe na EREM JO), aos professores do ensino médio (EREM JO), ensino fundamental I (E. Paula Francinette) e ensino fundamental II (E. M. Maria

Anunciada). Aos professores Paulo e Isaíras Padovan, ao projeto PIPEx. Aos professores da Graduação.

Não consigo imaginar como seria este trabalho sem o esforço de meu orientador, o professor Marcelo Tabarelli que com maestria lidera seu grupo de pesquisa na UFPE. A ele só tenho a agradecer por todos diálogos, muitos até irritantes para ele (quando eu pedia para ele repetir algo que já havíamos conversado). Sempre recordarei dos seus bordões: “*Aspiraaa...*” ou “*...cem cabeças de bode não dá para caboclo colocar dente na boca...*” ou ainda “*é razoável pensar que*” e as suas gesticulações integrantes fidedignas de suas falas.

Agradeço também aos professores que contribuíram para minha formação, a Inara Leal e Felipe Melo. Agradeço ainda ao professor da University of Kaiserslautern, o Dr. Burkhard Büdel que me ajudou a identificar as amostras de crostas biológicas de solo. Ao dr. Rainer Wirth que me ajudou durante a formulação do projeto e pelos conhecimentos compartilhados. Também ao Msc. Joan Bruno da Silva por me ajudar a identificar as briófitas das crostas. Faço-me agradecido também ao Dr. Felipe Siqueira que contribuiu para minhas análises estatísticas. Agradeço ao Dr. Gilberto que me ajudou durante meu processo de formação.

Faço-me grato também aos Levianos pela ajuda para que eu tomasse a decisão de trabalhar com ecologia botânica. Cito a Dra. Júlia Sfair e a Msc. Joana Speech que foram minhas incentivadoras a tentar a seleção da pós-graduação (PPGBV 2016.1), me mostrando que eu era capaz, mesmo ingressando recentemente no laboratório. Agradeço também aos que direta ou indiretamente contribuíram com a formulação do meu projeto em seminários, ou aos que contribuíram para a análise e interpretação de meus dados. Destes cito as(os) doutorandas(os) Fabiola, Tati, Diego, Davi e Bruno. Recordo também a turma do XECCA 2017, nós que aprendemos tanto neste curso de campo e firmamos parcerias engrandecedoras. Agradeço aos amigos de outros laboratórios, em especial Marilli, Israel, Haymeé e Katherine. Agradeço aos demais integrantes do LEVA e LIPA que sempre convivi e tive boas relações. Agradeço ainda aos moradores do Parna Catimbau pela sua hospitalidade, ao seu “Chico” (ICMBio) e ao Genivaldo.

Além de agradecer, dedico este trabalho à “Equipe Ciclagem”, pois na hora de botar a mão na massa, eles me ajudaram, sei que sozinho dificilmente eu conseguiria. Nominalmente cito Alice Santos, Ricardo, Ana Cristiana, Flávia e Carol Locatelli além dos agregados Clarissa, Pedro e Janete. Janete, você sabe o quanto lhe aperreei com minhas dúvidas e correções de textos científicos! Pedro sempre atencioso e Clarissa com seus presentes jamais esquecidos (ex. a vassourinha “rsrsrs”). Alice foi, sem sombra de dúvidas, a parceria mais presente em

meu mestrado, uma irmã que ganhei com certeza. Ana Cristiana com suas opiniões abalizadas, Ricardo com muita alegria e confidencialidade para comigo. Locatelli em suas sonecas na parcela e Flávia que assim como eu aprendeu muito sobre os “crusts”. Juntos, vivenciamos intensamente muitas páginas de nossa formação acadêmica e de nossa vida. Foram tantas alegrias na base de pesquisa, aventuras nas torrentes de 2017 e nas quenturas de 2016, muitas receitas deliciosas e muitas prozas inigualáveis, de fato os considero mais do que uma equipe, mas uma família. Agradeço ainda aos que me ajudaram em meu esforço amostral, pessoas que chegaram e se dispuseram a se agachar no sol quente da Caatinga para me ajudar a desbravar “minhas crostas”, ao Cauê, Antônio, Carlos, David. Claro que não esqueço de dedica-lo ao “*nosso peld*” à “*nossa Caatinga*”...

Para encerrar, pode parecer incomum, mas não poderia deixar de recordar os veículos do PELD Catimbau, que por si só são parte fundamental dos nossos trabalhos. A valente manhosa, que sua brancura e força no motor sempre quebraram nosso “galho”. A Ranger enguiçada, que quebrava a cada 50 km. E por fim, e mais importante a GALEROSA, a Hillux xodó de nossa equipe, e por nós batizada. E seu hino ressoou muitas vezes nas estradas do Parque Catimbau:

*“Galerosa, Rainha do Peld, / poderosa,
xodó de Tabarelli, / nos transporta pra
parcela, / agita o sertão, / balança gostoso
na areia com tração...”*

Equipe Ciclagem et al. 2017

Faço-me grato ainda aos órgãos de fomento CNPq e FACEPE, aos sítios PELD, ao PPGBV, à CAPES pela minha bolsa, e à UFPE pela oportunidade de minha formação. Espero que muitas páginas de minha carreira ainda sejam escritas.

Por fim aqui menciono uma das paixões que movem meu coração, um SUPER CLUBE chamado SANTA CRUZ FUTEBOL CLUBE, tricolor do Recife, cujo a casa é o Arruda e a torcida é seu marco. Fomos campeões do Nordeste quando eu estava no Catimbau, na disciplina de métricas, recordo-me como fiz para escutar o jogo via ligação telefônica! Foi épico!!!! “*...Sempre vou te amar, nunca vou te abandonar...*”

“Quem fala de si mesmo busca a própria glória; mas o que busca a glória daquele que o enviou, esse é verdadeiro, e não há nele injustiça.”

João 7, 18.

RESUMO

As crostas biológicas de solo (biocrostas) são comunidades de microrganismos formadas por organismos fotossintetizantes, como cianobactérias, algas eucariontes, líquens e briófitas e não fotossintetizantes como bactérias e fungos. Essas associações ecológicas agregam partículas de solo, fixam nutrientes, retêm umidade e controlam as populações vegetais vasculares. Porém, as biocrostas são frequentemente ameaçadas pela perturbação antrópica, como o pisoteio de animais domésticos e outras atividades humanas. Essas comunidades predominam em ambientes áridos e semiáridos, como a Caatinga, contudo, pouco se sabe para biocrostas nesse ecossistema brasileiro. Este estudo teve por objetivo descrever, em escala espacial e temporal, a organização das biocrostas, identificando as forças que estruturam estas comunidades em uma paisagem antrópica na Caatinga. Este estudo foi realizado no Parque Nacional do Catimbau (Buíque, Pernambuco, Brasil), em 34 parcelas permanentes de 0,1 ha (com áreas em estágio inicial de regeneração e floresta madura), além de buscas ativas de biocrostas em 10 locais fora das parcelas. As parcelas foram amostradas três vezes em um ano através do arranjo aleatório de 10 grids por parcela em cada amostragem, cobrindo assim duas estações: seca e chuvosa. Nas buscas ativas foram registrados 20 táxons para o Catimbau, um deles sendo no nível de família, 11 de gênero e oito de espécie de organismos componentes das biocrostas. Nas parcelas permanentes foram registrados oito morfotipos de crostas com todos os organismos fotossintetizantes supracitados, os quais estavam presentes em crostas consideradas em iniciais, intermediárias e em estágios tardios de sucessão. Ainda nas parcelas a cobertura total de biocrostas chegou a mais da metade do solo, sendo que a cobertura das parcelas por cianocrosta (crosta inicial) variou de 0,13% a 53,1% (média $\pm$ desvio padrão; $7,5 \pm 11,5$), crosta intermediária de 0,26% a 1,8% ($1,24 \pm 0,6$) e crosta tardia de 0,11% a 9,3% ($3,8 \pm 3,2$). Observou-se que o pisoteio por caprinos domésticos afetou a cobertura de biocrostas, suprimindo estas comunidades, que tendem a diminuir em cobertura de organismos tardios como líquens e briófitas. Locais de floresta madura com menos serrapilheira e solo mais compactos apresentaram incremento de briófitas às biocrostas. Estes achados demonstram que a Caatinga suporta comunidades de crostas taxonômica e ecologicamente diversas. Também reafirmam que biocrostas são sensíveis a mudanças no ambiente, como as ocasionadas por perturbações antrópicas. Se as biocrostas são afetadas negativamente pela presença de caprinos domésticos, é o manejo do solo na Caatinga que cria grandes porções de áreas abertas viáveis à colonização pelas biocrostas.

Palavras-chave: Florestas secas. Perturbação antrópica. Regeneração. Caprinos. Biocrostas.

ABSTRACT

Biological soil crusts (biocrusts) are communities of microorganisms formed by photosynthetic organisms, such as cyanobacteria, algae eukaryotes, lichens and bryophytes, and not photosynthetic organisms, such as bacteria and fungi. These ecological associations aggregate soil particles, fix nutrients, retain moisture, and control vascular plant populations. However, biocrusts are often threatened by anthropic disturbance, such as trampling of domestic animals and other human activities. These communities predominate in arid and semi-arid environments, such as the Caatinga, however, little is known for biocrusts in this Brazilian ecosystem. This study aimed to describe, in temporal and spatialthe scale, organization of biocrusts, identifying forces that structure these communities in an anthropic landscape in the Caatinga. This study was carried out in the Catimbau National Park (Buíque, Pernambuco, Brazil), in 34 permanent plots with 0,1 ha (initial regeneration and old-growth forest areas), as well as an active search for biocrusts in 10 areas. The plots were sampled three times in one year by the random arrangement of 10 grids for plot at each sampling, thus covering the dry and rainy seasons. In the active search, 20 taxa were recorded for Catimbau, one of them being at the family level, 11 genera and eight species of organisms that are components of the biocrusts. In the plots, eight crust morphotypes were recorded with all of the aforementioned photosynthesizing organisms, which were present in early, intermediate and later stages of crusts succession, according to the literature. Also, in the plots, the total coverage of biocrusts reached more than half of the soil, and the coverage of the plots by cyanocrust (initial crust) ranged from 0.13% to 53.1% (mean $\pm$ standard deviation; 7.5 ± 11.5), crust intermediate from 0.26% to 1.8% (1.24 ± 0.6) and late crust from 0.11% to 9.3% (3.8 ± 3.2). It was observed that the trampling of domestic goats effected the coverage of biocrusts, suppressing these communities, which tend to decrease in coverage and increase of late organisms such as lichens and bryophytes. Locations of mature forest with less litter and more compact soil presented increase of bryophytes to the biocrusts. These findings demonstrate that the Caatinga supports taxonomic and ecologically diverse crusts. They also reaffirm that bio-streams are sensitive to changes in the environment, such as anthropogenic disturbances. If by chance the biocrusts are negatively affected by the presence of domestic goats, it is the management of the soil in the Caatinga that creates large portions of open areas viable to colonization by the biocrusts.

Key words: Dry forests. Anthropic disturbance. Regeneration. Goats. Biocrusts.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

FIGURAS DO REFERENCIAL TEÓRICO

Figura 1. Esquema em diagrama ilustrado de uma crosta biológica de solo (CBS) com seus agentes bióticos típicos em camada de solo com espessura de cerca de 3,0 mm de profundidade. 20

Figura 2. Exemplo esquemático dos tipos morfológicos das crostas biológicas de solo onde em regiões muito secas ou em desertos com perturbação predominam crostas lisas (suave), em desertos quentes predominam crostas rugosas, em desertos frios predominam as crostas pinaculares e em desertos muito frios predominam as crostas onduladas. 21

Figura 3. Mapa adaptado da distribuição taxonômica global das crostas biológicas de solo. Destacam-se nos triângulos as cianobactérias, nos quadrados as algas verdes, nos círculos os líquens, e nas estrelas as briófitas. 26

FIGURAS DO ARTIGO

Figura 1. Valores médios do percentual da cobertura total de biocrostas (%), riqueza de morfotipos de biocrostas, cobertura por crostas de cianobactéria (%), cobertura por crostas de líquen (%) e cobertura por crosta de briófitas (%) e o efeito causado pela cobertura de trilhas de caprinos (%), biomassa de serrapilheira acumulada fina (kg ha^{-1}) e da compactação do solo (penetrabilidade cm) em 34 parcelas permanentes conspirados ao longo de dois estágios de sucessão (floresta madura e em regeneração) no Parna Catimbau, Nordeste do Brasil. 50

Figura 2. Relação entre a riqueza de morfotipos de biocrostas e a cobertura por biocrostas no Parna Catimbau, Nordeste do Brasil. A linha verde é o ajuste de uma análise de regressão linear ($y = 6.7841x + 1.306$. $R^2 = 0,43$, $p < 0,0001$). 51

FIGURAS DO MATERIAL SUPLEMENTAR

Figura 1. Mapa geográfico dos 607 km^2 do Parque Nacional do Catimbau (Parna Catimbau) contendo a localização dos limites do parque entre os municípios de Ibimirim, Tupanatinga e Buíque (sede do parque na Vila Catimbau) e sua divisa com o município de Sertânia (a norte), sendo todos os municípios pertencentes ao estado de Pernambuco-Brasil, e a distribuição das 34 parcelas permanentes do sítio de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD/CNPq/Pronex) Catimbau. 55

Figura 2. Imagem de uma crosta coletada com placa de Petri para identificação taxonômica em laboratório, no Parque Nacional do Catimbau, nordeste do Brasil. Da esquerda para a

direta: crosta de cianobactérias escura, crosta de briófitas, placa fechada e placa de Petri vedada com filme plástico. 56

Figura 3. Esquema do (a) grid medindo 0,25 m² utilizado para amostragem da cobertura das crostas nas parcelas e das variáveis dependentes percentual cobertura por trilhas de caprinos e por plantas anuais, biomassa de serrapilheira fina acumulada (kg ha⁻¹), quantidade de fezes e compactação do solo por penetrabilidade (cm); (b) imagem ampliada de um quadrículo do grid medindo 0,01 m²; e o triangulo branco indica a presença de uma crosta. 57

Figura 4. Esquema dos morfotipos de biocrostas: (a) crosta com cianobactéria clara, (b) crosta com cianobactéria escura, (c) crosta com líquen foliáceo, (d) crosta com microlíquen verde escuro, (e) crosta com microlíquen verde claro, (f) crosta com hepática *Riccia*, (g) crosta com microlíquen laranja, (h) crosta com musgos no Parna Catimbau, Nordeste do Brasil. 58

Figura 5. Imagem esquemática da escala sucessional das biocrostas, onde há inicialmente a colonização por cianobactérias filamentosas formando crostas de cianobactéria; i.e. dominada por *Scitonema* sp. (1), onde posteriormente se instalam líquens formando crostas de líquens; i.e. dominada por *Acarospora* sp. (2) e por fim chegam as briófitas (musgos e hepáticas) formando as crostas de briófitas; (3). Imagens das crostas pro Parque Nacional do Catimbau, Nordeste do Brasil. 59

Figura 6. Esquema com (1) Mapa de distribuição da espécie de líquen *Peltula michoacanensis* sem registro para a América do Sul, e exemplares ampliados em lupa ao aumento de ca. 40x, coletada no Parque Nacional do Catimbau, Nordeste do Brasil. 60

Figura 7. Esquema evidenciando a presença de acumulados de crostas biológicas de solo associadas à plantas vasculares onde: (a) os arbustos sinalizados com seta (→) vermelha são do gênero *Croton* spp. e (b) os arbustos sinalizados com seta (→) branca são do gênero *Jatropha* spp. no Parque Nacional do Catimbau, nordeste do Brasil. Em ambas imagens as crostas são predominadas por cianobactéria escura (potencialmente *Scitonema* sp.) demarcadas com triangulo preto. 61

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Efeito da biomassa de serapilheira fina (kg ha^{-1}), do estágio de sucessão da vegetação (SSV) e da sua interação na cobertura do solo por crostas biológicas de solo (CBS), na riqueza de morfotipos de CBS e nas coberturas de crostas de cianobactéria, de crostas de líquen e de crostas de briófitas no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Nordeste do Brasil. Efeitos significativos estão em negrito ($p < 0.05$) (DF – grau de liberdade; F – valor do efeito; e P – probabilidade de significância). 49

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela 1. Lista taxonômica dos organismos que compõem algumas crostas biológicas de solo (CBS) em algumas regiões do Parna Catimbau (Buíque, Pernambuco, Brasil), coletados por busca ativa e identificados ao menos ao nível de família, e os registros dos organismos onde não foi possível uma identificação taxonômica mais detalhada. Todas as amostras foram coletadas no ano de 2016, entre os meses de abril e junho, período chuvoso na região. 52

Tabela 2. Coeficientes de correlação de Pearson (r) para as relações entre as variáveis preditoras (em cinza, métricas de perturbação antrópica crônica), e delas com as variáveis de resposta (em branco). Valores de **P** simbolizados por: * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$. As siglas significam: PEN = penetrabilidade (cm) (compactação do solo); TRI = cobertura por trilhas de caprinos (%); FEZ = quantidade de fezes de caprinos; e SER = biomassa de serrapilheira (kg ha^{-1}). 54

LISTA DE SIGLAS

CBS Crosta(s) biológica(s) de solo

cm Centímetro

CNPq Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico

DF Grau de liberdade

F Efeito do teste

FEZ Quantidade de fezes de caprinos

ha Hectare

kg Quilograma

m Metro

mm Milímetro

P Probabilidade de significância

Parna Catimbau Parque Nacional do Vale do Catimbau

PELD Pesquisas Ecológicas de Longa Duração

PEN Penetrabilidade (compactação do solo)

PET Politereftalato de etileno

Pronex Programa de Apoio aos Núcleos de Excelência

PVC Policloroetano

SER Biomassa de serrapilheira (kg ha^{-1})

SSV Estágio de sucessão da vegetação

UFPE Universidade Federal de Pernambuco

TRI cobertura por trilhas de caprinos (%)

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	15
2	REFERENCIAL TEÓRICO	18
2.1	CROSTAS BIOLÓGICAS DE SOLO	18
2.2	COMPOSIÇÃO TAXONÔMICA E MORFOLÓGICA DE BIO-CROSTAS	19
2.2.1	Cianobactérias em crostas biológicas de solo	22
2.2.2	Algas em biocrostas	23
2.2.3	Líquens nas biocrostas	24
2.2.4	Briófitas das biocrostas	24
2.2.5	Organismos não fotossintetizantes em biocrostas	25
2.3	DISTRIBUIÇÃO GLOBAL DAS CROSTAS BIOLÓGICAS DE SOLO	26
2.3.1	Aspectos ambientais que afetam a distribuição das crostas	27
2.4	PERTURBAÇÃO ANTRÓPICA EM FLORESTAS TROPICAIS SAZONALMENTE SECAS E SUA INFLUÊNCIA SOBRE AS CROSTAS BIOLÓGICAS DE SOLO	27
2.5	A IMPORTÂNCIA DAS CROSTAS BIOLÓGICAS DE SOLO NA REGENERAÇÃO NATURAL DE ECOSISTEMAS	29
3	ARTIGO	31
4	CONCLUSÃO	62
	REFERÊNCIAS	63
	ANEXO A – NORMAS PARA PUBLICAÇÃO NO PERIÓDICO	71

1 INTRODUÇÃO

As crostas biológicas de solo se constituem de assembleias de organismos que operam como uma unidade funcional e ecológica (BELNAP, 2003a). Geralmente são constituídas por cianobactérias, algas, líquens e briófitas, sendo dominantes em paisagens áridas e semiáridas de todo o planeta, estendendo-se dos desertos às zonas temperadas (BELNAP; BÜDEL; LANGE, 2001). Desde o surgimento dos primeiros organismos no planeta, as biocrostas dominaram os espaços terrestres livres de sombras excessivas e obviamente outros organismos (WEBER; BÜDEL; BELNAP, 2016). A partir de então, estes grupos de microrganismos já bem estabelecidos dominaram e continuam a dominar os ecossistemas terrestres com vegetação esparsa (THOMPSON; ELDRIDGE; BONSER, 2006). Há indícios no continente africano indicando que a cobertura por biocrostas varia entre 20 e 60%, é dominada por cianobactéria (BÜDEL et al., 2009) e a perda de cobertura implica na perda de carbono do solo (THOMAS; HOON; DOUGILL, 2011). Outros autores demonstraram que na Ásia a cobertura de biocrostas é cerca de 28 % do solo sendo dominada por líquens (ZHANG et al., 2007).

A natureza das crostas biológicas no tempo e no espaço responde a um conjunto grande de variáveis ambientais, incluindo características do solo, clima e perturbação antrópica (BELNAP et al., 2001). É importante saber que, de tão sensíveis, as biocrostas tendem a apresentar diferentes formas e composições morfológicas e taxonômicas correspondentes ao meio ambiente (ROSENTRETER; BOWKER; BELNAP, 2007). A precipitação pluviométrica e a composição mineral do solo podem afetar positivamente a diversidade e cobertura das biocrostas em solos arenosos (THOMPSON; ELDRIDGE; BONSER, 2006), enquanto as perturbações por veículos mecânicos e animais (domésticos ou não) afetam esta cobertura de forma negativa (BELNAP; ELDRIDGE, 2001; FERRENBURG; REED; BELNAP, 2015).

As crostas geralmente prestam serviços ecológicos importantes como a fixação de nutrientes, como nitrogênio (BARGER et al., 2016; BELNAP, 2002) e carbono (MAGER, 2010; MIRALLES et al., 2013), além da estabilização do solo (BARAN et al., 2015; BOWKER et al., 2013; GUO et al., 2008). Outro papel importante é quanto à infiltração e retenção de umidade, onde estudos com dados globais evidenciaram o seu efeito sobre a hidrologia do solo (BELNAP, 2003b, 2006). Outros estudos evidenciam que as biocrostas, principalmente aquelas dominadas por cianobactérias, afetam a germinação de sementes de

plantas nativas e exóticas, além de também regularem a diversidade da vegetação local (BELNAP; PRASSE; HARPER, 2001; SONG; LI; HUI, 2017).

Porém, estas crostas e os serviços ecológicos chave que elas prestam estão ameaçadas por perturbações antrópicas (BELNAP; ELDRIDGE, 2001; BELNAP; GILLETTE, 1998). A perturbação antrópica pode ser aguda (retirada rápida de grandes quantidades de biomassa), ou crônica (retirada gradual de biomassa) (SINGH, 1998). As perturbações antrópicas além de afetar as comunidades vegetais lenhosas, afetam as biocrostas, como quando há o pisoteio por animais domésticos (i.e. gado), ou ainda a substituição da vegetação nativa por culturas agrícolas (BELNAP; ELDRIDGE, 2001; GOMEZ et al., 2011). As biocrostas também são sensíveis à perturbação antrópica (MALLIN-COOPER; ELDRIDGE; DELGADO-BAQUERIZO, 2017). De forma geral, sua sensibilidade a mudanças do meio ambiente em escala local ou global deve afetar a existências das biocrostas inferindo em mudanças essenciais no ecossistema, ao qual elas estejam associadas.

Embora diversos estudos descrevam as biocrostas em diversas regiões do planeta, poucos esforços são relacionados à América do Sul, e menos ainda quando se refere ao ecossistema da Caatinga, onde pouco se sabe. Büdel (2001) descreve um pouco da taxonomia das biocrostas na Caatinga, através de alguns relatos de comunidades de briófitas e outros microrganismos. A Caatinga encontra-se imersa em um contexto de perturbação antrópica devido à agricultura de corte e queima e o pastoreio de caprinos domésticos (RITO et al., 2017). Mediante os conhecimentos já bem alicerçados sobre o efeito das perturbações por animais domésticos (GOMEZ et al., 2011), a Caatinga é considerada um ótimo ambiente de estudo das crostas e da consequência das perturbações antrópicas sobre estas associações biológicas.

Visto isso, procuramos com este estudo compreender um pouco mais sobre a organização e distribuição destas crostas, considerando que a Caatinga é um local com alta propensão ao desenvolvimento de crostas ricas, com grande diversidade e em avançado estágio de sucessão. Assim, essa dissertação contribui para o início dos estudos de um grupo de organismos muito promissor para se compreender como é a plasticidade do ecossistema mediante às pressões da perturbação antrópica, que faz variar os padrões naturais. O texto é composto por uma fundamentação teórica onde se aborda o contexto atual das crostas biológicas de solo, como estão compostas as associações e onde as encontramos, além do que se sabe sobre o efeito da perturbação sobre seus papéis ecossistêmicos, e também por um

manuscrito, onde se descreve as biocrostas no contexto da Caatinga, e os fatores que organizam sua distribuição no parque nacional do Catimbau.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 CROSTAS BIOLÓGICAS DE SOLO

O termo “crostas biológicas de solo” (biocrostas ou CBS) é aplicado às comunidades compostas por microrganismos e plantas avasculares existentes na camada superficial da crosta terrestre (BELNAP; WEBER; BÜDEL, 2016). As biocrostas existem na superfície terrestre há bilhões de anos e são encontradas em vários ecossistemas, mas são nas regiões áridas e semiáridas que elas se destacam (BELNAP; WEBER; BÜDEL, 2016). Isso acontece, uma vez que os ecossistemas mais secos possuem dossel mais aberto, permitindo às biocrostas o maior acesso à luz (BELNAP; LANGE, 2003; BOWKER, 2007). Nestes ambientes, as biocrostas apresentam papéis ecossistêmicos essenciais (BELNAP; WEBER; BÜDEL, 2016), pois afetam os processos de infiltração de água e ciclagem de nutrientes (BELNAP, 2006; BOWKER et al., 2013; DELGADO-BAQUERIZO et al., 2013).

As biocrostas apresentam crescimento lento (AYUSO et al., 2017). A formação ocorre através da agregação de partículas de solo oriunda das estruturas e dos exsudatos provenientes de organismos, como os filamentos das cianobactérias, as hifas dos líquens e os rizoides das briófitas (BELNAP, 2001a). Essas comunidades são compostas, principalmente, por cianobactérias, algas, líquens e briófitas somadas a outros grupos inconspícuos como bactérias e fungos (BELNAP; LANGE, 2003; BELNAP; WEBER; BÜDEL, 2016; BÜDEL, 2002). As biocrostas são consideradas engenheiras de ecossistema devido às suas características bióticas (JONES; LAWTON; SHACHAK, 1997). Essa atribuição ocorre por elas realizarem alterações físico-químicas no solo ao proverem diversos nutrientes (BELNAP, 2003a; BOWKER et al., 2005), como através da fixação de nitrogênio (BELNAP, 2002; EVANS; LANGE, 2001) e de carbono (BEYMER; KLOPATEK, 1991; EVANS; LANGE, 2001; MIRALLES et al., 2013). Além disso, as biocrostas podem promover outras alterações na característica edáfica, como o aumento na retenção de umidade (BOWKER et al., 2005; CHAMIZO et al., 2012a, 2012b, 2013; PONZETTI; MCCUNE, 2001), aeração (CASTILLO-MONROY et al., 2011) e aumentos na agregação e porosidade das partículas constituintes do solo (MAZOR et al., 1996). Outra função das biocrostas, nos ecossistemas áridos e semiáridos, consiste na redução da perda de nutrientes por lixiviação, visto que elas propiciam o escoamento homogêneo da água sobre o solo (BARGER et al., 2006).

Alguns estudos já apontaram que a presença de biocrostas pode ter um impacto direto para a nutrição de plantas e a germinação de algumas sementes (DEINES et al., 2007; SERPE et al., 2006). Contudo, sabe-se também que estes benefícios podem ser indiretos, através da regulação da germinação de espécies de plantas nativas e exóticas, caracterizando as biocrostas como reguladoras naturais de padrões da vegetação, estabilizando o ecossistema quanto à invasão de plantas exóticas (SONG; LI; HUI, 2017).

2.2 COMPOSIÇÃO TAXONÔMICA E MORFOLÓGICA DE BIOCROSTAS

As comunidades de crostas biológicas de solo podem ser compostas por algas, cianobactérias, briófitas e líquens, além de outros organismos, como fungos e bactérias (Figura 1) (BELNAP; LANGE, 2003; BÜDEL, 2002; WEBER; BÜDEL; BELNAP, 2016). As biocrostas podem ainda ser formadas por um grupo ou pela união de mais de um dos grupos supracitados (BELNAP; WEBER; BÜDEL, 2016). Por não haver listas taxonômicas uniformes, a classificação das biocrostas, comumente, ocorre pelo tipo de organismo dominante (BELNAP; LANGE, 2003), como as cianocrostas, as crostas líquênicas e as crostas briofíticas dominadas por cianobactérias, líquens e briófitas, respectivamente. Outras classificações são propostas, por exemplo, pela topografia das crostas, as quais tendem a facilitar as comparações globais entre biocrostas (BELNAP, 2006). Vários fatores podem influenciar a composição taxonômica de uma biocrosta, como as características químicas e físicas do solo e o clima local (THOMPSON; ELDRIDGE; BONSER, 2006; WEBBER, 2016). As biocrostas tendem a variar em táxons e consequentemente em morfologia de acordo com o clima local, podendo ser: suave (lisa), rugosa, blocos pinaculares e ondulada (Figura 2). Em climas mais quentes e áridos as coberturas tendem a serem predominadas por cianobactérias, tendo aspecto liso. Os locais desérticos mais frios tendem a ter crostas rugosas também com predomínio de cianobactérias, no entanto nos locais onde o clima é mais úmidos a pluviosidade contribui para crostas com maior diversidade de briófitas e líquens e com a morfologia pinacular e ondulada (BELNAP; LANGE, 2001; ROSENTERETER; BOWKER; BELNAP, 2007).

Figura 1. Esquema em diagrama ilustrado de uma crosta biológica de solo (CBS) com seus agentes bióticos típicos em camada de solo com espessura de cerca de 3 mm de profundidade. (Adaptado de: BELNAP; BÜDEL; LANGE, 2001)

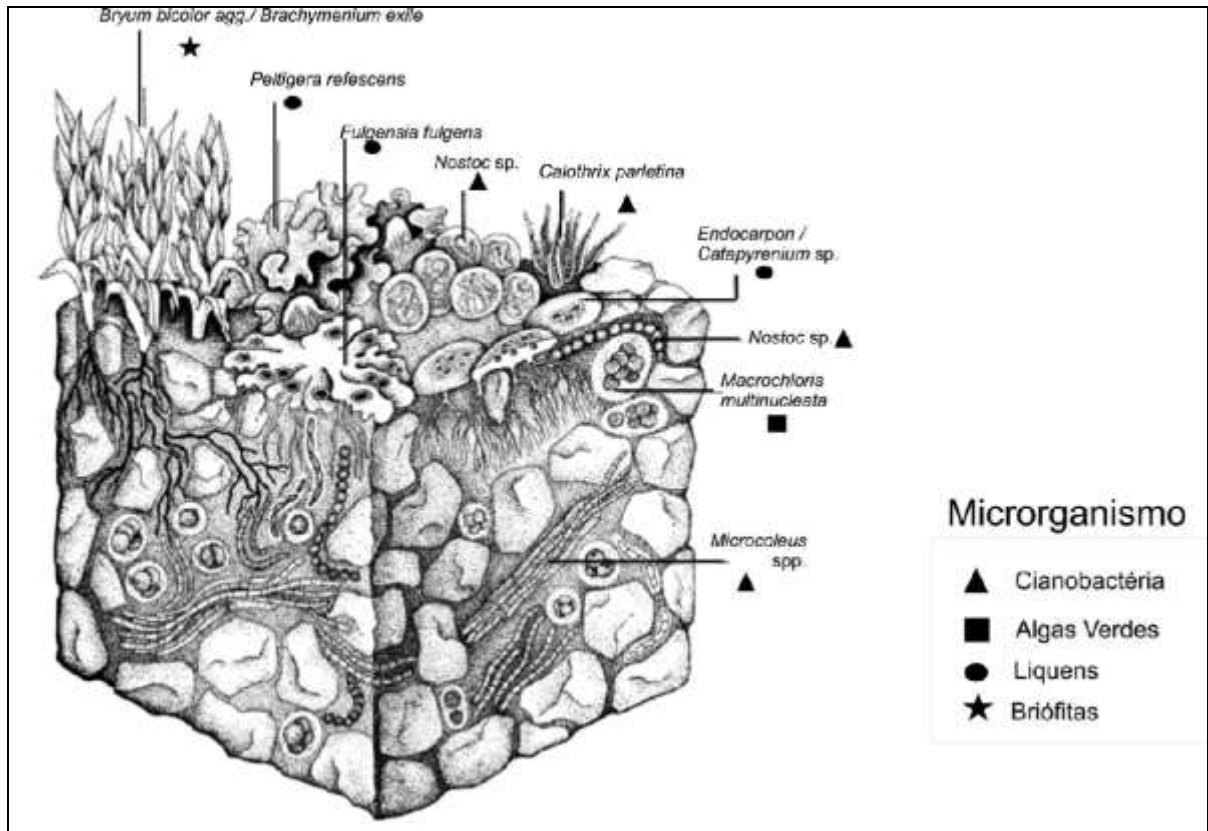
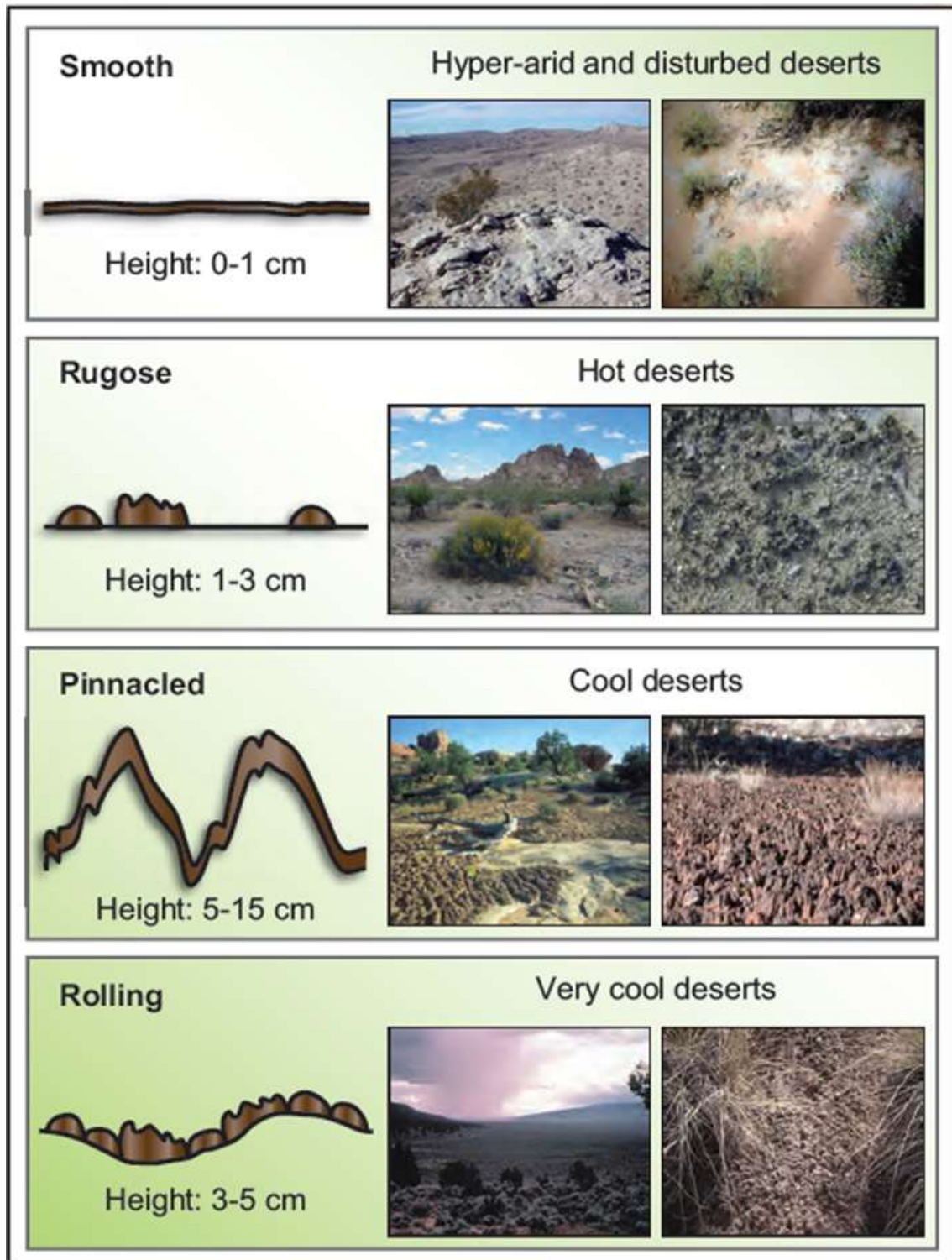


Figura 2. Exemplo esquemático dos tipos morfológicos das crostas biológicas de solo onde em regiões muito secas ou em desertos com perturbação predominam crostas lisas (suave), em desertos quentes predominam crostas rugosas, em desertos frios predominam as crostas pinaculares e em desertos muito frios predominam as crostas onduladas. (Extraído de: ROSENTERETER; BOWKER; BELNAP, 2007)



2.2.1 Cianobactérias em crostas biológicas de solo

As cianobactérias formam um filo primitivo de microrganismos procariontes, sendo ou não, fotossintetizantes e filamentosos, com divisão celular centrípeta, reprodução assexuada e ausência de elementos móveis, apresentam clorofilas *a*, *b* e *c*, e são chamados também de algas azuis ou cianofíceas (CARMICHAEL, 1994). Dentre os seres vivos mais antigos existentes na Terra, as cianofíceas, como também são conhecidas, possuem ampla tolerância ecológica e crescem em ambientes diversos, desde os aquáticos, dulcícolas ou marinhos, aos terrestres temperados e tropicais, úmidos e desérticos (DOMITROVIC; FORASTIER, 2005; WHITTON; POTTS, 2000). Diversos registros fósseis, denominados estromatólitos, consistem em depósitos de sedimentos gerados pela atividade metabólica desses organismos e têm o surgimento marcado na escala geológica no Pré-Cambriano, há cerca de 2,7 bilhões de anos (WHITTON; POTTS, 2000).

As cianobactérias são os primeiros organismos a colonizarem solos instáveis, como os solos arenosos, nos quais seus filamentos e a matéria orgânica exsudada estabiliza o solo e proporciona o microclima necessário para que outros organismos se instalem (BARAN et al., 2015; BELNAP, 1995, 2001a; BOWKER et al., 2013; GUO et al., 2008). Além de pioneiras, as cianobactérias são o maior componente da biomassa em biocrostas, destacando sua importância para a qualidade do solo (BELNAP, 2003b; BÜDEL, 2005). Elas são os principais responsáveis pela produção primária, em ecossistemas com pouca vegetação vascular (WHITTON; POTTS, 2000), por fixarem nitrogênio da atmosfera (BARGER et al., 2016; BELNAP, 1995). No entanto, apenas as cianobactérias que contêm heterócitos são consideradas capazes de produzir a enzima nitrogenase e, assim, disponibilizar o nitrato às plantas (GAMA, 2012). Além de disso, esses organismos também são responsáveis por captar os mais diversos nutrientes para as plantas vasculares e, ainda, desempenham importantes funções hidrológicas nas biocrostas (BELNAP, 2003b, 2006).

A capacidade das cianobactérias de se estabilizarem no solo vem da existência de gêneros, como o *Microcoleus*, que são filamentosos, com um envoltório mucilaginoso que auxilia na agregação de partículas de solo, aumentando sua resistência à erosão e criando as estruturas que permitem a infiltração da água e sua retenção no solo (ROSENTERETER; BOWKER; BELNAP, 2007). A agregação do solo, decorrente de seres bióticos, pode perdurar após a morte desses microrganismos e as partículas sustentadas por esses filamentos podem ser encontradas em profundidades maiores que 10 cm (WHITTON; POTTS, 2000). Gêneros de cianobactérias, como *Scytonema*, formam filamentos pseudo-ramificados de cor

amarelada, e podem formar pequenas colônias, caracterizadas por manchas escurecidas visualizadas com lupas manuais (WEBBER, 2016). Contudo, um gênero muito importante para a biomassa das biocrostas é *Schizothrix* (Schizotrichaceae), e as cianobactérias mais frequentes são pertencentes aos gêneros *Gloeocapsa* (Microcystaceae), *Gloeotheca* (Synechococcaceae), *Chroococcus* (Chroococcaceae), *Chroococcidiopsis* (Xenococcaceae) e *Pleurocapsa* (Hyllaceae) (BÜDEL, 2005).

2.2.2 Algas em biocrostas

Diferente das cianobactérias, as algas são organismos eucariontes, com morfologia unicelular ou pluricelular, filamentosa ou talosa, fotossintetizantes, mas algumas podem realizar quimiossíntese. Possuem clorofilas *a* e *b*, além de outros pigmentos, como β -caroteno, Luteína, Zeaxantina, Violaxantina, Sifonoxantina e Sifoneína, sendo o amido o principal composto de reserva (VIDOTTI; DO CARMO; ROLLEMBERG, 2004). Os principais grupos são pertencentes aos filos Chlorophyta (clorofíceas de cor esverdeada), Pirrophyta (dinoflageladas de cor avermelhada) e Bacillariophyta (diatomáceas com valvas de sílica), as quais são distribuídas globalmente em ambientes aquáticos e terrestres (BICUDO; MENEZES, 2006). A reprodução das algas eucariontes ocorre comumente por bipartição ou pela fragmentação de talos (VIDOTTI; DO CARMO; ROLLEMBERG, 2004).

Aproximadamente 70 gêneros de algas compõem as biocrostas que, normalmente, estão associadas a outros organismos, como as cianobactérias (BELNAP, 2001b; BÜDEL, 2001b, 2005). Os gêneros de algas mais bem distribuídos globalmente são *Bracteacoccus* (Chlorococcaceae), *Chlamydomonas* (Chlamydomonadaceae), *Chlorella* (Chlorellaceae), *Chlorococcum* (Chlorococcaceae), *Coccomyxa* (Chlorococcaceae), *Stichococcus* (Ulotrichaceae) e *Klebsormidium* (Klebsormidiaceae) (BÜDEL, 2005). Quando esses organismos estão aglomerados no solo, podem ser avistados como manchas verdes, formadas por clorofíceas e diatomáceas (BÜDEL, 2005). Junto às cianobactérias, algumas algas podem assimilar nitrogênio atmosférico (VIDOTTI; DO CARMO; ROLLEMBERG, 2004), e são consideradas um elemento importante na colonização pioneira das biocrostas (BÜDEL, 2005).

2.2.3 Líquens nas biocrostas

Em síntese, são chamadas de líquens as associações ecológicas mutualistas entre fungos e algas (clorolíquens) ou cianobactérias (cianolíquens). O fungo (micobionte, compõe a maior parte do talo) é capaz de proteger e ceder à alga (fotobionte) água e nutrientes minerais que, e a alga por sua vez, libera carboidratos oriundos da fotossíntese ao primeiro. Sua reprodução, geralmente, ocorre por fragmentação dos propágulos chamados sorédios, os quais contêm hifas do micobionte envolvendo o fotobionte, ou por isídios, que são estruturas de origem reprodutora sexual. Por isso, eles são capazes de viver em ambientes inóspitos, ocorrendo em todas as latitudes e habitando, por exemplo, solos nus, troncos de árvores e rochedos (BRODO; SHARNOFF; SHARNOFF, 2001). A maioria das associações de líquens é formada por fungos do filo Ascomycota enquanto outros poucos líquens são formados ainda por Basidiomycota. Eles variam de tamanho (i.e. macro e microlíquens). Os tipos morfológicos básicos de líquens formam crostas aderidas firmemente ao substrato (crostoso), ou apresentam formato folioso (forma de folha), além daqueles que apresentam formato de talos ramificados e eretos (fruticoso). As estruturas do fungo são responsáveis ainda pela degradação do substrato, o que o caracteriza como organismo pioneiro (RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2014).

Em crostas biológicas de solo os líquens colonizam os solos posteriormente à colonização por cianobactérias e algas, uma vez que requerem solos estáveis para se desenvolverem (BELNAP et al., 2001). Os três tipos de líquens predominam em biocrostas, mas os fruticulosos são característicos em regiões frias. Os líquens de solo são estratificados em camadas de seus talos (ROSENTERTER; BOWKER; BELNAP, 2007) e variam em termos de coloração, formatos e tamanhos (BELNAP, 2001b). Muitos microlíquens podem ocorrer em conjunto às cianobactérias, ou em locais com vegetação menos esparsas (ULLMANN; BÜDEL, 2001). Aproximadamente, 70 gêneros de clorolíquens e 15 gêneros de cianolíquens são conhecidos como componentes de biocrostas (WEBBER, 2016).

2.2.4 Briófitas das biocrostas

As briófitas formam um grupo de plantas avasculares compostos pelos filos Anthocerophyta (antóceros), Hepatophyta (hepáticas) e Bryophyta (musgos) (SHAW; GOFFINET, 2000), sendo o grupo de plantas mais primitivo. A reprodução é geralmente sexuada com produção de esporos na presença de água ou assexuada, por fragmentação, em

ambientes áridos (WEBBER, 2016). Distribuem-se por todos os continentes, além de conseguirem habitar ambientes extremos (i.e. desertos quentes e frios) (BATES, 2000) e ambientes sombreados por rochas ou outras plantas vasculares (SHAW; GOFFINET, 2000). Globalmente, são o segundo maior grupo de plantas, sendo conhecidas aproximadamente 15.000 espécies de briófitas (HALLINGBÄCK; HODGETTS, 2001) e, no Brasil, cerca de 3.125 espécies. Essas plantas possuem clorofilas *a* e *b* e uma fina cutícula protetora contra radiação solar, (RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2014).

As briófitas são responsáveis pela sucessão primária em ambientes totalmente inabitados, mesmo que seja por perturbações muito severas. Alguns grupos, essencialmente hepáticas e musgos, são encontrados associados às cianobactérias e aos líquens em crostas biológicas de solo (BARGER et al., 2006). As biocrostas consideradas tardias são formadas pelo incremento de briófitas que se instalam nas crostas após a colonização por cianobactérias, algas e, às vezes, por líquens (BELNAP et al., 2001). Algumas briófitas são muito importantes para a fixação de nitrogênio, pois essas podem possuir associações com bactérias e outros organismos fixadores desse nutriente (TURETSKY, 2003).

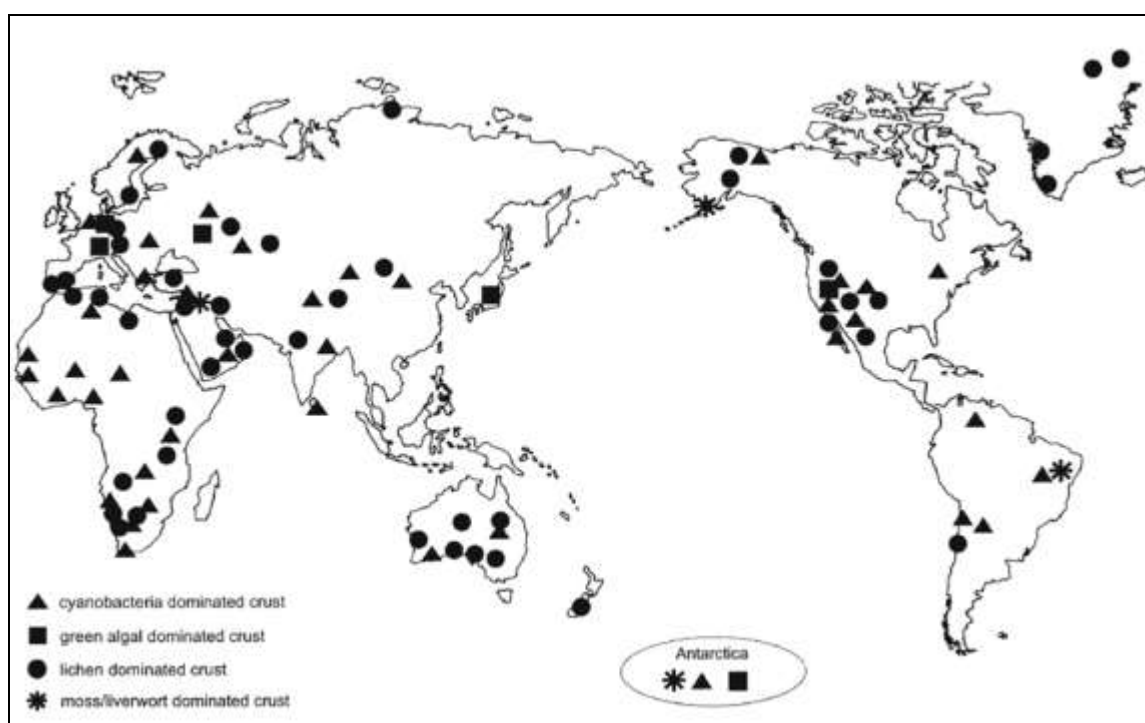
2.2.5 Organismos não fotossintetizantes em biocrostas

As biocrostas podem ainda conter organismos não fotossintetizantes, como bactérias e fungos (BELNAP; LANGE, 2003). As bactérias não fotossintetizantes são organismos unicelulares procariontes, aeróbicos ou anaeróbicos, heterótrofos, com reprodução por bipartição (assexual) ou conjugação (sexual), além de serem responsáveis pela decomposição de grande parte da matéria orgânica (OREN, 2002). Por sua vez, os fungos são organismos uni- e pluricelulares, eucariontes, aclorofilados, com reprodução assexuada e sexuada, através da produção de diferentes esporos, sendo o principal responsável pela decomposição de madeira no planeta (OSIEWACZ, 2002). Esses organismos são pouco evidenciados nos estudos de biocrostas (WEBBER, 2016), e a descrição de seu papel ecológico nestas associações ecológicas são difíceis de realizar. No entanto, alguns estudos recentes caracterizam os fungos como um essencial elemento agregador dos solos em biocrostas, através de suas hifas, mas tais organismos apresentam menor diversidade em comparação com as cianobactérias (BATES et al., 2010). Esses estudos são mais restritos devido à necessidade de técnicas moleculares para identificação destes organismos.

2.3 DISTRIBUIÇÃO GLOBAL DAS CROSTAS BIOLÓGICAS DE SOLO

As biocrostas existem em diversos ecossistemas, contudo se destacam nos ambientes áridos e semiáridos (ver em 2.1.), mesmo que a temperatura destes ambientes secos seja muito baixa (BELNAP; BÜDEL; LANGE, 2001). Olhos despercebidos deixam de notar a existência de muita vida sob seus pés nessas regiões secas (BELNAP, 2006). Em certos locais, as biocrostas representam a cobertura viva dominante, atuando sobre diversos processos ecológicos (MAESTRE et al., 2009; MAESTRE; CORTINA, 2002). Elas estão distribuídas globalmente por todas as latitudes, principalmente, nos locais com solo desprovido de cobertura vegetal, visto que elas necessitam de muita luz para se desenvolver (BELNAP et al., 2001; BELNAP; BÜDEL; LANGE, 2001) (Figura 3). Mesmo assim, compreender a distribuição das biocrostas em nível global é muito difícil. Tal dificuldade ocorre em virtude dos diferentes modos de identificação taxonômica e do grau de estratificação dos grupos componentes das biocrostas nos estudos (i.e. estudos que abordam apenas cianobactérias; algas verdes; líquens ou apenas musgos) (BELNAP; BÜDEL; LANGE, 2001). Webber (2016) reporta que, em uma base geral global, existem descritos cerca de 247 gêneros reconhecidos, onde 35 são de cianobactérias, 68 de algas, 82 de líquens e 62 de briófitas.

Figura 3. Mapa adaptado da distribuição taxonômica global das crostas biológicas de solo. Destacam-se nos triângulos as cianobactérias, nos quadrados as algas verdes, nos círculos os líquens, e nas estrelas as briófitas. (Extraído de: BÜDEL, 2001b.)



O levantamento florístico para muitos continentes possui alta riqueza em comparação à América do Sul, a qual apresenta, até o momento, apenas 15 gêneros de cianobactérias, três gêneros de algas verdes e cinco gêneros de musgos, distribuídos nos ecossistemas do Chaco argentino, na Savana úmida venezuelana, na Mata Atlântica e na Caatinga (BÜDEL, 2001a). Na Caatinga, existem áreas que, aparentemente, não apresentam cobertura vegetal, as quais consistem em potenciais ambientes para a formação de comunidades altamente especializadas de crostas biológicas de solo (BÜDEL, 2001a).

2.3.1 Aspectos ambientais que afetam a distribuição das crostas

As crostas biológicas de solo são muito sensíveis aos fatores bióticos e abióticos, como o clima (i.e. precipitação e temperatura), fatores edáficos (substrato) e as perturbações, naturais e antrópicas (BELNAP, 2003a). Isso pode afetar a distribuição das crostas em escala geográfica local (metros de distância) e global (milhares de quilômetros) (ULLMANN; BÜDEL, 2003). Em ambientes, secos as características dos solos são determinantes, em escala local, para a composição florística das biocrostas (THOMPSON; ELDRIDGE; BONSER, 2006). Os componentes edáficos, como composição mineral do sedimento e a composição nutricional do solo, podem ainda determinar os organismos dominantes nas biocrostas (WEBBER, 2016).

Ullmann & Büdel (2001) observaram que na África, por exemplo, pôde-se observar que as biocrostas apresentavam um padrão climático básico, os quais correlacionavam os fatores ambientais à dominância de organismos nas biocrostas. Assim, onde os fatores climatológicos afetaram mais a distribuição de biocrostas predominadas por cianobactérias, os solos com menor evaporação pela presença de várias plantas vasculares apresentam crostas com mais líquens (ULLMANN; BÜDEL, 2001).

2.4 PERTURBAÇÃO ANTRÓPICA EM FLORESTAS TROPICAIS SAZONALMENTE SECAS E SUA INFLUÊNCIA SOBRE AS CROSTAS BIOLÓGICAS DE SOLO

A perturbação sobre os ecossistemas é um processo que pode ocorrer de forma natural como, por exemplo, através da queda natural de árvores, ou ser resultante de ações

antrópicas, como a extração madeira e a agricultura, ambas com diferentes implicações ao ambiente (SINGH, 1998; SOUZA et al., 2014). A perturbação é mais intensa quando oriundas de ações antrópicas que modificam a biodiversidade de forma mais severa como, por exemplo, enfraquecendo relações específicas e rompendo ciclos biológicos (CHAZDON, 2003). As perturbações antrópicas variam em intensidade e frequência, sendo classificadas como aguda quando há perda imediata de biomassa e habitat (BARLOW et al., 2016) e crônica quando há remoção gradativa de biomassa (SINGH, 1998). Pode-se elencar o fogo; o corte seletivo de madeira; a caça; o sobrepastejo por animais domésticos; a introdução de espécies exóticas e os ciclos regulares de corte e queima da vegetação nativa (agricultura de corte-e-queima) como perturbações, as quais operam de forma crônica na escala de paisagem (BARLOW et al., 2016; MARTORELL; PETERS, 2005).

A concentração de grandes populações humanas gera a exploração intensiva dos recursos naturais (HIROTA et al., 2011), fato comum em regiões com condições socioeconômicas precárias, como nas regiões de florestas tropicais secas, como a Caatinga no Brasil. Nesses locais, há grande dependência dos recursos naturais para a sobrevivência humana e, conseqüentemente, maior intensidade das perturbações antrópicas crônicas (SINGH, 1998). Dessa forma, as florestas tropicais, detentoras de alta riqueza de espécies, biomassa e produtividade (JORDAN, 1983), transformaram-se facilmente em sistemas de produção, levando à fragmentação e à perda de habitat, ameaçando a biodiversidade (LAURANCE et al., 2002). Assim, esses ambientes tropicais são considerados vulneráveis à redução da riqueza de espécies (LAURANCE et al., 2011), à perda de biomassa e ao desequilíbrio no fluxo energético (URQUIZA-HAAS; DOLMAN; PERES, 2007).

Nesse sentido, as biocrostas são sensíveis às perturbações antrópicas, e podem responder às mais diversas formas de perturbação, através da perda de diversidade e riqueza (BELNAP, 1995; BELNAP; ELDRIDGE, 2001; MALLIN-COOPER; ELDRIDGE; DELGADO-BAQUERIZO, 2017). Muitos descrevem que o pisoteio animal, o trânsito de veículos ou, ainda, o despejo de dejetos químicos (i.e. óleos e pesticidas) são os principais agentes perturbadores sobre as biocrostas (BELNAP; ELDRIDGE, 2001; BELNAP; GILLETTE, 1998). Em vários ecossistemas as crostas representam a entrada de diversos nutrientes nos sistemas biológicos e sua perda pode garantir a contribuição à escassez desses nutrientes (BARGER et al., 2016; SANCHO et al., 2016; TURETSKY, 2003). Diversos estudos documentaram mundialmente que o pisoteio animal, dentre outros fatores, pode reduzir drasticamente a cobertura e a riqueza de espécies, como briófitas e líquens, nas

biocrostas (BELNAP, 2001a). Além da ação dos animais domésticos, a conversão da vegetação nativa e cobertura do solo em áreas de cultivo, seguramente, pode afetar a distribuição e a diversidade dos organismos do ecossistema (BARLOW et al., 2016) e, por consequência, impedir a existência de biocrostas.

2.5 A IMPORTÂNCIA DAS CROSTAS BIOLÓGICAS DE SOLO NA REGENERAÇÃO NATURAL DE ECOSSISTEMAS

A intensificação das ações humanas como a expansão da agricultura, urbanização e industrialização, vem transformando as paisagens naturais em paisagens antrópicas (BOUCHARD; DOMON, 1997; GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001). Esses processos de perturbação modificam os ecossistemas, fragmentando-os e propiciando a perda de habitats e, consequentemente, reduzem a diversidade biológica, as cadeias alimentares e a provisão de seus serviços ecossistêmicos (LÔBO et al., 2011). Assim, as florestas se transformam em um conjunto de fragmentos isolados inseridos em uma matriz antrópica (TABARELLI; CARDOSO DA SILVA; GASCON, 2004). Contudo, ao perder seu valor financeiro, como pelo empobrecimento da fertilidade do solo, essas áreas tendem a ser abandonadas, convertendo-se em ecossistemas em regeneração natural, os quais apresentam distintas velocidades de recuperação conforme o histórico da perturbação (CONNELL; SLATYER, 1977).

Durante o processo de regeneração natural de um ecossistema ocorrem estádios sucessionais, com a substituição direcional na composição de espécies (CHAZDON, 2008). Exemplificando a regeneração em uma floresta tropical, observamos que após ser cortada ou queimada, a mesma é capaz de restaurar sua riqueza e sua diversidade de espécies e, finalmente, a recomposição dos seus atributos de estrutura física e densidade de populações (TABARELLI; MANTOVANI, 1999). Mesmo que a regeneração natural de ambientes degradados por ações antrópicas alcance a fase mais tardia, a composição da floresta que se formará será parcialmente diferente da floresta pré-existente (CHAZDON, 2003). Em florestas sazonalmente secas, diversos fatores podem influenciar fortemente no processo de regeneração, até o ponto no qual ocorre o domínio das espécies tardias. Dentre tais fatores, se destacam as alterações no regime de precipitação pluviométrica, a intensidade do sobrepastejo de animais domésticos e o histórico de uso da terra (KENNARD et al., 2002). Porém, a grande vantagem de que haja a regeneração de florestas secas se deve à manutenção dos

serviços ecossistêmicos e do patrimônio biológico além de se aumentar o potencial econômico do ambiente (BAWA; SEIDLER, 1998).

Neste contexto, as biocrostas, que são consideradas engenheiras de ecossistema (JONES; LAWTON; SHACHAK, 1997), podem apresentar um papel fundamental na regeneração natural de ecossistemas, ao facilitarem a sucessão para organismos mais complexos (BOWKER, 2007). Sua importância se acentua nos ambientes áridos, pois as biocrostas consistem na via de entrada de vários nutrientes importantes aos biossistemas (BELNAP, 2003a). Contudo, mesmo com a ascensão de pesquisas acerca das crostas biológicas de solo, pouco se discute sobre seus efeitos sobre a regeneração natural e restauração dos ecossistemas florestais, onde essas informações são resumidas a poucos artigos científicos ou curtas abordagens em livros (BOWKER, 2007). Isto é um dado alarmante, tendo em vista a importância das biocrostas como bioindicadores e provedoras de qualidade do solo (PELLANT et al., 2000), o qual é fator preponderante nos processos de regeneração (CONNELL; SLATYER, 1977).

Embora sejam potencialmente importantes para a dinâmica de sucessão e regeneração em ecossistemas tropicais secos (áridos e semiáridos), as biocrostas estão expostas às ações antrópicas (ver CONCOSTRINA-ZUBIRI et al., 2014; JIMENEZ AGUILAR et al., 2009), como por exemplo, o pisoteio pelo gerado por rebanhos de gado domésticos inseridos na região neotropical (BELNAP, 1995). Isso pode dificultar a execução natural do papel das biocrostas sobre a sucessão secundária. A questão crítica resultante da degradação das biocrostas é que muitas delas só alcançarão estágios sucessionais tardios caso haja a inoculação monitorada de seus microrganismos no solo de ambientes drasticamente impactados, restaurando-as, acelerando a regeneração da floresta e aumentando a qualidade do solo (FERRENBURG; TUCKER; REED, 2017). Ainda assim, o sucesso dessas técnicas de restauração por inoculação das biocrostas ocorre quando se escolhem métodos corretos e realiza-se o monitoramento fiel do experimento (BOWKER, 2007).

**ORGANIZAÇÃO DAS CROSTAS BIOLÓGICAS DE SOLO EM UMA FLORESTA
SECA NO NORDESTE DO BRASIL**

ORGANIZAÇÃO DAS CROSTAS BIOLÓGICAS DE SOLO EM UMA FLORESTA SECA NO NORDESTE DO BRASIL

Artur Gonçalves de Souza Menezes ^{1,*}, Marcelo Tabarelli ¹

¹ Centro de Biociências, Departamento de Botânica, Laboratório de Ecologia Vegetal e Aplicada, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE 50.670-901, Brasil.

*Autor para correspondência. E-mail: arturg.15@hotmail.com

Palavras-chave: florestas secas; perturbação antrópica; regeneração; caprinos; biocrostas.

RESUMO

As crostas biológicas de solo (biocrostas) são comunidades de microrganismos formadas por organismos fotossintetizantes, como cianobactérias, algas eucariontes, líquens e briófitas e não fotossintetizantes como bactérias e fungos. Essas associações ecológicas agregam partículas de solo, fixam nutrientes, retém umidade e controlam as populações vegetais vasculares. Porém, as biocrostas são frequentemente ameaçadas pela perturbação antrópica, como o pisoteio de animais domésticos e outras atividades humanas. Essas comunidades predominam em ambientes áridos e semiáridos, como a Caatinga, contudo, pouco se sabe para biocrostas nesse ecossistema brasileiro. Este estudo teve por objetivo descrever, em escala espacial e temporal, a organização das biocrostas, identificando as forças que estruturam estas comunidades em uma paisagem antrópica na Caatinga. Este estudo foi realizado no Parque Nacional do Catimbau (Buíque, Pernambuco, Brasil), em 34 parcelas permanentes de 0,1 ha (com áreas em estágio inicial de regeneração e floresta madura), além de buscas ativas de biocrostas em 10 locais fora das parcelas. As parcelas foram amostradas três vezes em um ano através do arranjo aleatório de 10 grids por parcela em cada amostragem, cobrindo assim as estações seca e chuvosa. Nas buscas ativas foram registrados 20 táxons para o Catimbau, um deles sendo no nível de família, 11 de gênero e oito de espécie de organismos componentes das biocrostas. Nas parcelas permanentes foram registrados oito morfotipos de crostas com todos os organismos fotossintetizantes supracitados, os quais estavam presentes em crostas consideradas em iniciais, intermediárias e em estágios tardios de sucessão. Ainda nas parcelas a cobertura total de biocrostas chegou a mais da metade do solo, sendo que a cobertura das parcelas por crosta de cianobactérias (crosta inicial) variou de 0,13% a 53,1% (média $\pm$ desvio padrão; $7,5 \pm 11,5$), crosta intermediária de 0,26% a 1,8% ($1,24 \pm 0,6$) e crosta tardia de 0,11% a 9,3% ($3,8 \pm 3,2$). Observou-se que o pisoteio por caprinos domésticos afetou a cobertura de biocrostas, suprimindo estas comunidades, que tendem a diminuir em cobertura de organismos tardios como líquens e briófitas. Locais de floresta madura com menos serrapilheira e solo mais compactos apresentaram incremento de briófitas às biocrostas. Estes achados demonstram que a Caatinga suporta comunidades de crostas taxonômica e ecologicamente diversas. Também reafirmam que biocrostas são sensíveis a mudanças no ambiente, como as ocasionadas por perturbações antrópicas. Se as biocrostas são afetadas negativamente pela presença de caprinos domésticos, é o manejo do solo na Caatinga que cria grandes porções de áreas abertas viáveis à colonização pelas biocrostas.

Palavras-chave: florestas secas; perturbação antrópica; regeneração; caprinos; biocrostas.

INTRODUÇÃO

As comunidades de microrganismos e plantas avasculares existentes sobre a superfície de solos com pouca ou nenhuma cobertura vegetal vascular são conhecidas como crostas biológicas de solo (ou biocrostas) (CHAMIZO et al., 2013). Comumente estas comunidades habitam ecossistemas tropicais e temperados (BELNAP; BÜDEL; LANGE, 2001). Nestes locais podem coexistir crostas físicas, formadas pelo impacto da chuva e concentração de sais no solo, e as biocrostas, formadas por exsudados orgânicos estruturas filamentosas da microbiota (BELNAP; BÜDEL, 2016; MAGER, 2010). As biocrostas existem há bilhões de anos na superfície da terra (BELNAP; WEBER; BÜDEL, 2016) e dominam paisagens secas por haver maior disponibilidade de luz e menor competição com plantas vasculares (BELNAP; LANGE, 2003; BOWKER, 2007). As biocrostas são compostas basicamente por organismos fotossintetizantes como cianobactérias, algas, briófitas e líquens, e não fotossintetizantes, como bactérias e fungos (BELNAP; LANGE, 2003; BÜDEL, 2002; WEBER; BÜDEL; BELNAP, 2016). Normalmente as biocrostas têm crescimento lento (AYUSO et al., 2017) e são sensíveis às perturbações antrópicas, as quais podem ser de origem mecânica, através do pisoteio animal (BELNAP; GILLETTE, 1998), ou de origem química, através do uso de pesticidas e derramamento de óleos (BELNAP; ELDRIDGE, 2001). Perturbadas, as crostas tendem a sofrer alterações negativas em sua composição e diversidade tanto funcional quanto de espécies (MALLÉN-COOPER; ELDRIDGE; DELGADO-BAQUERIZO, 2017), onde seus atributos funcionais, como a agregação do solo, fixação de nitrogênio e redução da erosão, são diretamente afetados (BELNAP, 1995, 2006).

As biocrostas desempenham diversos papéis importantes para o ecossistema, contudo o mais relevante é a aquisição de nutrientes, principalmente nitrogênio (BARGER et al., 2016; BELNAP, 2002) e carbono (MAGER, 2010; SANCHÓ et al., 2016). Além de fixarem nutrientes, as biocrostas evitam a sua lixiviação (BARGER et al., 2006). Outro papel importante das biocrostas é a modificação da agregação e porosidade das partículas de solo, principalmente em solos arenosos, devido às estruturas e metabólitos dos seus organismos constituintes, influenciando e alterando a aeração e hidrologia do solo (BARAN et al., 2015; BELNAP, 2006; BOWKER et al., 2013; CASTILLO-MONROY et al., 2011; MAZOR et al., 1996). As biocrostas, na verdade, funcionam como agregadoras de partículas do solo, o que aumenta a estabilidade, reduzindo a erosão por vento e água além da perda de umidade pelo solo, (BELNAP; BÜDEL, 2016; BU et al., 2015). No nível de comunidades das plantas vasculares, afetam o controle da germinação de sementes e a regulação da disponibilidade e

distribuição de água e nutrientes no solo (BELNAP; PRASSE; HARPER, 2001; DEINES et al., 2007; SERPE et al., 2006; SONG; LI; HUI, 2017).

Ao colonizar os solos, as biocrostas seguem uma sequência de sucessão iniciada pela instalação de cianobactérias e algas, que propiciam o estabelecimento de líquens e briófitas, pelo processo de sucessão inicial em ecossistemas terrestres (BELNAP, 1995, 2001a). Além disso, as cianobactérias são o maior componente da biomassa das biocrostas (BELNAP, 2003b; BÜDEL, 2005). Também, conseguem se estabelecer em solos instáveis, agregando as partículas do solo a partir de seus filamentos e de sua matéria orgânica expelida (BARAN et al., 2015; BOWKER et al., 2013; GUO et al., 2008), permitindo que as hepáticas, os líquens e os musgos se instalem posteriormente (BELNAP, 1995; BELNAP et al., 2001). As cianobactérias e os cianolíquens (líquens formados por fungos e cianobactérias) são os principais responsáveis pela fixação do nitrogênio atmosférico, pois apresentam estruturas especializadas (i.e. câmaras anóxicas) para esta função (BARGER et al., 2016; BELNAP, 1995). Além de nitrogênio, as cianobactérias são as responsáveis por captar outros nutrientes para o ecossistema e também desempenham importantes funções hidrológicas nas biocrostas (BELNAP, 2006; CHAMIZO et al., 2016).

Na América do Sul, especialmente no ecossistema da Caatinga, quase inexistem estudos que esbocem um retrato de como as biocrostas estão constituídas e distribuídas no espaço (BÜDEL, 2001a). Embora seja potencialmente importantes para a dinâmica de sucessão e regeneração em ecossistemas tropicais secos (i.e. áridos e semiáridos), a delicada associação de micro-organismos e partículas de solo está exposta às ações antrópicas, em ecossistemas tropicais e temperados (ver CONCOSTRINA-ZUBIRI et al., 2014; JIMENEZ AGUILAR et al., 2009), como por exemplo, as perturbações geradas por rebanhos de caprinos domésticos amplamente distribuídos na região neotropical. Diversos estudos documentaram mundialmente que o pisoteio animal, dentre outros fatores, pode reduzir drasticamente a cobertura e riqueza de espécies nessas crostas (BELNAP, 2001a). Além de caprinos, a conversão da vegetação/cobertura do solo nativa em áreas de cultivo seguramente pode afetar a distribuição e diversidade dos organismos do ecossistema (BARLOW et al., 2016) e, por consequência, impedir a existência de biocrostas diversas.

De fato, a Caatinga representa um cenário interessante para o estudo das biocrostas, tanto do ponto de vista da organização das comunidades e das funções ecológicas, quanto das complexa relação com a perturbação antrópica. Como floresta seca, inicialmente não se espera que as crostas biológicas predominem em todos os locais, dada a interação negativa

entre crostas e plantas vasculares (BELNAP; PRASSE; HARPER, 2001; MAESTRE; CORTINA, 2002). Todavia, a Caatinga, como as demais florestas tropicais secas, está sendo transformada gradativamente em paisagens antrópicas, formando mosaicos compostos por áreas agrícolas, roças abandonadas, florestas em diferentes estágios de regeneração e florestas maduras, em resposta a uma agricultura itinerante e a criação de rebanhos que se alimentam da vegetação nativa (TABARELLI et al., 2017). Esta transformação se dá através da perturbação antrópica que ocorre de forma aguda, como através da agricultura de corte e queima (BARLOW et al., 2016) e crônica quando há a extração de madeira e pastejo por animais domésticos (SINGH, 1998). Neste cenário ecológico emergente e dinâmico, espera-se uma relação complexa entre as crostas, humanos e a dinâmica de regeneração da Caatinga.

Este estudo teve como objetivo apresentar, pela primeira vez, uma descrição das crostas biológicas presentes em uma paisagem antrópica da Caatinga, identificando-se as forças que controlam a distribuição espacial, a cobertura, a composição taxonômica e ecológica das crostas neste ambiente. Partimos da hipótese de que as perturbações antrópicas têm tanto efeitos positivos como negativos sobre as crostas. A agricultura de corte-e-queima cria habitats mais abertos e, portanto, passíveis a colonização pelas crostas. Por outro lado, a presença de caprinos deve influenciar negativamente, tanto a cobertura como o estágio sucessional das crostas. Desta forma, espera-se que (1) cobertura, (2) composição taxonômica e (3) estágio sucessional das crostas sejam afetadas pelas variáveis estágio sucessional da floresta (em regeneração vs. madura), cobertura de serapilheira (proxy de competição de plantas vasculares por luz), trilhas e fezes de caprinos, e compactação do solo (estas últimas sendo proxy de perturbação antrópica crônica relacionadas a criação de animais doméstico).

MÉTODOS

Área de Estudo

Este estudo foi realizado em uma paisagem antrópica da Caatinga, no Parque Nacional do Catimbau (Parna Catimbau; Figura 1 – material suplementar). O Parna Catimbau possui uma área de 607 km² e está localizado entre os municípios de Buíque, Tupanatinga e Ibimirim, no interior do estado de Pernambuco, Brasil (8°24'00" e 8°36'03" S; 37°00'30" e 37°10'40" W). O clima regional é sazonalmente seco, (semiárido com transição para o tropical chuvoso) com temperatura média anual de 23°C (SAMPAIO, 1995). No Catimbau, a precipitação pluviométrica anual varia entre 500 e 1000 mm com chuvas concentradas no período entre março e julho (RITO et al., 2017). O solo é predominante do tipo litossolo de origem

sedimentar com areias quartzosas (SNE, 2002) e sua vegetação predominante é majoritária floresta seca constituída por um mosaico de caatingas arbóreas e arbustivas e vegetação de “scrubby” onde destacam-se as cactáceas e euforbiáceas e fabáceas (RITO et al., 2017).

Identificação taxonômica das crostas biológicas de solo

Para a identificação taxonômica dos componentes das crostas biológicas de solo foram coletadas amostras por busca ativa em dez áreas onde elas predominam na paisagem (Tabela 1 – material suplementar). Foram utilizadas placas de Petri fabricados em PET, que foram pressionadas contra o solo. Com o auxílio de uma espátula foi desagregado o material do restante do solo (Figura 2 – material suplementar). Para acondicionamento, as amostras foram vedadas com fita adesiva e filme plástico. A identificação taxonômica foi realizada com chaves (ver ENGLER, 2012) sob o auxílio de lupa (aumento ca. 10x) e microscópio (aumento ca. 100x) para o máximo de organismos possível.

Quantificação da cobertura das crostas e da perturbação antrópica

A amostragem da cobertura de crostas foi realizada dentro de 34 parcelas (0.1ha cada) permanentes sendo 19 parcelas de floresta madura sem histórico de uso da terra para a agricultura e 15 parcelas em regeneração natural após o abandono da agricultura de corte e queima. As parcelas estavam distribuídas em gradientes de perturbação antrópica crônica e precipitação pluviométrica média anual (500-1000 mm), conforme descrito em Rito et al. (2017). Foram realizadas três amostragens quadrimestrais durante o período de um ano (agosto de 2017 a julho de 2018). Foi quantificada a cobertura do solo utilizando o método de “*intercept point*” (veja LEVY; MADDEN, 1933), quantificando-se assim o percentual de cobertura do solo por (1) crosta biológica de solo, (2) trilha de caprinos e (3) plantas anuais (Figura 3 – material suplementar). Para isso foram utilizados 10 quadrantes de 0,5 m x 0,5 m (0,25 m²) fabricados em tubos PVC, subdivididos com barbante em vinte e cinco pequenos quadrados de 0,1 m x 0,1 m (0,1 m²) formando um “*grid*”. Os quadrantes foram lançados a cada 10 m, com base em dois transectos de 50 m traçados dentro da parcela (entre as laterais de 20 m da parcela) estando 10 m distantes entre si e a 5 m de distância das laterais da parcela.

Em seguida, em cada quadrante foi quantificada a biomassa de serrapilheira acumulada (kg ha⁻¹). Também foi contado o número de fezes de caprinos no quadrante.

Finalmente, mediu-se a compactação do solo através de um penetrômetro produzido com uma haste de aço afiada de uma altura de 1,5 m a qual era lançada dentro de uma vara de cano PVC 32 mm (1,5 m de comprimento) contra o solo (LEAL; WIRTH; TABARELLI, 2007). A presença de trilhas, a quantidade de fezes, a compactação do solo e a biomassa de serrapilheira acumulada foram consideradas como indicadores de perturbação antrópica crônica, pois são resultantes ou afetadas pelo pastejo animal (ARNAN et al., 2018, no prelo).

As crostas foram categorizadas em oito morfotipos de acordo com o organismo em estágio mais avançado de sucessão (Figura 4 – material suplementar). Para diferir os tipos de cobertura nas parcelas, as crostas foram classificadas de acordo com o estágio de sucessão (AYUSO et al., 2017; BELNAP; WEBER; BÜDEL, 2016): (1) crosta de cianobactérias, (2) crosta de líquen e (3) crosta de briófitas (Figura 5).

Análise dos Dados

A unidade amostral se constituiu do somatório de todos os quadrantes obtidos em cada parcela ($n = 34$), juntando-se as três amostragens realizadas em cada parcela, o que resultou no total de uma amostra consolidada por parcela. A quantidade de quadrículos amostrados contendo a cobertura biocrostas, por trilhas de caprinos ou por plantas anuais foi transformada para percentual (p) pela proporção de quadrículos amostrados contendo a biocrosta (q^a) e quantidade total de quadrículos amostrados em campo (q^t) ($p = q^a / q^t$). Utilizou-se o coeficiente de correlação de Pearson para testar as relações existentes entre as variáveis preditoras associadas à perturbação crônica: cobertura por trilha de caprinos, quantidade de fezes de caprinos, compactação do solo e biomassa de serrapilheira acumulada. Foram utilizados modelos lineares generalizados mistos (GLMM), para testar como as variáveis preditoras indicadoras de perturbação antrópica crônica (cobertura por trilha de caprinos, compactação do solo e biomassa de serrapilheira acumulada), o estágio de sucessão (floresta madura e floresta em regeneração) e sua interação afetam as variáveis dependentes: (1) a cobertura por crosta biológica de solo total, (2) riqueza de morfotipos de biocrostas, e (3) a cobertura de crostas de cianobactéria, (4) líquen e (5) briófitas. Foi utilizada regressão linear simples para testar a se crostas incrementam riqueza de morfotipos à medida que aumenta a sua cobertura. Todas as análises foram realizadas no ambiente de linguagem de programação R 3.0.0 utilizando os pacotes *nlme*, *stats*, *mlmRev*, *lme4*, *gplots*, *psych* e *Rcmdr*.

RESULTADOS

Na paisagem do Catimbau (i.e. busca ativa em 10 locais) foram registrados 20 táxons componentes das crostas biológicas de solo, sendo um deles no nível de família, 11 no de gênero e oito no de espécie, incluindo cianobactérias, algas, líquens, hepáticas e musgos (Tabela 1 – material suplementar; Figura 5). Entre os táxons, 30% eram briófitas (20 ocorrências), 30% cianobactérias (15 ocorrências), 25% líquens (oito ocorrências), 10 % algas (duas ocorrências registradas) e 5% eram de fungos (uma ocorrência). Os táxons com maior frequência ou distribuição espacial foram as hepáticas *Riccia* sp. 1 e sp. 2, o musgo *Bryum exile* e a cianobactéria *Scytonema* sp. Vale destacar também que houve uma nova ocorrência do líquen *Peltula michoacanensis* para América do Sul onde apenas era descrita para Europa, América do Norte e África (Figura 6).

Na escala espacial da parcela (i.e. colapsando todos os grids em cada parcela em três leituras aleatórias), ocorreram crostas em três estágios sucessionais (Figura 5), embora em seis parcelas (17,6%), nenhuma crosta foi amostrada durante as três amostragens realizadas. As crostas foram compostas em média por $2,2 \pm 1,2$ morfotipos taxonômicos, incluindo crostas de cianobactéria (dois morfotipos), líquens (quatro morfotipos), hepáticas (um morfotipo) e musgos (um morfotipo) (Figura 4). Todavia, a maioria das crostas (44,4% das 27 crostas amostradas) foi constituída apenas por cianobactérias (i.e. crostas iniciais), particularmente aquelas dominadas por *Scytonema* sp. Apenas 7,4% das crostas apresentaram a ocorrência de líquens, particularmente *Acarospora* sp. (crostas sucessionais intermediárias), enquanto que 48,2% apresentaram a presença de musgos; i.e. biocrostas tardias com musgos e hepáticas (Figura 5). A cobertura total de crostas nas parcelas variou de 0% a 54,4% ($n = 34$ parcelas), sendo que a cobertura das parcelas por crosta inicial (crosta de cianobactérias) variou entre 0,13% e 53,1% (média $\pm$ desvio padrão, $7,5 \pm 11,5$), crosta intermediária entre 0,26% e 1,8% ($1,24 \pm 0,6$) e crosta tardia entre 0,11% e 9,3% ($3,8 \pm 3,2$) considerando apenas as parcelas onde as mesmas ocorreram.

O ambiente disponível para a ocorrência das crostas apresentou grande heterogeneidade física e biológica. Nas 34 parcelas, a biomassa de serapilheira variou entre $29,1 \text{ kg ha}^{-1}$ e $524,7 \text{ kg ha}^{-1}$ ($195,4 \pm 120,3$), a cobertura por trilhas entre 0% e 88,3% ($39,6 \pm 21,5$), a compactação do solo (penetrabilidade) entre 3,8 cm e 17,7 cm ($10,7 \pm 2,8$), a quantidade de fezes entre 0,0 e 48,6 unidades/m² ($16 \pm 14,4$) e a cobertura por plantas anuais entre 0,0% e 54,5 ($8,7 \pm 12,1$). Todavia, alguns dos indicadores de perturbação antrópica

crônica apresentaram autocorrelação. Desta forma, foram selecionados apenas três das quatro variáveis inicialmente selecionadas para explicar a ocorrência das crostas biológicas de solo: a cobertura de trilha (%), a biomassa de serrapilheira fina (kg ha^{-1}) e a compactação do solo (penetrabilidade em cm), sendo excluída a quantidade de fezes (correlacionada com a compactação do solo) (Tabela 2 – material suplementar).

Nas parcelas, a cobertura total de crostas diminuiu com: (1) maior cobertura de trilhas de caprinos (Tabela 1, Figura 1a), (2) maior biomassa de serrapilheira fina (Tabela 1; Figura 1b), e (3) menor compactação do solo (Tabela 1; Figura 1c). Um padrão semelhante para compactação do solo foi observado para a riqueza de morfotipos de crostas, a qual diminuiu em áreas com menor compactação do solo (Tabela 1; Figura 1f). Já a cobertura de crosta de cianobactérias apenas respondeu, negativamente, ao aumento de serrapilheira (Tabela 1; Figura 1h), enquanto que as crostas de briófitas responderam negativamente apenas as trilhas de caprinos e positivamente a compactação do solo (Tabela 1; Figuras 1m e 1o). Todavia, não foi encontrada nenhuma relação significativa entre a cobertura por crostas intermediárias (crostas de líquens) e as variáveis explicativas (Figuras 1j, 1k e 1l). A cobertura por plantas anuais também não teve efeitos significativos sobre a cobertura por biocrostas. O estágio de sucessão da vegetação (floresta em regeneração ou madura) não afetou de forma direta as biocrostas, mas a sua interação com a compactação do solo afetou a cobertura total de biocrostas e a cobertura de crosta de briófitas, sendo mais forte esta interação na floresta madura (Tabela 1; Figuras 1c, 1o). Finalmente, a riqueza de morfotipos de biocrostas aumentou em áreas com maior cobertura de biocrosta (Figura 2).

DISCUSSÃO

Os resultados deste estudo são os primeiros para a Caatinga e sugerem que paisagens antrópicas nesta biota são capazes de suportar crostas biológicas de diferentes estágios sucessionais, com elevada diversidade taxonômica e ecológicas, mesmo tratando-se de uma paisagem florestal. Especificamente, crostas compostas por todos os grupos morfológicos e grandes grupos taxonômicos estão presentes em todos os ambientes (de roça abandonada à floresta madura), embora haja uma predominância de crostas iniciais dominadas pela cianobactéria *Scytonema* sp em áreas com menor produção de serrapilheira (i.e. áreas mais abertas) e com menor cobertura de trilhas de caprinos.

Além da composição taxonômica diversa, nossas estimativas indicam que mais de metade do solo pode estar coberto por crostas, e as crostas intermediárias e tardias tiveram ocorrência/cobertura mais restrita (i.e. 0.2 - 9%). Ao contrário do esperado, na Caatinga as crostas biológicas não estão respondendo diretamente ao estágio sucessional da vegetação (florestas secundárias e tardias), mas sim a outros fatores que estão associados, como a compactação do solo, a serapilheira e o pisoteio por caprinos. Por exemplo, pode haver crostas de todos os estágios sucessionais em florestas maduras, onde o pisoteio e a quantidade de serapilheira sejam pouco expressivos, ou em áreas de pastagens abandonadas, com baixo pisoteio, como documentado no parque. Estes resultados indicam que as crostas biológicas são um elemento importante do ecossistema Caatinga em paisagens antrópicas (i.e. mosaico agrícola-florestal), sendo a dinâmica de uso do solo e as pressões antrópicas associadas às forças estruturadoras das crostas biológicas nesta biota.

Comumente, crostas biológicas de solo predominam em paisagens com pouca cobertura por plantas vasculares (i.e. regiões áridas e semiáridas dominados por arbustos esparsos) e têm papéis ecológicos relevantes (agregação do solo e incorporação de nutrientes). Por outro lado, as biocrostas podem predominar na ausência total ou parcial de perturbação antrópica, particularmente a presença de rebanhos de animais domésticos (AYUSO et al., 2017; BELNAP; WEBER; BÜDEL, 2016). Nossos achados sugerem que mesmos em biotas florestais, as crostas biológicas podem ser ricas e abundantes, caso se estabeleçam em paisagens antrópicas. Embora comparações possam ser feitas de forma limitada, devido a diferenças de esforço e método de coleta, a presença de pelo menos 20 táxons indica que a Caatinga abriga comunidades ricas na escala de paisagem. Entre os táxons encontrados destacam-se os gêneros *Bryum* (musgo), *Riccia* (hepática), *Cladonia* (líquen), *Scytonema* (cianobactéria), *Nostoc* (cianobactéria), *Schizothrix* (cianobactéria) e *Chlorella* (alga verde), todos com ampla distribuição geográfica em várias biotas tropicais e temperadas. Crostas compostas por táxons de ampla distribuição geográfica e com baixo nível de endemismo parece ser um padrão global (BELNAP; LANGE, 2003). Especificamente, estudos na África (ver BÜDEL et al., 2009), Europa (ver BÜDEL et al., 2014), América do Norte (ver ROSENTERTER; BELNAP, 2001) e Oceania (ver THOMPSON; ELDRIDGE; BONSER, 2006) evidenciam a presença destes táxons nas suas biocrostas.

De forma geral, essa riqueza de táxons no nível genérico variou entre um e oito em cada local dentre os 14 gêneros descritos para os 10 locais. Porém, outros esforços sinalizam que pode ser encontrada uma diversidade maior de táxons como em um ecossistema na

Austrália, onde se encontrou um total de 86 gêneros em 83 locais (THOMPSON; ELDRIDGE; BONSER, 2006) e em sete ecossistemas na África, onde se encontrou mais de 60 táxons (BÜDEL et al., 2009). Comparações no nível de espécie ainda são muito limitadas, dada a falta de conhecimento e a presença de espécies não descritas nas comunidades em escala global. Outro aspecto importante no caso da Caatinga é a ocorrência de crostas intermediárias com líquens, mas também aquelas consideradas tardias devido à presença de musgos e hepáticas. A Caatinga tem condições para o desenvolvimento deste tipo de assembleias de organismos “típico” de áreas áridas abertas dominadas por arbustos esparsos, dado a competição com plantas vasculares sombreadoras e a serrapilheira por elas produzidas (BELNAP, 2003a). De fato, como foi proposto inicialmente, a ocorrência de crostas biológicas é dependente das perturbações antrópicas (que reduzem cobertura de plantas vasculares), pois ocorreram na floresta madura menos perturbadas. Neste ambiente, a sazonalidade das folhas e a baixa biomassa florestal podem criar condições favoráveis à persistência de crostas (i.e. micro-sítios com alta exposição luminosa, solo firmes e com baixa densidade de caprinos), como observado por Jamelli (2015) em uma paisagem de Caatinga, que mostrou ter densidade desses animais abaixo da média da região. Estes achados contradizem a ideia de que ambientes florestais, mais especificamente aqui florestas secas, tendem a ser pouco promissores para as crostas, pois a cobertura do solo é preenchida pela matéria orgânica da serrapilheira e as árvores são menos esparsas, causando intenso sombreamento (THOMPSON; ELDRIDGE; BONSER, 2006; ULLMANN; BÜDEL, 2001).

Complementarmente, a busca ativa por crostas no Catimbau revelou a presença de grandes manchas de crostas em áreas de pastagens e roças abandonadas, principalmente crostas iniciais dominadas por *Scytonema* sp. e comumente associadas a arbustos esparsos de plantas vasculares como *Jatropha* spp. e *Croton* spp. (veja a Figura 7 – material suplementar). Desta forma, é razoável propor que a conversão da floresta madura em mosaicos agrícola-florestais amplia a possibilidade de colonização por crostas, aumentando a cobertura por crostas sobre o solo (incluindo áreas de produção recentemente abandonadas), especialmente num contexto de cultura agrícola sem tecnologia e uso de fertilizantes que leva a um constante abandono da terra após poucos anos (METZGER, 2003). Nesta perspectiva, a floresta madura operaria como área fonte no início do processo de antropização da paisagem, com a presença de plantas lenhosas favorecendo as crostas via micro-sítios, às margens dessas plantas, menos sujeitos ao pisoteio por caprinos, embora mais sujeitos a deposição de serrapilheira e a

competição por luz. Surge assim a hipótese de que estes arbustos esparsos funcionem com plantas facilitadoras e nucleadoras da regeneração da floresta pós agricultura-pecuária.

De fato, independente do hábitat, os caprinos parecem exercer um impacto negativo no processo sucessional das crostas na Caatinga. Este achado é coerente com outros estudos identificando o pisoteio de animais de médio porte, como os caprinos, sendo um importante perturbador das biocrostas por quebrarem filamentos agregadores do solo (FERRENBURG; REED; BELNAP, 2015). As cianobactérias filamentosas como *Scytonema* sp. e *Microcoleus vaginatus* predominaram na nossa paisagem e têm sido indicadas como agregadores de solos arenosos; i.e. um dos serviços ecossistêmicos providos pelas crostas (FERRENBURG; REED; BELNAP, 2015). Ao serem submetidas ao pisoteio, há a quebra de seus filamentos sensíveis, destruindo quase que totalmente a estrutura física, o que acaba por inibir o recrutamento de líquens e briófitas (BARAN et al., 2015; BOWKER et al., 2013; GUO et al., 2008). No geral o pisoteio pode gerar, além da perda de cobertura total por biocrostas, a perda de associações de crostas mais ricas que contenham líquens e briófitas (FERRENBURG; TUCKER; REED, 2017). Mas, surpreendentemente, as cianobactérias conseguem superar os demais organismos das biocrostas existindo em locais ainda afetados pelo pisoteio, o que facilita a compreensão do motivo pelo qual as florestas maduras da Caatinga também tenham biocrostas (THOMPSON; ELDRIDGE; BONSER, 2006). É provável que nestes ambientes onde houve a perturbação mecânica das biocrostas elas só consigam alcançar estágios avançados de sucessão caso sejam utilizados métodos por inoculação para sua restauração, que propiciará o incremento dos musgos e briófitas (BELNAP, 1995; ZHANG et al., 2006).

Fora o fator perturbação por pisoteio, pôde-se notar que as crostas tenderam a existir, em cobertura e diversidade nos solos mais compactos, que são mais resistentes e estáveis, o que, em teoria, facilita a colonização pelos filamentos dos microrganismos (THOMPSON; ELDRIDGE; BONSER, 2006). De fato, em solos mais firmes verificou-se maior cobertura de crostas, além do incremento de briófitas, como visto em florestas decíduas do leste Australiano (BELNAP, 1995, 2003a). Aqui também há uma relação potencial com os caprinos na Caatinga, os quais podem manter o solo arenoso desagregado no nível superficial, dificultando a proliferação das biocrostas mais tardias. Torna-se razoável assumir que apesar dos caprinos consumirem serapilheira (um fator de controle das crostas), o intenso pisoteio não permite que as crostas se estabeleçam e/ou se desenvolvam em direção aos estágios sucessionais mais tardios ou avançados, como ocorre em áreas de floresta madura com baixa densidade animal. Esta é mais uma evidência do papel de engenheiro de ecossistema que estes

animais podem ter (ULLMANN; BÜDEL, 2003; ZHANG et al., 2006), desta vez controlando outro engenheiro de ecossistema, as crostas.

Em síntese, as crostas biológicas parecem ser um componente conspícuo das paisagens antrópicas na Caatinga se beneficiando da criação de mosaicos agrícola-florestais, nos quais as crostas proliferam alcançando boa cobertura e todos os estágios sucessionais, mas também estão expostas aos efeitos controladores impostos pelos caprinos, cobertura de serapilheira e atributos do solo. A floresta madura pode ser a área fonte para as crostas e, embora a presença de vegetação lenhosa (principalmente arbustos ramificados no nível do solo) possa ser negativa (i.e. competição e cobertura de serapilheira) também parece oferecer uma proteção contra os caprinos. Nesta perspectiva, deve haver um ótimo entre cobertura florestal e os caprinos para a ocorrência das crostas em seu pleno desenvolvimento em termos de cobertura, estágio sucessional e serviços prestados. Considerando a intensa dinâmica do uso do solo provocado pela agricultura itinerante na Caatinga, futuros estudos precisam investigar o papel ecológico das crostas na regeneração da floresta.

AGRADECIMENTOS

Este estudo foi financiado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, PELD processo 441386/2016-4) (APQ 0138-2.05/14), à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES, PROBRAL processo 99999.008131/2015-05) e a Fundação de Amparo a Pesquisa à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE, PRONEX processo APQ-0138-2.05/14). Agradecemos também a CAPES pela bolsa de mestrado para AGS Menezes e a CNPq pela bolsa de produtividade para M Tabarelli. Finalmente, agradecemos sinceramente à IR Leal, ao FPL Melo, ao FFS Siqueira, D Jamelli, à MFGS de Barros, à A Santos, à AC Silva, à J Ferreira, ao RS Gomes, à CM Knoechelmann e ao JB Silva por toda ajuda na coleta e análise de dados e a todos os membros dos laboratórios LIPA e LEVA.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARNAN, X. et al. A framework for deriving measures of chronic anthropogenic disturbance: Surrogate, direct, single and multi-metric indices in Brazilian Caatinga. **Ecological Indicators**, v. 94, p. 274–282, 1 nov. 2018.
- AYUSO, S. V. et al. Microbial Nursery Production of High-Quality Biological Soil Crust Biomass for Restoration of Degraded Dryland Soils. **Applied and environmental microbiology**, v. 83, n. 3, p. e02179-16, 1 fev. 2017.
- BARAN, R. et al. Exometabolite niche partitioning among sympatric soil bacteria. **Nature Communications**, v. 6, p. 8289, 22 set. 2015.
- BARGER, N. N. et al. Impacts of Biological Soil Crust Disturbance and Composition on C and N Loss from Water Erosion. **Biogeochemistry**, v. 77, n. 2, p. 247–263, fev. 2006.
- 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, 2016. p. 257–285.
- BARLOW, J. et al. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. **Nature**, v. 535, n. 7610, p. 144–147, 29 jul. 2016.
- BELNAP, J. Surface Disturbances: Their Role in Accelerating Desertification. In: **Desertification in Developed Countries**. Dordrecht: Springer Netherlands, 1995. p. 39–57.
- BELNAP, J. Comparative Structure of Physical and Biological Soil Crusts. In: **Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management**. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2001. p. 177–191.
- BELNAP, J. et al. **Biological Soil Crusts: Ecology and Management**. Denver, Colorado: USDI-BLM US Department of the Interior, Bureau of Land Management, National Science and Technology Center., 2001.
- BELNAP, J. Nitrogen fixation in biological soil crusts from southeast Utah, USA. **Biology and Fertility of Soils**, v. 35, n. 2, p. 128–135, 1 abr. 2002.
- BELNAP, J. The World at Your Feet: Desert Biological Soil Crusts. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 1, n. 4, p. 181, 1 maio 2003a.
- BELNAP, J. Biological soil crusts in deserts: a short review of their role in soil fertility, stabilization, and water relations. **Algological Studies**, v. 109, n. 1, p. 113–126, 1 ago. 2003b.
- BELNAP, J. The potential roles of biological soil crusts in dryland hydrologic cycles. **Hydrological Processes**, v. 20, n. 15, p. 3159–3178, 15 out. 2006.
- BELNAP, J.; BÜDEL, B. Biological Soil Crusts as Soil Stabilizers. In: **Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands**. Cham: Springer International Publishing, 2016. p. 305–320.
- BELNAP, J.; BÜDEL, B.; LANGE, O. L. **Biological Soil Crusts: Characteristics and Distribution**. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2001.

BELNAP, J.; ELDRIDGE, D. Disturbance and Recovery of Biological Soil Crusts. In: **Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management**. Berlin, Heidelberg: Springer, Berlin, Heidelberg, 2001. p. 363–383.

BELNAP, J.; GILLETTE, D. A. Vulnerability of desert biological soil crusts to wind erosion: the influences of crust development, soil texture, and disturbance. **Journal of Arid Environments**, v. 39, n. 2, p. 133–142, 1 jun. 1998.

BELNAP, J.; LANGE, O. L. **Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management**. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2003. v. 150

BELNAP, J.; PRASSE, R.; HARPER, K. T. Influence of Biological Soil Crusts on Soil Environments and Vascular Plants. In: **Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management**. Berlin, Heidelberg: Springer, Berlin, Heidelberg, 2001. p. 281–300.

BELNAP, J.; WEBER, B.; BÜDEL, B. Biological Soil Crusts as an Organizing Principle in Drylands. In: **Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands**. Cham: Springer, Cham, 2016. p. 3–13.

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

BOWKER, M. A. et al. Hydrology in a patterned landscape is co-engineered by soil-disturbing animals and biological crusts. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 61, p. 14–22, 1 jun. 2013.

BU, C. et al. The combined effects of moss-dominated biocrusts and vegetation on erosion and soil moisture and implications for disturbance on the Loess Plateau, China. **Plos One**, v. 10, n. 5, p. e0127394, 20 maio 2015.

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

BÜDEL, B. Diversity and Ecology of Biological Crusts. In: **Progress Botany**. Berlin, Heidelberg: Springer, Berlin, Heidelberg, 2002. p. 386–404.

BÜDEL, B. Microorganisms of Biological Crusts on Soil Surfaces. In: **Microorganisms in Soils: Roles in Genesis and Functions**. Berlin/Heidelberg: Springer-Verlag, 2005. p. 307–323.

BÜDEL, B. et al. Southern African Biological Soil Crusts are Ubiquitous and Highly Diverse in Drylands, Being Restricted by Rainfall Frequency. **Microbial Ecology**, v. 57, n. 2, p. 229–247, 11 fev. 2009.

BÜDEL, B. et al. Improved appreciation of the functioning and importance of biological soil crusts in Europe: the Soil Crust International Project (SCIN). **Biodiversity and Conservation**, v. 23, n. 7, p. 1639–1658, 2 jun. 2014.

CASTILLO-MONROY, A. P. et al. Biological Soil Crust Microsites Are the Main Contributor to Soil Respiration in a Semiarid Ecosystem. **Ecosystems**, v. 14, n. 5, p. 835–847, 27 ago. 2011.

- CHAMIZO, S. et al. The role of biological soil crusts in soil moisture dynamics in two semiarid ecosystems with contrasting soil textures. **Journal of Hydrology**, v. 489, p. 74–84, 10 maio 2013.
- CHAMIZO, S. et al. Biocrusts positively affect the soil water balance in semiarid ecosystems. **Ecohydrology**, v. 9, n. 7, p. 1208–1221, 1 out. 2016.
- CONCOSTRINA-ZUBIRI, L. et al. Biological soil crusts across disturbance–recovery scenarios: effect of grazing regime on community dynamics. **Ecological Applications**, v. 24, n. 7, p. 1863–1877, 1 out. 2014.
- DEINES, L. et al. Germination and seedling establishment of two annual grasses on lichen-dominated biological soil crusts. **Plant and Soil**, v. 295, n. 1–2, p. 23–35, 11 jun. 2007.
- ENGLER, A. **Syllabus of plant families : Adolf Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien**. 13. ed. Stuttgart, Germany: Borntraeger Science Publishers, 2012.
- 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 of the United States of America**, v. 112, n. 39, p. 12116–21, 29 set. 2015.
- 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, n. 3, p. 160–167, 1 abr. 2017.
- GUO, Y. et al. Biological soil crust development and its topsoil properties in the process of dune stabilization, Inner Mongolia, China. **Environmental Geology**, v. 54, n. 3, p. 653–662, 28 abr. 2008.
- JAMELLI, D. **Área de vida de caprinos domésticos (Capra hircus, Bovidae) em uma paisagem de Caatinga antropizada**. Universidade Federal de Pernambuco, 2015.
- JIMENEZ AGUILAR, A. et al. Biological soil crusts exhibit a dynamic response to seasonal rain and release from grazing with implications for soil stability. **Journal of Arid Environments**, v. 73, n. 12, p. 1158–1169, 1 dez. 2009.
- LANGE, O. L. et al. Taxonomic Composition and Photosynthetic Characteristics of the “Biological Soil Crusts” Covering Sand Dunes in the Western Negev Desert. **Functional Ecology**, v. 6, n. 5, p. 519, 1992.
- LEVY, E.; MADDEN, E. The point method for pasture analysis. **Nova Zelândia J Agr**, v. 46, p. 267–279, 1933.
- MAESTRE, F. T.; CORTINA, J. Spatial patterns of surface soil properties and vegetation in a Mediterranean semi-arid steppe. **Plant and Soil**, v. 241, n. 2, p. 279–291, 2002.
- MAGER, D. M. Carbohydrates in cyanobacterial soil crusts as a source of carbon in the southwest Kalahari, Botswana. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 42, n. 2, p. 313–318, 1 fev. 2010.
- MALLEN-COOPER, M.; ELDRIDGE, D. J.; DELGADO-BAQUERIZO, M. Livestock grazing and aridity reduce the functional diversity of biocrusts. **Plant and Soil**, p. 1–11, 26 ago. 2017.

- MAZOR, G. et al. The role of cyanobacterial exopolysaccharides in structuring desert microbial crusts. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 21, n. 2, p. 121–130, 1 out. 1996.
- METZGER, J. P. Effects of slash-and-burn fallow periods on landscape structure. **Environmental Conservation**, v. 30, n. 4, p. S0376892903000341, dez. 2003.
- RITO, K. F. et al. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 3, p. 828–838, 1 maio 2017.
- ROSENTRETER, R.; BELNAP, J. Biological Soil Crusts of North America. In: **Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management**. [s.l.: s.n.]. p. 31–50.
- SAMPAIO, E. S. B. Overview of the Brazilian caatinga. **Seasonally dry tropical forests**, p. 35–63, 1995.
- SANCHO, L. G. et al. Carbon Budgets of Biological Soil Crusts at Micro-, Meso-, and Global Scales. In: **Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands**. Cham: Springer International Publishing, 2016. p. 287–304.
- SERPE, M. D. et al. Germination and seed water status of four grasses on moss-dominated biological soil crusts from arid lands. **Plant Ecology**, v. 185, n. 1, p. 163–178, 14 jul. 2006.
- SINGH, S. Chronic disturbance , a principal cause of environmental. **Environmental Conservation**, v. 25, n. 1, p. 1–2, 1998.
- SNE. Projeto Técnico para a Criação do Parque Nacional do Catimbau/PE. **Proposta para Criação do Parque Nacional do Catimbau/PE - Sociedade Nordestina de Ecologia**, 2002.
- SONG, G.; LI, X.; HUI, R. Effect of biological soil crusts on seed germination and growth of an exotic and two native plant species in an arid ecosystem. **Plos One**, v. 12, n. 10, p. e0185839, 4 out. 2017.
- TABARELLI, M. et al. The Future of the Caatinga. In: **Caatinga**. Cham: Springer International Publishing, 2017. p. 461–474.
- THOMPSON, W. A.; ELDRIDGE, D. J.; BONSER, S. P. Structure of biological soil crust communities in *Callitris glaucophylla* woodlands of New South Wales, Australia. **Journal of Vegetation Science**, v. 17, n. 3, p. 271–280, 24 jan. 2006.
- ULLMANN, I.; BÜDEL, B. Biological Soil Crusts of Africa. In: **Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management**. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2001. p. 107–118.
- ULLMANN, I.; BÜDEL, B. Ecological Determinants of Species Composition of Biological Soil Crusts on a Landscape Scale. In: **Biological soil crusts : structure, function, and management**. Berlin, Heidelberg: Springer, Berlin, Heidelberg, 2003. p. 203–213.
- WEBER, B.; BÜDEL, B.; BELNAP, J. **Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands**. Cham: Springer International Publishing, 2016. v. 226
- ZHANG, Y. M. et al. The microstructure of microbiotic crust and its influence on wind erosion for a sandy soil surface in the Gurbantunggut Desert of Northwestern China. **Geoderma**, v. 132, n. 3–4, p. 441–449, 1 jun. 2006.

TABELAS E FIGURAS

Tabela 1. Efeito da biomassa de serapilheira fina (kg ha^{-1}), do estágio de sucessão da vegetação (SSV) e da sua interação na cobertura do solo por crostas biológicas de solo (CBS), na riqueza de morfotipos de CBS e nas coberturas de crostas de cianobactéria, de crostas de líquen e de crostas de briófitas no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Nordeste do Brasil. Efeitos significativos estão em negrito ($p < 0.05$) (DF – grau de liberdade; F – valor do efeito; e P – probabilidade de significância).

Variable	Efect	DF	F	P	Efect	DF	F	P	Efect	DF	F	P
Biocrust coverage (%)	Coat trail	1,30	4,27	0,04	Litter	1,30	5,84	0,02	Soil compaction	1,30	6,47	0,01
	SSV	1,30	0,04	0,84	SSV	1,30	0,04	0,84	SSV	1,30	0,18	0,66
	SSV*Coat trail	1,30	0,11	0,74	SSV*Litter	1,30	0,66	0,41	SSV *Soil comp.	1,30	10,31	0,003
Richness of biocrust morphotypes	Coat trail	1,30	2,28	0,14	Litter	1,30	2,95	0,09	Soil compaction	1,30	8,26	0,005
	SSV	1,30	0,70	0,40	SSV	1,30	1,24	0,27	SSV	1,30	2,09	0,15
	SSV*Coat trail	1,30	2,68	0,11	SSV*Litter	1,30	1,47	0,23	SSV *Soil comp.	1,30	0,29	0,58
Cyanobacteria crust coverage (%)	Coat trail	1,30	3,29	0,07	Litter	1,30	5,43	0,02	Soil compaction	1,30	1,55	0,22
	SSV	1,30	0,09	0,76	SSV	1,30	0,44	0,50	SSV	1,30	0,54	0,46
	SSV*Coat trail	1,30	0,88	0,35	SSV*Litter	1,30	0,01	0,89	SSV *Soil comp.	1,30	2,43	0,12
Lichen crust coverage (%)	Coat trail	1,30	0,31	0,58	Litter	1,30	0,20	0,65	Soil compaction	1,30	0,78	0,38
	SSV	1,30	0,02	0,88	SSV	1,30	0,00	0,95	SSV	1,30	0,00	0,97
	SSV*Coat trail	1,30	0,87	0,35	SSV*Litter	1,30	0,01	0,92	SSV *Soil comp.	1,30	1,29	0,26
Bryophyte crust coverage (%)	Coat trail	1,30	6,11	0,01	Litter	1,30	0,40	0,53	Soil compaction	1,30	3,41	0,05
	SSV	1,30	0,09	0,76	SSV	1,30	0,50	0,50	SSV	1,30	0,88	0,35
	SSV*Coat trail	1,30	0,33	0,56	SSV*Litter	1,30	0,75	0,75	SSV *Soil comp.	1,30	5,89	0,02

Figura 1. Valores médios do percentual da cobertura total de biocrostras (%), riqueza de morfotipos de biocrostras, cobertura por crostas de cianobactéria (%), cobertura por crostas de líquen (%) e cobertura por crosta de briófitas (%) e o efeito causado pela cobertura de trilhas de caprinos (%), biomassa de serrapilheira acumulada fina (kg ha^{-1}) e da compactação do solo (penetrabilidade cm) em 34 parcelas permanentes conspirados ao longo de dois estágios de sucessão (floresta madura e em regeneração) no Parna Catimbau, Nordeste do Brasil.

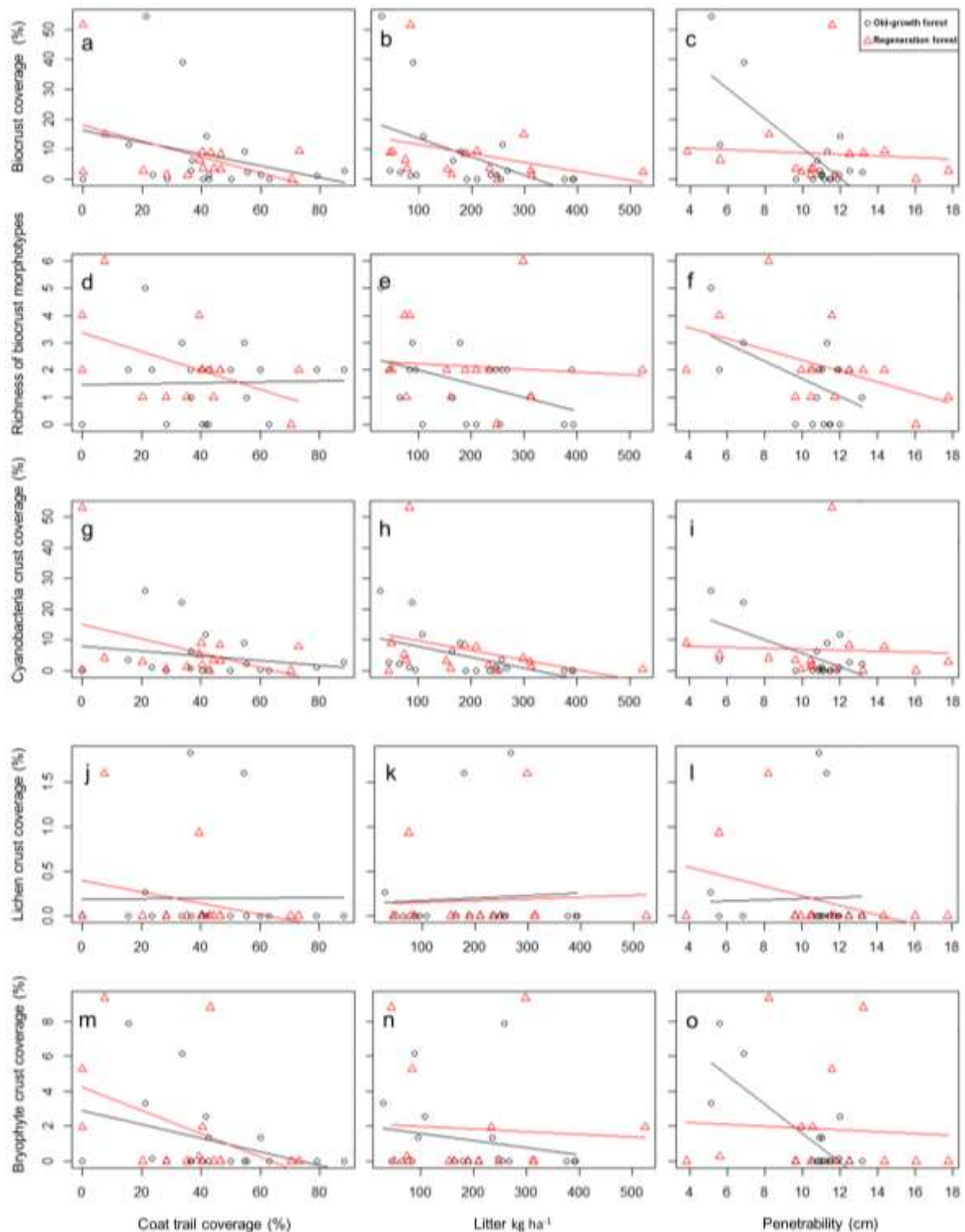
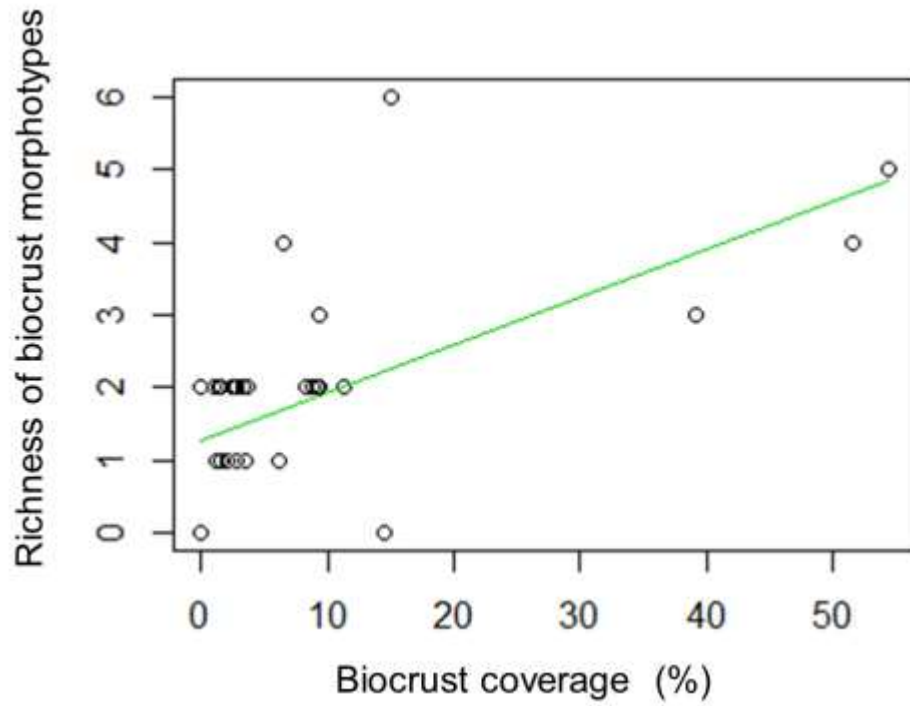


Figura 2. Relação entre a riqueza de morfotipos de biocrostas e a cobertura por biocrostas no Parna Catimbau, Nordeste do Brasil. A linha verde é o ajuste de uma análise de regressão linear ($y = 6.7841x + 1.306$. $R^2 = 0,43$, $p < 0,0001$).



MATERIAL SUPLEMENTAR – Tabelas

Tabela 1. Lista taxonômica dos organismos que compõem algumas crostas biológicas de solo (CBS) em algumas regiões do Parna Catimbau (Buíque, Pernambuco, Brasil), coletados por busca ativa e identificados ao menos ao nível de família, e os registros dos organismos onde não foi possível uma identificação taxonômica mais detalhada. Todas as amostras foram coletadas no ano de 2016, entre os meses de abril e junho, período chuvoso na região.

Local	Coordenadas geográfico	Lista taxonômica dos organismos das CBS	Tipo de organismo
Cumbre	7.397336 S 8.507242 W	<i>Microcoleus vaginatus</i>	Cianobactéria
		<i>Peltula michoacanensis</i>	Líquen
		<i>Schizothrix</i> sp.	Cianobactéria
		<i>Riccia</i> sp. 1	Hepática
Estrada do gado	37.355059 S 8.507242 W	<i>Peltula michoacanensis</i>	Líquen
		<i>Schizothrix</i> sp.	Cianobactéria
		<i>Scytonema</i> sp.	Cianobactéria
		<i>Riccia</i> sp. 1	Hepática
		<i>Bryum exile</i>	Musgo
Serra de Jerusalém	37.236597 S 8.56189 W	<i>Microcoleus vaginatus</i>	Cianobactéria
		<i>Scytonema</i> sp.	Cianobactéria
		<i>Cladonia foliacea</i>	Líquen
		<i>Cladonia verticillaris</i>	Líquen
		<i>Schizothrix</i> sp.	Cianobactéria
		<i>Nostoc</i> sp.	Cianobactéria
		<i>Riccia</i> sp. 1	Hepática
		<i>Riccia</i> sp. 2	Hepática
		<i>Bryum exile</i>	Musgo
Fazenda Angicos	37.234629 S 8.494245 W	<i>Campylopus pilifer</i>	Musgo
		<i>Pseudophormidium</i> sp.	Cianobactéria
		<i>Microcoleus vaginatus</i>	Cianobactéria
		<i>Scytonema</i> sp.	Cianobactéria
Fazenda Brejo	37.238008 S 8.475739 W	<i>Chroococcidiopsis</i> sp.	Cianobactéria
		<i>Microcoleus vaginatus</i>	Cianobactéria
		<i>Scytonema</i> sp.	Cianobactéria
		<i>Chlorella</i> sp.	Alga
		Trebouxiothraceae	Alga
		<i>Riccia</i> sp. 1	Hepática
		<i>Riccia</i> sp. 2	Hepática
		<i>Tortella humilis</i>	Musgo
Fazenda Brejo	37.238008 S 8.475739 W	<i>Bryum exile</i>	Musgo

Pedra do cachorro	37.247456 S	<i>Riccia</i> sp. 1	Hepática
	8.570823 W	<i>Riccia</i> sp. 2	Hepática
Alojamento	37.257801 S	<i>Bryum exile</i>	Musgo
	8.562712 W		
Oasis	37.288982 S	<i>Tortela humilis</i>	Musgo
	8.501481 W	<i>Cladonia foliácea</i>	Líquén
		<i>Cladonia verticillaris</i>	Líquén
Serrinha	37.239271 S 8.51929 W	<i>Scytonema</i> sp.	Cianobactéria
		<i>Campylopus pilifer</i>	Musgo
		<i>Bryum exile</i> ,	Musgo
		<i>Tortela humilis</i>	Musgo
		<i>Fissidens submarginatus</i>	Musgo
		<i>Riccia</i> sp. 2	Musgo
		<i>Cladonia foliacea</i>	Líquén
		<i>Cladonia verticillaris</i>	Líquén
Dor de Dente	37.311333 S	<i>Riccia</i> sp. 2	Briófita
	8.526616 W		
Sem local		<i>Buellia</i> sp.	Fungo
		<i>Acarospora</i> sp.	Líquén
		<i>Lecidea</i> sp	Líquén
Riqueza total		20	

Tabela 2. Coeficientes de correlação de Pearson (r) para as relações entre as variáveis preditoras (em cinza, métricas de perturbação antrópica crônica), e delas com as variáveis de resposta (em branco). Valores de **P** simbolizados por: * P <0,05; ** P <0,01; *** P <0,001. As siglas significam: PEN = penetrabilidade (cm) (compactação do solo); TRI = cobertura por trilhas de caprinos (%); FEZ = quantidade de fezes de caprinos; e SER = biomassa de serrapilheira (kg ha⁻¹).

Variáveis preditoras				
	PEN	TRI	FEZ	SER
PEN		0,30	0,24	0,22
TRI			0,33*	-0,43*
FEZ				0,10

MATERIAL SUPLEMENTAR – Figuras do artigo

Figura 1. Mapa geográfico dos 607 km² do Parque Nacional do Catimbau (Parna Catimbau) contendo a localização dos limites do parque entre os municípios de Ibimirim, Tupanatinga e Buíque (sede do parque na Vila Catimbau) e sua divisa com o município de Sertânia (a norte), sendo todos os municípios pertencentes ao estado de Pernambuco-Brasil, e a distribuição das 34 parcelas permanentes do sítio de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD/CNPq/Pronex) Catimbau.

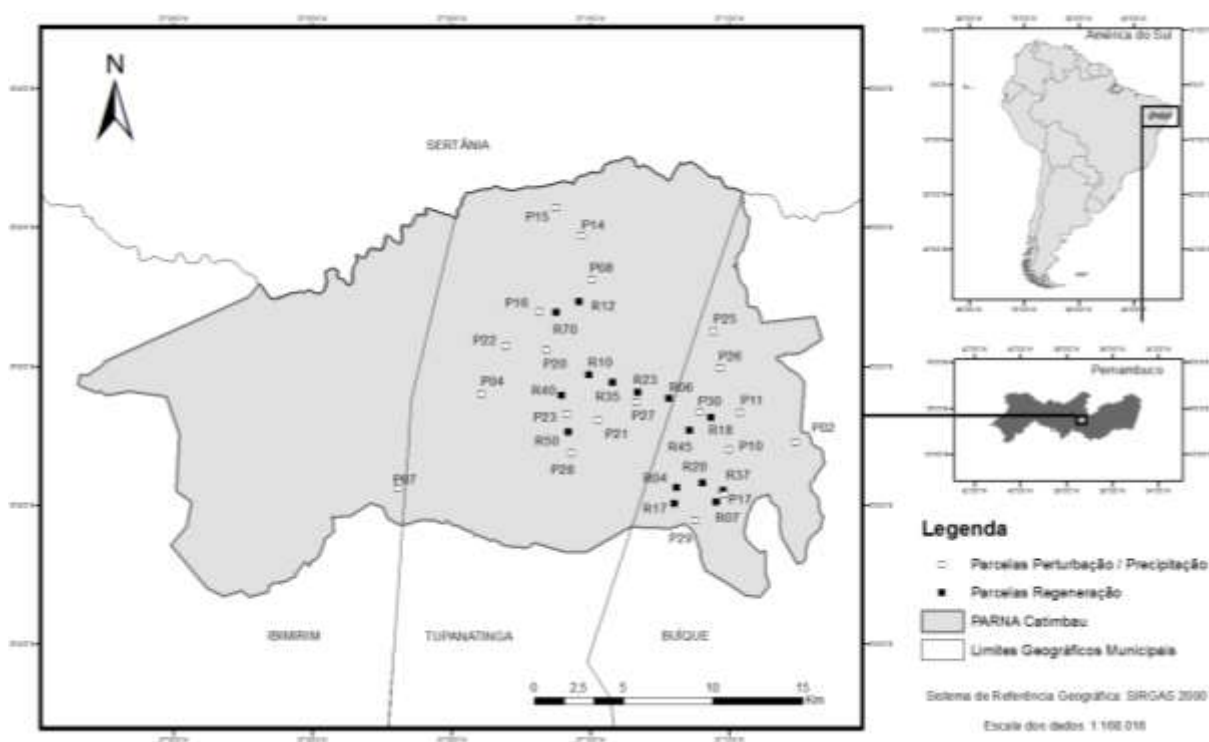


Figura 2. Imagem de uma crosta coletada com placa de Petri para identificação taxonômica em laboratório, no Parque Nacional do Catimbau, nordeste do Brasil. Da esquerda para a direita: crosta de cianobactérias escura, crosta de briófitas, placa fechada e placa de Petri vedada com filme plástico.



Figura 3. Esquema do (a) grid medindo 0,25 m² utilizado para amostragem da cobertura das crostas nas parcelas e das variáveis dependentes percentual cobertura por trilhas de caprinos e por plantas anuais, biomassa de serrapilheira fina acumulada (kg ha⁻¹), quantidade de fezes e compactação do solo por penetrabilidade (cm); (b) imagem ampliada de um quadrículo do grid medindo 0,01 m²; e o triangulo branco indica a presença de uma crosta.

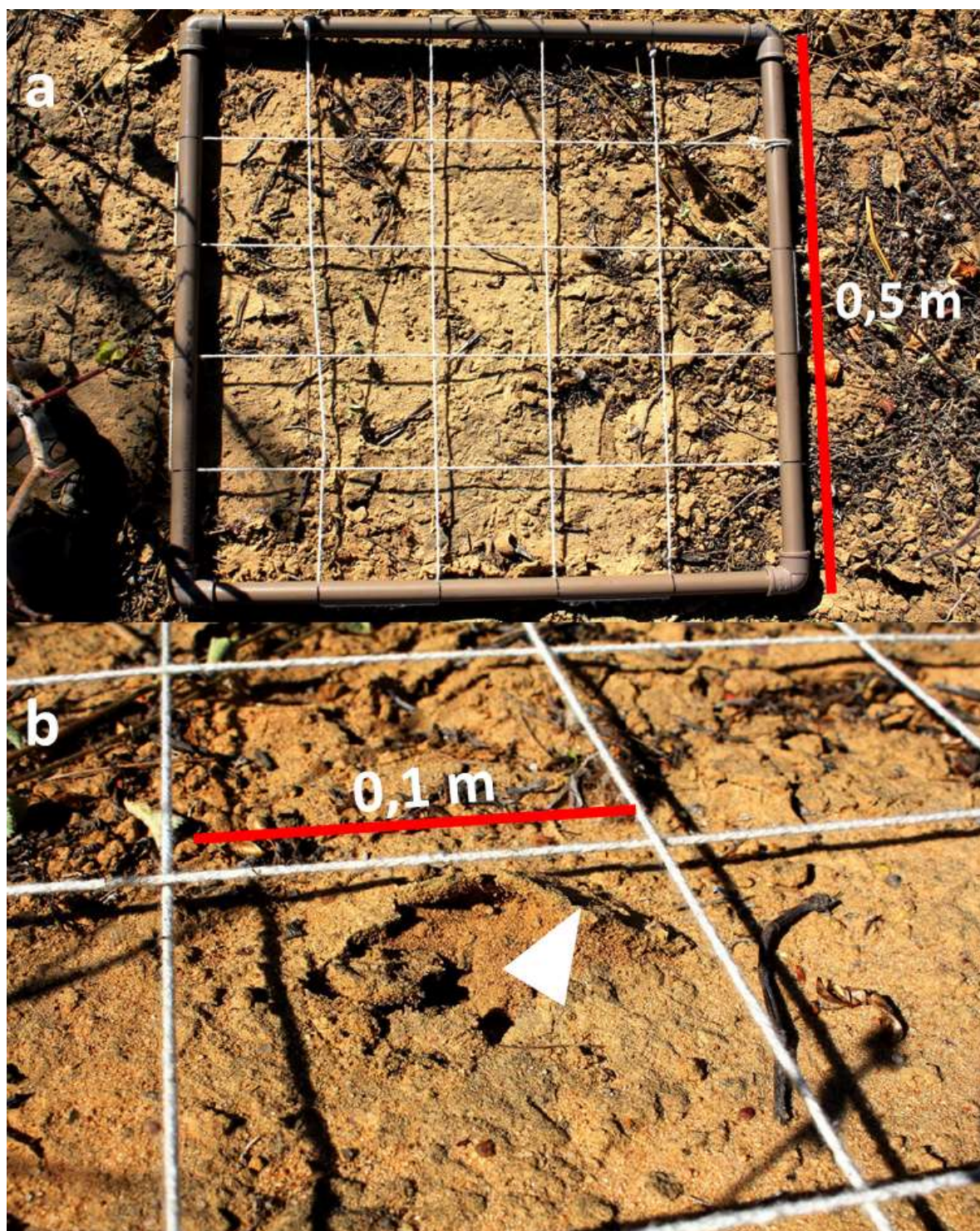


Figura 4. Esquema dos morfotipos de biocrostras: (a) crosta com cianobactéria clara, (b) crosta com cianobactéria escura, (c) crosta com líquen foliáceo, (d) crosta com microlíquen verde escuro, (e) crosta com microlíquen verde claro, (f) crosta com hepática *Riccia*, (g) crosta com microlíquen laranja, (h) crosta com musgos no Parna Catimbau, Nordeste do Brasil.

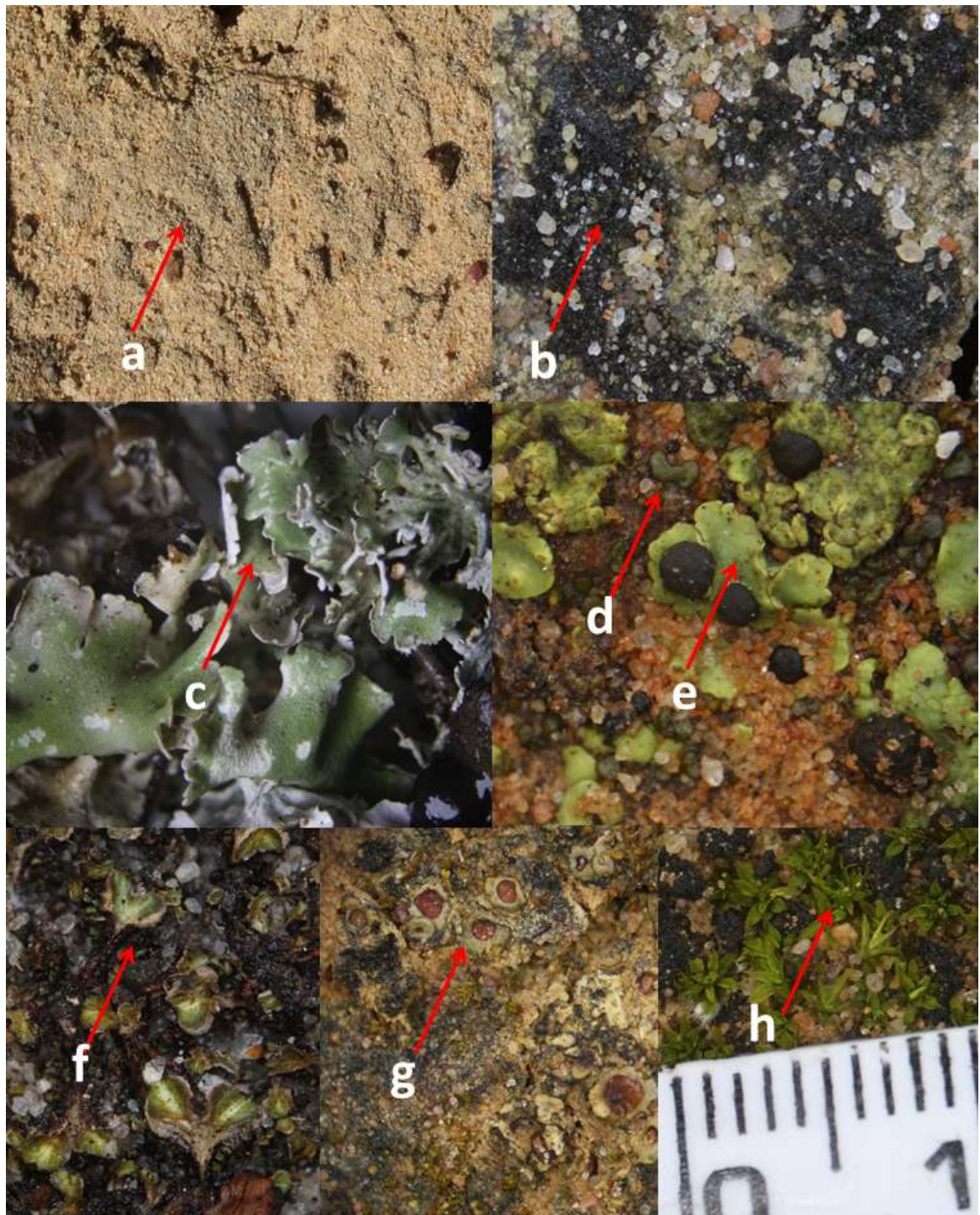


Figura 5. Imagem esquemática da escala sucessional das biocrostas, onde há inicialmente a colonização por cianobactérias filamentosas formando crostas de cianobactéria; i.e. dominada por *Scytonema* sp. (1), onde posteriormente se instalam liquens formando crostas de liquens; i.e. dominada por *Acarospora* sp. (2) e por fim chegam as briófitas (musgos e hepáticas) formando as crostas de briófitas; (3). Imagens das crostas pro Parque Nacional do Catimbau, Nordeste do Brasil.

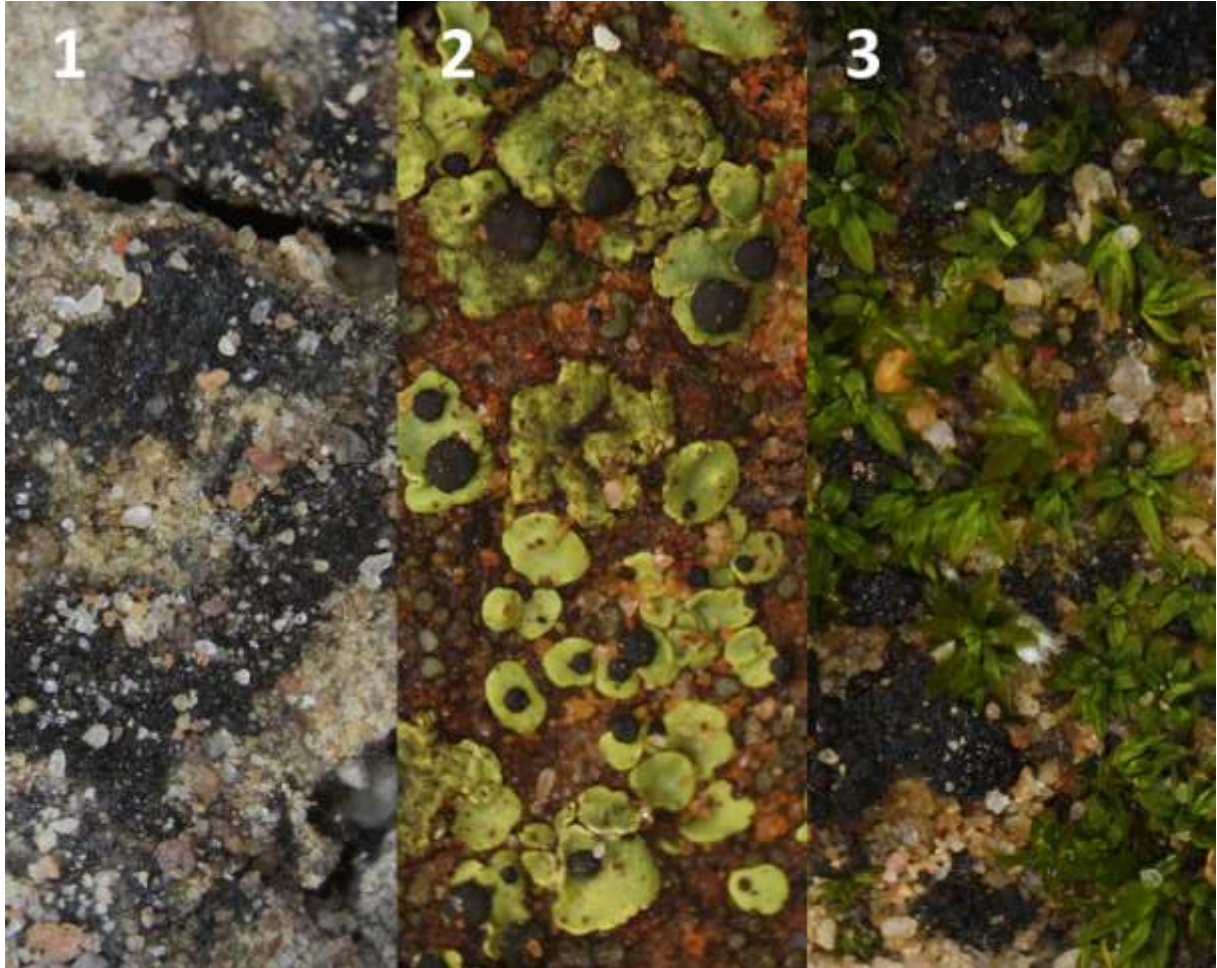
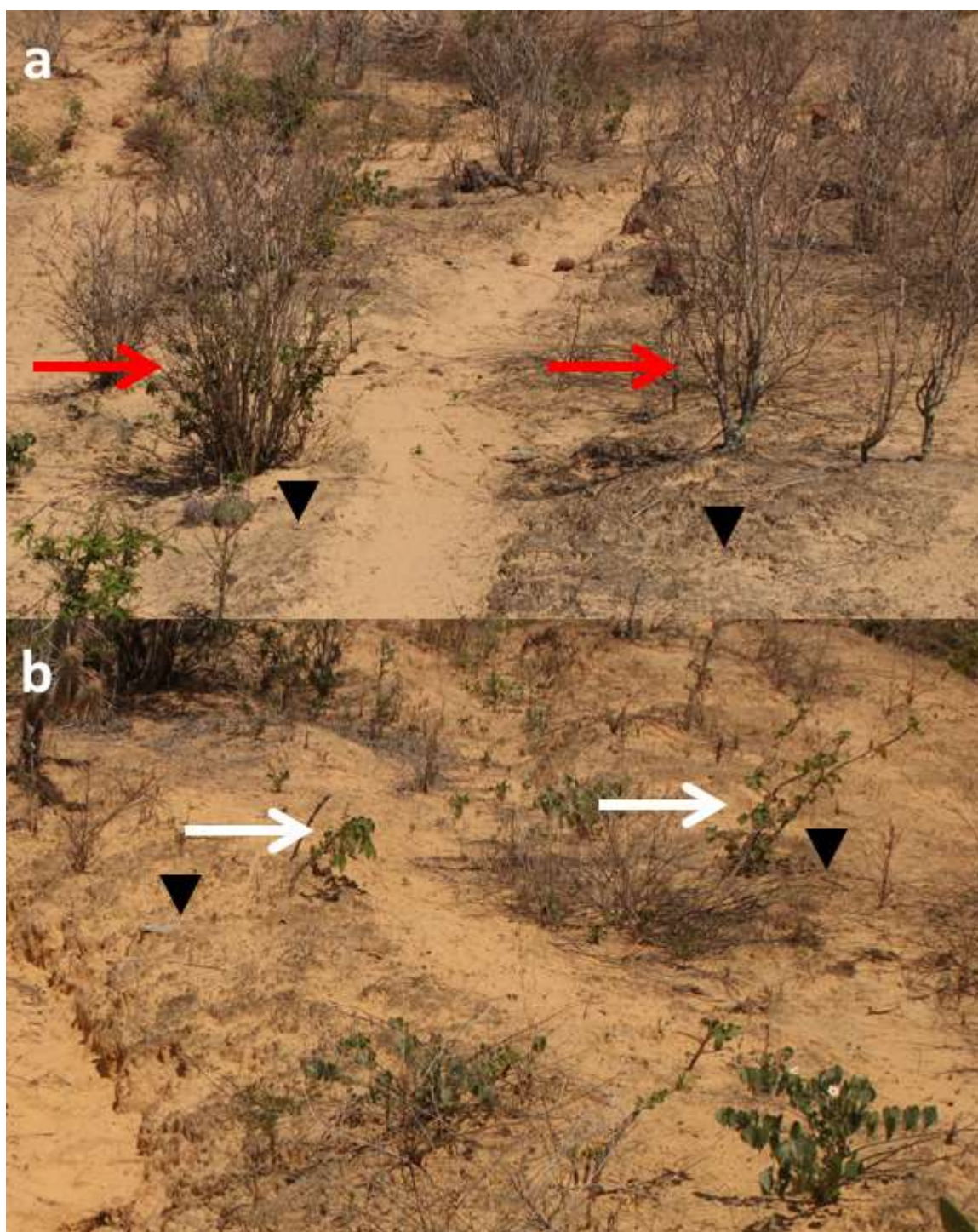


Figura 6. Esquema com (1) Mapa de distribuição da espécie de líquen *Peltula michoacanensis* sem registro para a América do Sul, e exemplares ampliados em lupa ao aumento de ca. 40x, coletada no Parque Nacional do Catimbau, Nordeste do Brasil.



Figura 7. Esquema evidenciando a presença de acumulados de crostas biológicas de solo associadas à plantas vasculares onde: (a) os arbustos sinalizados com seta (→) vermelha são do gênero *Croton* spp. e (b) os arbustos sinalizados com seta (→) branca são do gênero *Jatropha* spp. no Parque Nacional do Catimbau, nordeste do Brasil. Em ambas imagens as crostas são predominadas por cianobactéria escura (potencialmente *Scytonema* sp.) demarcadas com triângulo preto.



4 CONCLUSÃO

Em suma, crostas biológicas de solo se mostraram sensíveis às perturbações antrópicas, onde as áreas florestais modificadas pela ação humana tiveram um forte efeito sobre a supressão destas comunidades. No Parna Catimbau, as biocrostas se proliferam alcançando boa cobertura e todos os estágios sucessionais inerentes, mas são sensíveis aos efeitos controladores impostos por caprinos, quantidade de serapilheira e características do solo. A floresta madura pode ser considerada a como fonte das crostas biológicas e, mesmo contendo vegetação lenhosa (principalmente arbustos ramificados próximos do solo) que pode ser controladora (com competição e cobertura de serapilheira) também parece oferecer a benéfica proteção contra os animais de médio porte. Nesta perspectiva, deve haver um limiar de equilíbrio entre cobertura florestal e a presença de caprinos para a ocorrência das crostas em seu desenvolvimento pleno nos quesitos de cobertura do solo, estágio sucessional e serviços prestados. Considerando a intensidade do uso do solo através da agricultura itinerante na Caatinga, estudos posteriores devem investigar o papel ecológico das crostas biológicas de solo na regeneração e recuperação desta floresta.

REFERÊNCIAS

- ARNAN, X. et al. A framework for deriving measures of chronic anthropogenic disturbance: Surrogate, direct, single and multi-metric indices in Brazilian Caatinga. **Ecological Indicators**, v. 94, p. 274–282, 1 nov. 2018.
- AYUSO, S. V. et al. Microbial Nursery Production of High-Quality Biological Soil Crust Biomass for Restoration of Degraded Dryland Soils. **Applied and environmental microbiology**, v. 83, n. 3, p. e02179-16, 1 fev. 2017.
- BARAN, R. et al. Exometabolite niche partitioning among sympatric soil bacteria. **Nature Communications**, v. 6, p. 8289, 22 set. 2015.
- BARGER, N. N. et al. Impacts of Biological Soil Crust Disturbance and Composition on C and N Loss from Water Erosion. **Biogeochemistry**, v. 77, n. 2, p. 247–263, fev. 2006.
- 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, 2016. p. 257–285.
- BARLOW, J. et al. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. **Nature**, v. 535, n. 7610, p. 144–147, 29 jul. 2016.
- BATES, J. W. Mineral nutrition, substratum ecology, and pollution. In: **Bryophyte biology**. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2000. v. 248p. 311.
- BATES, S. T. et al. Fungal communities of lichen-dominated biological soil crusts: Diversity, relative microbial biomass, and their relationship to disturbance and crust cover. **Journal of Arid Environments**, v. 74, n. 10, p. 1192–1199, 1 out. 2010.
- BAWA, K. S.; SEIDLER, R. Natural Forest Management and Conservation of. **Conservation Biology**, v. 12, n. 1, p. 46–55, 1998.
- BELNAP, J. Surface Disturbances: Their Role in Accelerating Desertification. In: **Desertification in Developed Countries**. Dordrecht: Springer Netherlands, 1995. p. 39–57.
- BELNAP, J. et al. **Biological Soil Crusts: Ecology and Management**. Denver, Colorado: USDI-BLM US Department of the Interior, Bureau of Land Management, National Science and Technology Center., 2001.
- BELNAP, J. Comparative Structure of Physical and Biological Soil Crusts. In: **Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management**. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2001a. p. 177–191.
- BELNAP, J. Microbes and Microfauna Associated with Biological Soil Crusts. In: **Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management**. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2001b. p. 167–174.
- BELNAP, J. Nitrogen fixation in biological soil crusts from southeast Utah, USA. **Biology and Fertility of Soils**, v. 35, n. 2, p. 128–135, 1 abr. 2002.
- BELNAP, J. The World at Your Feet: Desert Biological Soil Crusts. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 1, n. 4, p. 181, 1 maio 2003a.

BELNAP, J. Biological soil crusts in deserts: a short review of their role in soil fertility, stabilization, and water relations. **Algological Studies**, v. 109, n. 1, p. 113–126, 1 ago. 2003b.

BELNAP, J. The potential roles of biological soil crusts in dryland hydrologic cycles. **Hydrological Processes**, v. 20, n. 15, p. 3159–3178, 15 out. 2006.

BELNAP, J.; BÜDEL, B. Biological Soil Crusts as Soil Stabilizers. In: **Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands**. Cham: Springer International Publishing, 2016. p. 305–320.

BELNAP, J.; BÜDEL, B.; LANGE, O. L. **Biological Soil Crusts: Characteristics and Distribution**. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2001.

BELNAP, J.; ELDRIDGE, D. Disturbance and Recovery of Biological Soil Crusts. In: **Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management**. Berlin, Heidelberg: Springer, Berlin, Heidelberg, 2001. p. 363–383.

BELNAP, J.; GILLETTE, D. A. Vulnerability of desert biological soil crusts to wind erosion: the influences of crust development, soil texture, and disturbance. **Journal of Arid Environments**, v. 39, n. 2, p. 133–142, 1 jun. 1998.

BELNAP, J.; LANGE, O. L. Structure and Functioning of Biological Soil Crusts: a Synthesis. In: Berlin, Heidelberg: Springer, Berlin, Heidelberg, 2001. p. 471–479.

BELNAP, J.; LANGE, O. L. **Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management**. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2003. v. 150

BELNAP, J.; PRASSE, R.; HARPER, K. T. Influence of Biological Soil Crusts on Soil Environments and Vascular Plants. In: **Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management**. Berlin, Heidelberg: Springer, Berlin, Heidelberg, 2001. p. 281–300.

BELNAP, J.; WEBER, B.; BÜDEL, B. Biological Soil Crusts as an Organizing Principle in Drylands. In: **Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands**. Cham: Springer, Cham, 2016. p. 3–13.

BEYMER, R. J.; KLOPATEK, J. M. Potential contribution of carbon by microphytic crusts in pinyon-juniper woodlands. **Arid Land Research and Management**, v. 5, n. 3, p. 187–198, jul. 1991.

BICUDO, C. E. D. M.; MENEZES, M. **Gêneros de Algas de Águas Continentais do Brasil (chave para identificação e descrições)**. São Carlos: 2º ed. RiMa, 2006.

BOUCHARD, A.; DOMON, G. The transformations of the natural landscapes of the Haut-Saint-Laurent (Québec) and their implications on future resource management. **Landscape and Urban Planning**, v. 37, n. 1–2, p. 99–107, 1 jun. 1997.

BOWKER, M. A. et al. EVIDENCE FOR MICRONUTRIENT LIMITATION OF BIOLOGICAL SOIL CRUSTS: IMPORTANCE TO ARID-LANDS RESTORATION. **Ecological Applications**, v. 15, n. 6, p. 1941–1951, 1 dez. 2005.

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

BOWKER, M. A. et al. Hydrology in a patterned landscape is co-engineered by soil-

disturbing animals and biological crusts. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 61, p. 14–22, 1 jun. 2013.

BRODO, I.; SHARNOFF, S.; SHARNOFF, S. **Lichens of North America**. New Haven: Yale University Press, 2001.

BU, C. et al. The combined effects of moss-dominated biocrusts and vegetation on erosion and soil moisture and implications for disturbance on the Loess Plateau, China. **Plos One**, v. 10, n. 5, p. e0127394, 20 maio 2015.

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

BÜDEL, B. Synopsis: Comparative Biogeography of Soil-Crust Biota. In: **Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management**. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2001b. p. 141–152.

BÜDEL, B. Diversity and Ecology of Biological Crusts. In: **Progress Botany**. Berlin, Heidelberg: Springer, Berlin, Heidelberg, 2002. p. 386–404.

BÜDEL, B. Microorganisms of Biological Crusts on Soil Surfaces. In: **Microorganisms in Soils: Roles in Genesis and Functions**. Berlin/Heidelberg: Springer-Verlag, 2005. p. 307–323.

BÜDEL, B. et al. Southern African Biological Soil Crusts are Ubiquitous and Highly Diverse in Drylands, Being Restricted by Rainfall Frequency. **Microbial Ecology**, v. 57, n. 2, p. 229–247, 11 fev. 2009.

BÜDEL, B. et al. Improved appreciation of the functioning and importance of biological soil crusts in Europe: the Soil Crust International Project (SCIN). **Biodiversity and Conservation**, v. 23, n. 7, p. 1639–1658, 2 jun. 2014.

CARMICHAEL, W. W. **The Toxins of Cyanobacteria** Scientific American Scientific American, a division of Nature America, Inc., , 1994. Disponível em: <<http://www.jstor.org/stable/24942554#>>. Acesso em: 6 jan. 2018

CASTILLO-MONROY, A. P. et al. Biological Soil Crust Microsites Are the Main Contributor to Soil Respiration in a Semiarid Ecosystem. **Ecosystems**, v. 14, n. 5, p. 835–847, 27 ago. 2011.

CHAMIZO, S. et al. Crust Composition and Disturbance Drive Infiltration Through Biological Soil Crusts in Semiarid Ecosystems. **Ecosystems**, v. 15, n. 1, p. 148–161, 3 jan. 2012a.

CHAMIZO, S. et al. Biological soil crust development affects physicochemical characteristics of soil surface in semiarid ecosystems. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 49, p. 96–105, 1 jun. 2012b.

CHAMIZO, S. et al. The role of biological soil crusts in soil moisture dynamics in two semiarid ecosystems with contrasting soil textures. **Journal of Hydrology**, v. 489, p. 74–84, 10 maio 2013.

CHAMIZO, S. et al. Biocrusts positively affect the soil water balance in semiarid ecosystems.

Ecohydrology, v. 9, n. 7, p. 1208–1221, 1 out. 2016.

CHAZDON, R. L. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 6, n. 1–2, p. 51–71, 1 jan. 2003.

CHAZDON, R. L. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. **Science (New York, N.Y.)**, v. 320, n. 5882, p. 1458–60, 13 jun. 2008.

CONCOSTRINA-ZUBIRI, L. et al. Biological soil crusts across disturbance–recovery scenarios: effect of grazing regime on community dynamics. **Ecological Applications**, v. 24, n. 7, p. 1863–1877, 1 out. 2014.

CONNELL, J. H.; SLATYER, R. O. Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. **The American Naturalist**, v. 111, n. 982, p. 1119–1144, 15 nov. 1977.

DEINES, L. et al. Germination and seedling establishment of two annual grasses on lichen-dominated biological soil crusts. **Plant and Soil**, v. 295, n. 1–2, p. 23–35, 11 jun. 2007.

DELGADO-BAQUERIZO, M. et al. Biological soil crusts affect small-scale spatial patterns of inorganic N in a semiarid Mediterranean grassland. **Journal of Arid Environments**, v. 91, p. 147–150, 1 abr. 2013.

DOMITROVIC, Y. Z.; FORASTIER, M. . Biodiversidad de Cyanophyceae (Cyanobacteria) y especies toxigénicas del litoral fluvial argentino. **Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino**, p. 213–228, 2005.

ENGLER, A. **Syllabus of plant families : Adolf Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien**. 13. ed. Stuttgart, Germany: Borntraeger Science Publishers, 2012.

EVANS, R. D.; LANGE, O. L. Chapter 20 : Biological Soil Crusts and Ecosystem Nitrogen and Carbon Dynamics. **Carbon**, n. C, p. 2001–2001, 2001.

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 of the United States of America**, v. 112, n. 39, p. 12116–21, 29 set. 2015.

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, n. 3, p. 160–167, 1 abr. 2017.

GAMA, W. A. J. **Cianobactérias unicelulares e coloniais de ambientes de áreas da Mata Atlântica no estado de São Paulo, Brasil**. [s.l.] Secretaria de estado e meio ambiente, São Paulo, 2012.

GOMEZ, D. A. et al. Biological soil crust recovery after long-term grazing exclusion in the Monte Desert (Argentina). Changes in coverage, spatial distribution, and soil nitrogen. **Acta oecologica**, v. 30, p. 1–8, 2011.

GUARIGUATA, M. R.; OSTERTAG, R. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. **Forest Ecology and Management**, v. 148, n. 1–3, p. 185–206, 1 jul. 2001.

GUO, Y. et al. Biological soil crust development and its topsoil properties in the process of dune stabilization, Inner Mongolia, China. **Environmental Geology**, v. 54, n. 3, p. 653–662, 28 abr. 2008.

HALLINGBÄCK, T.; HODGETTS, N. **Mosses, liverworts and hornworts**. Cambridge, UK: Status Survey and Conservation Action Plan for Bryophytes, 2001.

HIROTA, M. et al. Global resilience of tropical forest and savanna to critical transitions. **Science (New York, N.Y.)**, v. 334, n. 6053, p. 232–5, 14 out. 2011.

JAMELLI, D. **Área de vida de caprinos domésticos (Capra hircus, Bovidae) em uma paisagem de Caatinga antropizada**. Universidade Federal de Pernambuco, 2015.

JIMENEZ AGUILAR, A. et al. Biological soil crusts exhibit a dynamic response to seasonal rain and release from grazing with implications for soil stability. **Journal of Arid Environments**, v. 73, n. 12, p. 1158–1169, 1 dez. 2009.

JONES, C. G.; LAWTON, J. H.; SHACHAK, M. POSITIVE AND NEGATIVE EFFECTS OF ORGANISMS AS PHYSICAL ECOSYSTEM ENGINEERS. **Ecology**, v. 78, n. 7, p. 1946–1957, 1 out. 1997.

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

KENNARD, D. . et al. Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. **Forest Ecology and Management**, v. 162, n. 2–3, p. 197–208, 15 jun. 2002.

LANGE, O. L. et al. Taxonomic Composition and Photosynthetic Characteristics of the “Biological Soil Crusts” Covering Sand Dunes in the Western Negev Desert. **Functional Ecology**, v. 6, n. 5, p. 519, 1992.

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

LAURANCE, W. F. et al. The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. **Biological Conservation**, v. 144, n. 1, p. 56–67, 1 jan. 2011.

LEVY, E.; MADDEN, E. The point method for pasture analysis. **Nova Zelândia J Agr**, v. 46, p. 267–279, 1933.

LÔBO, D. et al. Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. **Diversity and Distributions**, v. 17, n. 2, p. 287–296, 1 mar. 2011.

MAESTRE, F. T. et al. Shrub encroachment can reverse desertification in semi-arid Mediterranean grasslands. **Ecology Letters**, v. 12, n. 9, p. 930–941, 1 set. 2009.

MAESTRE, F. T.; CORTINA, J. Spatial patterns of surface soil properties and vegetation in a Mediterranean semi-arid steppe. **Plant and Soil**, v. 241, n. 2, p. 279–291, 2002.

MAGER, D. M. Carbohydrates in cyanobacterial soil crusts as a source of carbon in the southwest Kalahari, Botswana. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 42, n. 2, p. 313–318, 1 fev. 2010.

- MALLEN-COOPER, M.; ELDRIDGE, D. J.; DELGADO-BAQUERIZO, M. Livestock grazing and aridity reduce the functional diversity of biocrusts. **Plant and Soil**, p. 1–11, 26 ago. 2017.
- MARTORELL, C.; PETERS, E. M. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. **Biological Conservation**, v. 124, n. 2, p. 199–207, 1 jul. 2005.
- MAZOR, G. et al. The role of cyanobacterial exopolysaccharides in structuring desert microbial crusts. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 21, n. 2, p. 121–130, 1 out. 1996.
- METZGER, J. P. Effects of slash-and-burn fallow periods on landscape structure. **Environmental Conservation**, v. 30, n. 4, p. S0376892903000341, dez. 2003.
- MIRALLES, I. et al. Labile carbon in biological soil crusts in the Tabernas desert, SE Spain. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 58, p. 1–8, 1 mar. 2013.
- OREN, A. Diversity of halophilic microorganisms: Environments, phylogeny, physiology, and applications. **Journal of Industrial Microbiology & Biotechnology**, v. 28, n. 1, p. 56–63, jan. 2002.
- OSIEWACZ, H. D. **Molecular biology of fungal development**. Frankfurt, Germany: CRC Press, 2002.
- PELLANT, M. et al. **Interpreting indicators of rangeland health**. DENVER, CO: Department of the Interior, 2000.
- PONZETTI, J. M.; MCCUNE, B. P. Biotic Soil Crusts of Oregon's Shrub Steppe: Community Composition in Relation to Soil Chemistry, Climate, and Livestock Activity. **The Bryologist**, v. 104, n. 2, p. 212–225, 24 jan. 2001.
- RAVEN, P. H.; EVERT, R. F.; EICHHORN, S. E. **Biologia Vegetal**. 8° ed. Rio de Janeiro.: Guanabara, 2014.
- RITO, K. F. et al. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 3, p. 828–838, 1 maio 2017.
- ROSENTERETER, R.; BELNAP, J. Biological Soil Crusts of North America. In: **Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management**. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2001. p. 31–50.
- ROSENTERETER, R.; BOWKER, M.; BELNAP, J. A field guide to biological soil crusts of western U.S. drylands: Common lichens and bryophytes. **Bureau of Land Management**, 1 jan. 2007.
- SAMPAIO, E. S. B. Overview of the Brazilian caatinga. **Seasonally dry tropical forests**, p. 35–63, 1995.
- SANCHO, L. G. et al. Carbon Budgets of Biological Soil Crusts at Micro-, Meso-, and Global Scales. In: **Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands**. Cham: Springer International Publishing, 2016. p. 287–304.
- SERPE, M. D. et al. Germination and seed water status of four grasses on moss-dominated biological soil crusts from arid lands. **Plant Ecology**, v. 185, n. 1, p. 163–178, 14 jul. 2006.

SHAW, A. J. (ARTHUR J.; GOFFINET, B. **Bryophyte biology**. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2000.

SINGH, S. Chronic disturbance , a principal cause of environmental. **Environmental Conservation**, v. 25, n. 1, p. 1–2, 1998.

SNE. Projeto Técnico para a Criação do Parque Nacional do Catimbau/PE. **Proposta para Criação do Parque Nacional do Catimbau/PE - Sociedade Nordestina de Ecologia**, 2002.

SONG, G.; LI, X.; HUI, R. Effect of biological soil crusts on seed germination and growth of an exotic and two native plant species in an arid ecosystem. **Plos One**, v. 12, n. 10, p. e0185839, 4 out. 2017.

SOUZA, J. T. et al. Does proximity to a mature forest contribute to the seed rain and recovery of an abandoned agriculture area in a semiarid climate? **Plant Biology**, v. 16, n. 4, p. 748–756, 1 jul. 2014.

TABARELLI, M. et al. The Future of the Caatinga. In: **Caatinga**. Cham: Springer International Publishing, 2017. p. 461–474.

TABARELLI, M.; CARDOSO DA SILVA, J. M.; GASCON, C. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. **Biodiversity and Conservation**, v. 13, n. 7, p. 1419–1425, jun. 2004.

TABARELLI, M.; MANTOVANI, E. A REGENERAÇÃO DE UMA FLORESTA TROPICAL MONTANA APÓS CORTE E QUEIMA (SÃO PAULO-BRASIL). **Rev. Brasil. Biol**, v. 59, n. 2, p. 239–250, 1999.

THOMAS, A. D.; HOON, S. R.; DOUGILL, A. J. Soil respiration at five sites along the Kalahari Transect: Effects of temperature, precipitation pulses and biological soil crust cover. **Geoderma**, v. 167–168, n. 167–168, p. 284–294, nov. 2011.

THOMPSON, W. A.; ELDRIDGE, D. J.; BONSER, S. P. Structure of biological soil crust communities in *Callitris glaucophylla* woodlands of New South Wales, Australia. **Journal of Vegetation Science**, v. 17, n. 3, p. 271–280, 24 jan. 2006.

TURETSKY, M. R. The Role of Bryophytes in Carbon and Nitrogen Cycling. **The Bryologist**, v. 106, n. 3, p. 395–409, 2003.

ULLMANN, I.; BÜDEL, B. Biological Soil Crusts of Africa. In: **Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management**. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2001. p. 107–118.

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

URQUIZA-HAAS, T.; DOLMAN, P. M.; PERES, C. A. Regional scale variation in forest structure and biomass in the Yucatan Peninsula, Mexico: Effects of forest disturbance. **Forest Ecology and Management**, v. 247, n. 1–3, p. 80–90, 15 ago. 2007.

VIDOTTI, E. C.; DO CARMO, M.; ROLLEMBERG, E. ALGAS: DA ECONOMIA NOS AMBIENTES AQUÁTICOS À BIOREMEDIAÇÃO E À QUÍMICA ANALÍTICA. **Quim. Nova**, v. 27, n. 1, p. 139–145, 2004.

WEBBER, C. L. **Características e Morfologia de Crostas Biológicas de Solo em Areias do Sudoeste do Rio Grande do Sul.** [s.l.] Universidade federal do Rio Grande do Sul, 2016.

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

WHITTON, B. A.; POTTS, M. **The ecology of cyanobacteria : their diversity in time and space.** Dordrecht, Holanda: Springer Science & Business Media, 2000.

ZHANG, Y. M. et al. The microstructure of microbiotic crust and its influence on wind erosion for a sandy soil surface in the Gurbantunggut Desert of Northwestern China. **Geoderma**, v. 132, n. 3–4, p. 441–449, 1 jun. 2006.

ZHANG, Y. M. et al. The spatial distribution patterns of biological soil crusts in the Gurbantunggut Desert, Northern Xinjiang, China. **Journal of arid environments** , v. 68, n. 4, p. 599–610, 2007.

ANEXO A – NORMAS PARA PUBLICAÇÃO NO PERIÓDICO

Journal of Tropical Ecology

Disponível em: <https://www.cambridge.org/core/journals/journal-of-tropical-ecology/information/instructions-contributors> (Acesso em: 29/05/15)



Journal of Tropical Ecology

Potential contributors are advised that careful attention to the details below will greatly assist the Editor and thus speed the processing of their manuscripts. Poorly prepared manuscripts will be returned to authors.

Scope of the journal

Journal of Tropical Ecology publishes papers in the important and now established field of the ecology of tropical regions. Papers may deal with terrestrial, freshwater and strand/coastal tropical ecology, and both those devoted to the results of original research as well as those which form significant reviews will be considered. Papers normally should not exceed 6000 words of main text. Short Communications are acceptable: they should not exceed four printed pages in total length.

Manuscript Preparation

All manuscripts must be submitted online via the website:

<http://mc.manuscriptcentral.com/jte>

Detailed instructions for submitting your manuscript online can be found at the submission website by clicking on the 'Instructions and Forms' link in the top right of the screen; and then clicking on the 'Author Submission Instructions' icon on the following page.

The Editor will acknowledge receipt of the manuscript, provide it with a manuscript reference number and assign it to reviewers. The reference number of the manuscript should be quoted in all correspondence with Journal of Tropical Ecology Office and Publisher.