

O microbioma do solo e sua relação com a matéria orgânica

*Helio Danilo Quevedo
Caroline Sayuri Nishisaka
Rodrigo Mendes*

Introdução

O solo é fonte e reservatório genético da vida microbiana, que é fundamental para o processo de ciclagem de nutrientes e, em consequência, para a decomposição da matéria orgânica no solo (Jiao et al., 2019). Devido a existência de alta diversidade microbiana no solo, as funções exercidas por esses microrganismos ocorrem de forma simultânea, gerando um ecossistema multifuncional (Jing et al., 2015; Meyer et al., 2018; Jiao et al., 2019). A partir do aporte microbiológico as plantas selecionam e moldam as comunidades de microrganismos que vivem em torno das raízes, na rizosfera, e nas partes aéreas da planta, na filosfera, que incluem os microrganismos epifíticos e endofíticos (Berendsen et al., 2012; Andreote; Cardoso, 2016; Liu et al., 2020). Por serem sistemas abertos com alta superfície de contato, estes compartimentos das plantas são superpovoados por extensos grupos de microrganismos que incluem bactérias, fungos, oomicetos e protozoários, entre outros, compondo o microbioma do hospedeiro (Mendes; Raaijmakers, 2015; Berg et al., 2020).

O conceito de microbioma foi usado, inicialmente, para se referir às comunidades microbianas que habitam o corpo humano; desde então, o termo é usado para descrever as coleções de microrganismos e seus genomas associados a diferentes organismos hospedeiros. O termo microbioma inclui a microbiota, que é a comunidade de microrganismos, e seu “teatro de atividade”, que são os elementos estruturais, metabólitos e condições do ambiente em que a microbiota está associada (Berg et al., 2020).

Embora exista uma grande variação na composição do microbioma associado a diferentes organismos, é interessante notar que existem similaridades marcantes relacionadas a aquisição de nutrientes, modulação do sistema imunológico do

hospedeiro e proteção contra doenças quando são comparados os diferentes sistemas (Mendes; Raaijmakers, 2015). Os microrganismos membros do microbioma ocupam nichos especializados, desempenham funções específicas, interagem com outros membros e com o ambiente, compartilham dos benefícios destas interações gerando um ambiente altamente complexo (Mendes et al., 2013; Mendes; Raaijmakers, 2015; Andreote; Cardoso, 2016). A relação entre a microbiota e o hospedeiro é íntima e resulta da constante co-evolução devido às interações interespecíficas (Mendes; Raaijmakers, 2015). Por exemplo, no sistema gastrointestinal do corpo humano, o microbioma é responsável por disponibilizar nutrientes indigestíveis liberando elementos essenciais para a dieta (Mendes et al., 2013; Mendes; Raaijmakers, 2015). O mesmo ocorre na rizosfera das plantas, onde a ação do microbioma promove a solubilização, transporte e aquisição de nutrientes do solo (Mendes et al., 2013; Mendes; Raaijmakers, 2015; Berg et al., 2020). A codependência entre a microbiota com o hospedeiro torna o microbioma uma unidade funcional inseparável de todos os eucariotos (Berg et al., 2020).

O agrônomo alemão e fisiologista de plantas Lorenz Hiltner foi o primeiro autor a utilizar o termo “rizosfera” para caracterizar o microbioma em volta das raízes das plantas (Hiltner, 1904). Traduzido por Hartmann et al. (2008), Hiltner, em 1904, classificou como rizosfera, a região do solo que é influenciada pelas raízes das plantas, local em que as bactérias assimilavam e imobilizavam o nitrogênio para a fixação pelos nódulos de leguminosas e para o enriquecimento do solo (Hartmann et al., 2008; Lettice, 2019). Posteriormente, foi possível observar que a região rizosférica possui propriedades físico-químicas e microbiológicas influenciadas pelos exsudatos das plantas (Mendes; Raaijmakers, 2015). A rizosfera também pode ser definida como a interface crítica, entre 2 a 3 mm das raízes das plantas e a matriz do solo, onde ocorrem interações benéficas e prejudiciais entre plantas e microrganismos (Garbeva; Weissskopf, 2020). Fisicamente, a rizosfera é a região do solo influenciada pela presença de raízes, causando adensamento do solo na região de coifa, melhorando a umidade e a porosidade do solo (Andreote; Cardoso, 2016). A estrutura da rizosfera é composta por três zonas cujo critério é a proximidade com a raiz – endorrizosfera, rizoplano e ectorrizosfera, sendo a endorrizosfera a região mais próxima do córtex e endoderme da planta e ectorrizosfera a porção mais distante (Andreote; Cardoso, 2016). A distinção de zonas pode possibilitar a ocorrência de diferentes nichos e funções microbiológicas em cada porção da rizosfera criando maior complexidade e estabilidade no microbioma (Mendes; Raaijmakers, 2015; Andreote; Cardoso, 2016; Berg et al., 2020).

A diversidade microbiológica do solo e a formação dos microbiomas encontram-se relacionadas com os fatores abióticos como temperatura, água, pH, potencial redox, macro e micronutrientes e oxigênio entre outros fatores que influenciam diretamente a dinâmica populacional microbiana (Andreote; Cardoso, 2016; Xu et al., 2016; Zhou et al., 2018; Wan et al., 2021). Considerando que os serviços ecossistêmicos do solo, bem como a fitossanidade, estão totalmente atrelados aos compostos orgânicos do solo (Andreote; Cardoso, 2016), neste capítulo são relacionados os serviços do microbioma da rizosfera com a matéria orgânica do solo, detalhando as características químicas, físicas e biológicas que moldam o microbioma e impactam suas funções.

A evolução no estudo de microbiomas do solo e da rizosfera

Nas últimas décadas, estudos relacionados ao microbioma foram constantemente aperfeiçoados, emergindo do clássico método de cultivo para ferramentas mais robustas e refinadas, como as análises moleculares. Dentre os métodos tradicionais de análise do microbioma do solo estão técnicas para se medir o carbono da biomassa microbiana do solo, como clorofórmio-fumigação-incubação - CFI (Jenkinson; Powlson, 1976) e clorofórmio-fumigação-extração - CFE (Vance et al., 1987); técnicas para recuperar microrganismos do solo, como o cultivo *in vitro*; e técnicas para medir a atividade microbiana no solo, como a respirometria e quantificação de atividade enzimática (Insam, 2001).

Dentre as enzimas utilizadas para avaliar a inferência da atividade microbiológica estão a arilsulfatase, a β -glicosidase e a fosfatase, as quais estão presentes em processos-chave da bioquímica do solo, respectivamente, a ciclagem do enxofre, carbono e fósforo (Adetunji et al., 2017; Lopes et al., 2021). Porém, há limitações em tais técnicas, o cultivo de microrganismos, por exemplo, se limita a menos de 1% da diversidade microbiana total do solo e as atividades microbianas são propensas às variações sazonais (Pham; Kim, 2012; Moretto et al., 2017). Assim, com os avanços da biologia molecular tornou-se possível acessar e caracterizar com maior especificidade grande parte da diversidade de comunidades microbianas até então desconhecidas, facilitando seu entendimento (Hao; Xiao, 2017). Para isso, técnicas como qPCR (Reação em Cadeia da Polimerase em Tempo Real) e de sequenciamento genético em larga escala são comumente utilizadas para estudos relacionados a abundância e diversidade microbiana do solo (Fierer, 2017).

O conjunto de ferramentas moleculares que permite analisar o DNA ou RNA de indivíduos ou comunidades microbianas, bem como proteínas e metabólitos do microbioma é denominado de “ômicas” (Jansson et al., 2012). O emprego destas metodologias possibilita o entendimento de mecanismos

nos processos metabólicos de organismos, bem como das interações entre duas ou mais espécies em um mesmo ecossistema (Jansson et al., 2012; Nannipieri et al., 2019).

O emprego de ferramentas moleculares para o estudo de comunidades microbianas se tornou comum no meio científico a partir de 2010. Jiao et al. (2019), por exemplo, utilizaram a técnica de sequenciamento do gene 16S do RNA ribossômico para a construção de um atlas continental de identificação de bactérias do solo em campos de milho e arroz. Naylor et al. (2020) também utilizaram da mesma técnica para o estudo da bioquímica do microbioma do solo por meio de enriquecimento nutricional direcionado, para o melhor entendimento dos “módulos funcionais” locais. Apesar da aplicação em análises de microbioma total do solo, tais metodologias também são aplicadas em estudos de interação entre microbioma e planta. Além do gene 16S rRNA de bactérias, a região ITS (Internal Transcribed Spacer) de fungos também é empregada no sequenciamento de *amplicons*, que consiste no sequenciamento de um fragmento específico do DNA de microrganismos que permite sua identificação e quantificação a partir de uma amostra ambiental (Pascale et al., 2020).

Com a finalidade de explorar o material genético total é empregado o sequenciamento *shotgun*, que identifica, além dos genes ribossomais, normalmente acessados no sequenciamento de *amplicons*, todo DNA contido na amostra em análise, que incluem os genes funcionais (Pascale et al., 2020). As técnicas de PCR e qPCR, em complementaridade, atuam na avaliação qualitativa e quantitativa desses microrganismos, de modo a auxiliar na estimativa de comunidades microbianas presentes no solo. Assim, essas metodologias independentes de cultivo auxiliam na exploração de novos organismos, na identificação de nichos e processos ainda não conhecidos.

As pesquisas no âmbito da microbiologia ambiental e agrícola possuem importante papel para o desenvolvimento de novos recursos, podendo tornar o meio ambiente mais resiliente e o manejo agrícola mais sustentável (Lupatini et al., 2017; Lourenço et al., 2018). Para tal, o microbioma do solo se mostra vital, uma vez que este faz parte dos principais processos físico-químicos do solo, bem como se mostra essencial para a saúde e desenvolvimento da planta (Zhou et al., 2020). Esta relação entre o microbioma com a planta inicia-se desde as primeiras fases de desenvolvimento vegetal, e auxilia o hospedeiro na aquisição de nutrientes, água e na defesa contra patógenos (Mendes et al., 2013). Tais fatores dependem diretamente do microbioma residente do solo, que será recrutado na região rizosférica e atuará como primeira barreira de defesa microbiológica da planta (Mendes et al., 2011; Chapelle et al., 2016; Zhou et

al., 2020). A aplicação de ferramentas moleculares avançadas, em conjunto com abordagens tradicionais, é crítica para o entendimento do funcionamento do microbioma do solo permitindo o desenvolvimento de estratégias de manejo para melhorar a qualidade biológica de sistemas de produção.

A matéria orgânica como moduladora do microbioma do solo

O solo se estrutura de maneira heterogênea e descontínua, e possibilita a ocorrência de diversos micro-habitats que irão variar entre si de acordo com as características físicas, químicas e disponibilidade de nutrientes (Andreote; Cardoso, 2016). A diferenciação de nichos e ocorrência de habitats podem ocorrer devido à disponibilidade e ao tipo de molécula energética que está sendo ofertada (Trivedi et al., 2019), ou seja, a afinidade que o organismo residente no solo possui com o material orgânico irá atrair em torno dessa fonte de energia que pode ser matéria orgânica de origem animal, vegetal ou compostos químicos liberados pelas plantas (Berendsen et al., 2012).

A preferência alimentar dos microrganismos é evidenciada em estudos que apontam que bactérias Gram-positivas tem preferência por carbono originado da massa orgânica disponível no solo (*bulk soil*) e em seus agregados, enquanto bactérias gram-negativas possuem preferência por carbono derivado da biomassa das plantas (Kramer; Gleixner, 2008; Zhang et al., 2018; Waller et al., 2020). Portanto, a diferenciação de nichos entre bactérias gram-positivas e gram-negativas observada nesses estudos ocorre em função do tipo de fonte de carbono orgânico ofertado e a preferência de nicho dirigida pela fonte de energia que ocorre independente da profundidade do solo. Neste ponto de vista, a escolha do tipo de matéria orgânica que será manejada no solo irá refletir na comunidade de microrganismo moldada na formação do microbioma.

A aplicação de matéria orgânica no solo é um dos principais fatores que alteram a diversidade microbiana do solo, que está diretamente relacionada à disponibilidade e variedade de nutrientes local (Li et al., 2020). Essa alteração pode ocasionar efeitos benéficos, como aumento da diversidade microbiana, ou ainda efeitos deletérios, como a extinção de espécies raras e seleção das mais abundantes, o que pode reduzir a redundância funcional do sistema (Xiong et al., 2017; Xun et al., 2019; Xun et al., 2021). Sendo assim, o principal modulador desses efeitos causados no microbioma do solo é o tipo de matéria orgânica aplicada em função da grande variedade de fontes e tipos existentes disponíveis para uso na agricultura.

Diversos tipos de matéria orgânica podem ser aplicados na tentativa de recuperar a fertilidade do solo, dentre estes, são comumente utilizados resíduos animais, restos vegetais e materiais compostados (Cesarano et al., 2017). Como

alternativa aos compostos inorgânicos, as matérias orgânicas são consideradas mais sustentáveis, uma vez que restos agrícolas e agropecuários podem ser reciclados, e retornam ao meio ambiente que assim melhora a qualidade do solo (Lourenço et al., 2018; Yin et al., 2019). Um exemplo é a aplicação de vinhaça, subproduto da produção do etanol, no sistema agrícola, que é utilizada como fertilizante devido à sua composição rica em nutrientes (Lourenço et al., 2018; Chaves et al., 2019).

Lourenço et al. (2018) ressaltaram que a aplicação de vinhaça altera as comunidades microbianas residentes do solo, e há a inserção de um microbioma externo proveniente da vinhaça e, conseqüentemente, ocasiona distúrbios na estabilidade entre os microrganismos. Porém, é possível observar que essas mudanças são por um limitado espaço de tempo, onde as comunidades residentes do solo mostram resiliência, e voltam ao seu estado normal após cerca de 30 dias a aplicação da vinhaça. Por outro lado, a irrigação de vinhaça por tempo prolongado pode diminuir a diversidade microbiana do solo, principalmente pela alteração no pH local, fator chave na modulação do microbioma (Yin et al., 2019).

A aplicação de esterco ou de sua fração líquida também altera as comunidades microbianas do solo; Shi et al. (2018) ressaltaram que a utilização de esterco a longo-prazo pode melhorar o microbioma do solo. Porém, os autores indicam que a aplicação da fração líquida proveniente do esterco diminuiu a abundância de fungos presentes no solo, e impacta a estruturação da microbiota local. Já a aplicação de fertilizantes inorgânicos, como o NPK, diminui o pH do solo a longo-prazo, acidificando o ambiente, fator que pode ser tamponado com a utilização de matéria orgânica (Li et al., 2020). Dessa forma, considerando que o pH é um dos principais fatores moduladores do microbioma do solo, a alteração desse fator resulta em mudanças nas comunidades microbianas do local, e aumenta a abundância de bactérias do gênero *Acidobacteria*, por exemplo (Li et al., 2020).

O microbioma do solo e o resíduo vegetal

Resíduos vegetais e plantas de cobertura, em geral, possuem importante papel na disponibilidade de nutrientes no solo, servindo como fertilizantes naturais (Nevins et al., 2018). Inicialmente, com a degradação destes compostos pelos macrorganismos, o microbioma local acessa compostos, como celulose e proteínas, dando continuidade à degradação iniciada e facilitando a absorção destes nutrientes pelas plantas (Jamali et al., 2011; Dempsey et al., 2013; Khatoun et al., 2017; Frouz, 2018; Huang et al., 2020; Quevedo et al., 2021). Além disso, os resíduos vegetais auxiliam na retenção de umidade, e aumentam

a degradação e o transporte de nutrientes, bem como favorecem reações do ciclo do nitrogênio, como a etapa de desnitrificação (Nishisaka et al., 2019). As plantas de coberturas mostraram colaborar com o aumento da biomassa e taxa microbiana do solo, bem como sua atividade enzimática (Li et al., 2012; King; Hofmockel, 2017; Kim et al., 2020). Sendo assim, alguns autores ressaltam, também, que o aumento do número de genes no microbioma relacionados ao metabolismo da matéria orgânica solúvel pode ser notado quando há a utilização de plantas de coberturas, assim como uma correlação positiva entre a abundância relativa de membros dos filos Firmicutes, Proteobacteria, Acidobacteria e Actinobacteria, com a decomposição de compostos como a celulose e a quitina (Moreno et al., 2009; Gao et al., 2013; Castellano-Hinojosa; Strauss, 2020). Isso se dá em razão da composição, crescimento e atividade microbiana do solo serem reguladas pela variação da matéria orgânica dissolvida, onde se pode observar microrganismos do mesmo filo, ou até mesma classe, se correlacionando de diferentes formas com as variantes químicas das moléculas dessa matéria (Li et al., 2019).

Considerando os efeitos ocasionados ao solo, as plantas de cobertura possuem um potencial benéfico quanto ao input de nitrogênio no sistema, aumentando a disponibilidade desse elemento (Castellano-Hinojosa; Strauss, 2020). Assim sendo, os microrganismos responsáveis pelos processos relacionados ao ciclo do nitrogênio como sua fixação, nitrificação e desnitrificação, podem ter suas comunidades alteradas de modo a aumentar ou inibir cada passo desses processos (Gryta et al., 2020). Como exemplo, estima-se que há um aumento de comunidades desnitrificantes, mais especificamente das portadoras do gene *nirK*, na presença de plantas de cobertura, tendo correlação positiva com a porção de nitrogênio orgânico dissolvido do solo (Castellano-Hinojosa; Strauss, 2020).

Navins et al. (2018) destacam, também, que as etapas de degradação de resíduos vegetais influenciam diretamente na variação de microrganismos ativos no processo. Tal fator pode ocorrer devido a filtragem ambiental, aumento da competitividade no meio e a seleção dos microrganismos mais capazes de degradar determinado resíduo vegetal. Assim, indivíduos portadores do gene codificador da enzima β -glucosidase, por exemplo, foram mais abundantes no momento de pico da decomposição, confirmando a seleção da microbiota portadora desse gene nesse momento. Além disso, é importante ressaltar que além do input de nitrogênio, o carbono e o fósforo apresentam papel essencial na rotação da matéria orgânica solúvel do solo, uma vez que são interdependentes no processo de degradação de compostos (Zheng et al., 2019).

A estrutura do solo e o microbioma

Os solos são compostos por arranjos de partículas que formam agregados de diversas dimensões (Wilpieszski et al., 2019). Os agregados são formados pelas forças físicas dirigidas pelos eventos cíclicos de umedecimento e secagem do solo ou por influência da presença de raízes, todavia a estabilidade das partículas é mediada pela matéria orgânica (Cunha et al., 2015; Wilpieszski et al., 2019). Por sua vez, a atividade microbiana influencia fortemente a estabilização de matéria orgânica (Bhattacharyya et al., 2021).

Os microagregados são estruturas menores que 250 μm , ligados a partículas minerais e carbono orgânico, que permitem a formação de macroagregados, estruturas entre 0,25-2,0 mm (Wilpieszski et al., 2019; Huang et al., 2020). A escala e variabilidade de comprimentos das estruturas dos agregados criam nichos heterogêneos; por exemplo, em algumas regiões há limite de difusão de água, oxigênio e gases selecionando microrganismos que são capazes de interagir com o carbono orgânico sob as condições daquele ambiente, logo, são formados microbiomas e nichos intrinsecamente especializados (Andreote; Cardoso, 2016; Wilpieszski et al., 2019). Apesar dos agregados do solo possuir uma fração de matéria orgânica, o acesso a essa fonte de energia é pontual para a maioria dos organismos do solo, e irá ocorrer quando casualmente as partículas forem conectadas, como exemplo, quando há umedecimento do solo ou quando há quebra desses agregados liberando a matéria orgânica presente nele (Cunha et al., 2015; Bhattacharyya et al., 2021). Pesquisas recentes indicam que a química do solo, componentes orgânicos e os microrganismos dos solos são um sistema integrado em estreita associação e são diretamente influenciados um pelo outro (Mohammadi et al., 2011; Schmidt et al., 2019; Bhattacharyya et al., 2021). Exemplificando, minerais como montmorillonita (argilomineral), caulinita e alguns quartzos são capazes de absorver e quelar algumas substâncias eventualmente tóxicas para alguns grupos microbianos, como pesticidas e antibióticos (Mohammadi et al., 2011), que influencia tanto na montagem da comunidade de organismos no solo quanto na geometria da estrutura dos agregados (Mohammadi et al., 2011; Bhattacharyya et al., 2021). Por sua vez, esses minerais interferem na atividade enzimática microbiana sobre decomposição e dificulta que a matéria orgânica seja degradada, portanto, protegendo e estabilizando a estrutura dos agregados (Xu et al., 2016).

A matéria orgânica no solo é influenciada pelas propriedades do solo - pH, textura, umidade, aeração, mineralogia e a microbiota e, pela quantidade de insumos anuais de resíduos vegetais e animais inseridos no sistema (Mohammadi et al., 2011). Em relação à biota do solo, alguns macrorganismos têm importância na transformação da estrutura dos agregados do solo, as

minhocas e cupins, por exemplo, modificam a estrutura do solo por meio de criação de galerias e do processamento desses resíduos orgânicos (Dempsey et al., 2013; Huang et al., 2020; Quevedo et al., 2021). Além disso, muitos organismos do solo, como insetos, anélídeos e plantas, estabelecem relação com os microrganismos, com a matéria orgânica e com os nutrientes ciclados com a atmosfera, matriz do solo e plantas, modulando o ambiente no qual interagem (Dempsey et al., 2013; Schmidt et al., 2019; Huang et al., 2020). Portanto, o processo de degradação de matéria orgânica está atrelado aos processos biológicos e às funções desempenhadas por macro e microrganismos em diferentes condições bióticas e abióticas do solo, no qual a sua estrutura pode influenciar na dispersão e agrupamento das comunidades microbianas, assim como nas interações das plantas com a matriz do solo (Wilpiseski et al., 2019; Bhattacharyya et al., 2021). Por fim, a porosidade e a conectividade entre os agregados é dependente da diversidade de fungos e bactérias que habitam as estruturas internas e externas dos agregados.

Essa relação de codependência, na qual os agregados são formados com o auxílio dos microrganismos, e que por sua vez os microrganismos usam os agregados como habitat formando nichos especializados, torna os agregados em unidades funcionais do ecossistema do solo (Andreote; Cardoso, 2016; Wilpiseski et al., 2019).

O microbioma dos agregados é altamente especializado em determinadas funções do solo, como exemplo a ciclagem de nutrientes e decomposição de resíduos orgânicos (Andreote; Cardoso, 2016; Schmidt et al., 2019; Wilpiseski et al., 2019). A heterogeneidade dos poros e escala espacial permitem a ocorrência de diversos nichos, e conseqüentemente, permite a manutenção de serviços ecossistêmicos em diferentes condições ambientais (Andreote; Cardoso, 2016; Wilpiseski et al., 2019). Isso ocorre porque a heterogeneidade dos poros resulta em propriedades distintas da matriz do solo, como no gradiente de matéria orgânica e oxigênio (Schlüter et al., 2018; Wilpiseski et al., 2019).

A variabilidade espacial e temporal que ocorre nos agregados é geralmente associada a eventos de hotspot das atividades microbianas. No estudo de Schlüter et al. (2018) foi demonstrado que restrições físicas controlaram serviços ecológicos como a desnitrificação. Esses autores exploraram os tamanhos dos agregados e a concentração de oxigênio; assim, criaram um modelo que elucidou que o princípio da desnitrificação depende da concentração de oxigênio externo e do tamanho do agregado. Os agregados menores, por possuírem maior superfície de contato, são supridos de oxigênio, todavia as áreas anóxicas coexistem no mesmo fragmento diferenciando nichos. Por outro lado, os agregados maiores possuem mais áreas anóxicas, e portanto, maior potencial de

desnitrificação. Mesmo em solos bem drenados, os agregados disponibilizam nichos que possibilitam serviços ecossistêmicos em condições anaeróbicas. A capacidade do solo de desempenhar funções similares em diferentes condições ambientais e diferentes estruturas de comunidades microbianas é chamada de redundância funcional, uma característica ecológica do solo que envolve diversidade biológica e diversidade metabólica (Andreote; Cardoso, 2016).

Na região rizosférica as plantas atraem e selecionam microrganismos com funções complementares às necessidades das plantas (Mendes et al., 2013; Andreote; Cardoso, 2016). As alterações físicas resultantes da presença da planta direcionam as condições de habitats das comunidades de microrganismos que vão se instalar próximos às raízes (Andreote; Cardoso, 2016). As mudanças das condições do solo interferem na função que o solo desempenha, e conseqüentemente, tem impacto na estrutura da comunidade do microbioma do solo devido a alteração da frequência dos táxons residentes (Rossmann et al., 2020).

O revolvimento do solo (*turnover*) causado pela prática agrícola abre nichos para colonização de grupos pioneiros como acidobacterias que se sobrepõem sobre as outras populações microbianas (Rodrigues et al., 2013; Navarrete et al., 2015). Todavia, quando a perturbação é minimizada as comunidades resilientes do solo têm a possibilidade de se reestabelecerem. Contudo, a mudança do uso do solo, com sua conseqüente homogeneização, causa perda de grupos biológicos em vários níveis tróficos implicando na diversidade biológica e diversidade metabólica daquele ecossistema (estreitando a redundância funcional) (Rodrigues et al., 2013; Rossmann et al., 2020). Este evento é chamado por Andreote e Cardoso (2016) de seleção homogeneizadora, e isso implica na diferenciação da diversidade de acordo com o uso do solo (como exemplo, floresta, pastagem e agricultura), que favorecem alguns grupos taxonômicos em função da depleção de outros. Por fim, a perda da diversidade biológica tem conseqüências nas interações ecológicas e cria microbiomas com networks menos complexos em detrimento de intervenção antrópica, por exemplo, domesticação de plantas (Pérez-Jaramillo et al., 2016; Rossmann et al., 2020).

O microbioma do solo e a nutrição das plantas

A estabilidade das comunidades biológicas do solo é dependente das características químicas e físicas da matriz em que serão hospedadas (Mohammadi et al., 2011; Schmidt et al., 2019). A microbiota do solo é carente de carbono orgânico, por isso, as regiões em que as comunidades microbianas se estabelecem e residem são locais em que ocorrem liberação de exsudatos pelas raízes das plantas, ou que há acúmulo de material orgânico,

como palhada, serapilheira, resíduos animais e vegetais (Andreote; Cardoso, 2016). Em razão dos exsudatos serem fonte de moléculas energéticas, como mucilagem, proteínas, açúcares, ácidos orgânicos, aminoácidos e uma variedade de metabólitos secundários (Badri et al., 2012; Schmidt et al., 2019; Garbeva; Weiskopf, 2020), uma grande diversidade de microrganismos se estrutura em torno das raízes ou próxima a elas (Andreote; Cardoso, 2016; Garbeva; Weiskopf, 2020). A exsudação de compostos orgânicos, liberados pela radícula e pelos primórdios radiculares, é intensificada assim que a semente se embebe de água, e circunstancialmente são enviados sinalizadores químicos ao solo recrutando serviços de microrganismos complementares ao desenvolvimento fisiológico da planta (Magalhães; Durães, 2002; Andreote; 2016; Berg; Raaijmakers, 2018; Garbeva; Weiskopf, 2020). A formação da rizosfera é dependente da frequência e abundância de microrganismos disponíveis no solo (Dini-Andreote, 2020), sendo que a composição química do solo dirige o gradiente de distribuição dos organismos aptos a colonizar esta região (Andreote; Cardoso, 2016). Assim, as plantas modulam a microbiota do solo pela exsudação radicular, formando um microbioma complexo da rizosfera com outros organismos abrangendo diferentes níveis tróficos (Mendes et al., 2013; Rossmann et al., 2020).

O carbono orgânico ofertado pelas plantas pelo processo de exsudação radicular é atrativo a diversos organismos (Mendes et al., 2013; Chapelle et al., 2016; Romagnoli; Andreote, 2016). A relação estabelecida entre os organismos do solo com a planta pode ser prejudicial ou benéfica, todavia, a presença dos organismos no solo vai influenciar o rendimento (*fitness*) metabólico da planta hospedeira (Berendsen et al., 2012; Chapelle et al., 2016; Zhang et al., 2015; Garbeva; Weiskopf, 2020). Os minerais essenciais para a nutrição das plantas, encontrados no solo, geralmente não estão em forma assimilável, por isso as plantas necessitam recrutar serviços dos microrganismos no solo sob o preço do carbono orgânico liberado via exsudatos (Andreote; Cardoso, 2016).

Mediadores químicos são as principais vias de comunicação microrganismo-planta, microrganismo-microrganismo (Chapelle et al., 2016; Garbeva; Weiskopf, 2020) e a presença de determinados metabólitos pode sinalizar o disparo de respostas estringentes, alterando a fisiologia da planta como resposta adaptativa diante da detecção dos compostos (Chapelle et al., 2016). Dessa forma, os microrganismos podem responder ao “chamado de ajuda” quando as plantas necessitam se nutrir ou se defender de patógenos (Zhang et al., 2015). Portanto, a comunicação estabelecida na atração entre microrganismo-planta pode ser mediada por metabólitos (Badri et al., 2012; Garbeva; Weiskopf, 2020).

Sabe-se, por exemplo, que flavonoides e estrigolactonas estão associados ao crescimento de raízes simbióticas às micorrizas (Badriet et al., 2012; Zhang et al., 2015; Valadares et al., 2016). No caso das *Striga*, *Phelipanche* e *Orobanchespp.*, as estrigolactonas são usadas como estratégia para invadir o hospedeiro, enquanto em *Rhizobium* spp. pode ser um fator que induz a nodulação (Zhang et al., 2015). Ademais, foi verificado que ácidos cítricos e fumáricos atraem microrganismos até as raízes de tomate, assim como benzo-hexazenoides modificam a estrutura microbiana atraindo cepas de *Pseudomonas putida* (Badri et al., 2012; Neal et al., 2012). Os ácidos fenólicos mostraram-se correlacionados com táxons específicos de bactérias na rizosfera de plantas do gênero *Arabidopsis*, enquanto que os ácidos salicílicos foram capazes de modificar a estrutura da comunidade associada à rizosfera dessas plantas (Badri et al., 2012; Lebeis et al., 2015). Sendo assim, denota-se que compreender a comunicação química que ocorre pela exsudação radicular abre caminho para compreender a complexa interação entre microrganismo-planta e todo o potencial biotecnológico associado a estas interações, como nutrição de plantas, fertilidade do solo, supressão de patógenos no solo e produtividade.

O pH é um importante modulador da atividade microbiológica do solo. Os complexos enzimáticos responsáveis pelos metabolismos dos microrganismos são dependentes de faixa de pH específico para desempenhar atividade ótima. Logo, o pH é um fator limitante da atividade biológica no solo, que interfere no ciclo do carbono, do nitrogênio, do fósforo e na composição das comunidades microbianas (Andreote; Cardoso, 2016; Zhou et al., 2018; Wan et al., 2021). A configuração e a estruturação dos membros que compõem o microbioma refletem na função desempenhada no nicho ecológico, pois diferentes organismos possuem diferentes características fisiológicas e ecológicas, que garante, assim, a manutenção de diferentes processos dos solos a despeito das variações ambientais (Andreote; Cardoso, 2016; Zhou et al., 2018). Por outro lado, após a comunidade microbiana já estar estabelecida, a atividade microbiológica pode ser fator modulador na estrutura da comunidade; por exemplo, dependendo da relação C/N entre a matéria orgânica e a biomassa microbiana, a adição de composto orgânico no solo pode acarretar em uma intensa mineralização, processo de oxirredução e consumo de prótons, reduzindo a acidez e o alumínio trocável do solo (Zilbilske, 1987; Leal et al., 1983; Andreote; Cardoso, 2016). Neste contexto, a atividade microbiológica pode alterar as composições químicas do solo, deslocar comunidades microbianas sensíveis e reconfigurar a comunidade residente (Andreote; Cardoso, 2016; Wan et al., 2021).

Em virtude da maioria dos nutrientes essenciais para as plantas estarem indisponíveis ou em forma não assimiláveis, os microrganismos do solo são

cruciais para prestarem serviços como fixação de nitrogênio e solubilização de fósforo, e assim auxilia as plantas na nutrição (Wan et al., 2021). Apesar de pouca dependência de processos microbianos, o potássio está presente em etapas do metabolismo das plantas e atividades enzimáticas (Wan et al., 2021), e é um elemento móvel no sistema solo-planta-microrganismo. O potássio, geralmente, está disponível em forma mineral, porém, é facilmente lixiviado das células de resíduos vegetais e então reabsorvido por outras plantas (Andreote; Cardoso, 2016). Por outro lado, a disponibilidade de fósforo para plantas é altamente dependente de processos microbianos, tanto para desprender o fósforo de resíduos orgânicos (resíduos vegetais ou rizodeposição) quanto para transformar formas minerais indisponíveis (rochas fosfatadas) em formas assimiláveis (fosfato) (Andreote; Cardoso, 2016; Wan et al., 2021). O processo de solubilização e de mineralização do fósforo está intimamente ligado aos ácidos orgânicos produzidos por microrganismos com participação de enzimas extracelulares. Este processo é extremamente importante tanto para nutrição de plantas quanto para a estabilidade de matéria orgânica e avaliação da fertilidade do solo (Wan et al., 2021). O nitrogênio tem grande relevância na nutrição de plantas, e está presente na formação de biomoléculas como proteínas e ácidos nucleicos (Andreote; Cardoso, 2016).

O maior reservatório de nitrogênio, no entanto, está localizado na atmosfera na forma de gasosa (N_2), quimicamente inerte e indisponível (Andreote; Cardoso, 2016; Xuan et al., 2017). No solo, o nitrogênio disponível é encontrado em componentes da matéria orgânica ou por meio de compostos inorgânicos liberados nos processos microbianos como amonificação, nitrificação e desnitrificação (Andreote; Cardoso, 2016; Nishisaka et al., 2019; Mirza et al., 2020). Observamos que a nutrição vegetal é altamente dependente de processos biológicos do solo, e no nicho rizosférico esses processos são governados pelas plantas.

Interações multitróficas e a matéria orgânica

As comunidades microbianas residentes no solo são a base trófica da teia alimentar que sustenta a vida terrestre (Cavicchioli et al., 2019). Os nutrientes liberados na decomposição microbiana transformam moléculas orgânicas em inorgânicas e fornece matéria prima para a formação e crescimento das plantas (Andreote; Cardoso, 2016, Cherlet et al., 2018; Cavicchioli et al., 2019). Por sua vez, as plantas utilizam e transformam moléculas inorgânicas em moléculas orgânicas fechando um ciclo de nutrientes e energia (Odum; Barr et, 2008; Andreote; Cardoso, 2016; Cherlet et al., 2018). Portanto, para estudos, aplicações e otimização das funções desempenhadas pelas comunidades biológicas do solo

é necessário entender como ocorre a manutenção dos papéis microbiológicos que suportam o ecossistema em diferentes níveis tróficos.

Os processos que ocorrem no solo são consequência da microfauna que reside nele (Cavicchioli et al., 2019), sendo a ciclagem de nutrientes, ou seja, o ciclo do carbono, o processo mais estudado (IPCC, 2001; Ballantyne et al., 2017; Pitombo et al., 2018). O fluxo de carbono e energia no solo é transferido por meio dos grupos em níveis tróficos (Odum; Barret, 2008; Andreote; Cardoso, 2016), em que as bactérias que utilizam carbono como fonte de energia possuem papel importante na ciclagem de carbono.

Aproximadamente 75% do carbono degradado da matéria orgânica é liberado para a atmosfera na forma de $C-CO_2$ e a porção menor é incorporada na biomassa bacteriana (Cardoso et al., 2011; Cunha et al., 2015; Andreote; Cardoso, 2016). As bactérias e fungos são a base alimentar de protistas, como amebas, os quais pertencem a um nível trófico superior e são capazes de incorporar cerca de 40% mais carbono em biomassa do que procariotos (Coleman et al., 1977; Rossmann et al., 2020). As amebas, por sua vez, são predadas pelos nematoides que despreendem maior parte de energia e liberam carbono por respiração na taxa 30% maior que os protistas (Coleman et al., 1978). Nota-se que as redes tróficas são montadas sobre o carbono orgânico disponível no solo ou ofertado pelas plantas, e atrai diferentes grupos taxonômicos e cria microbiomas com interações complexas.

Os filos Cercozoa e Amoebozoa são protistas dominantes do solo e a diversidade desses grupos compreende organismos heterotróficos, os quais se alimentam de bactérias, fungos, e de outros protistas, autotróficos e parasitas (Rossmann et al., 2020). Rossmann et al. (2020) correlacionaram a composição de comunidades bacterianas, fúngicas e de protistas da rizosfera com plantas crioulas e cultivares modernas de trigo para compreender como os grupos tróficos contribuem para a montagem do microbioma de acordo com o genótipo. O resultado mostrou que o melhoramento de plantas tem impacto nas networks microbianas gerando diferenças na composição microbiológica entre genótipos ancestrais e modernos.

Adicionalmente, o estudo apontou que correlações positivas entre protistas e bactérias observadas em variedades crioulas foram preservadas como um subconjunto em cultivares modernas, como foi o caso para a classe Sarcomonadea com Actinobacteria, revelando que os grupos de protistas eram intrinsecamente correlacionados com o genótipo da planta hospedeira e dirigiam a modelagem na rizosfera dos táxons de níveis tróficos menores. Essa relação ecológica que descreve o modelo de montagem do microbioma no qual os predadores estão correlacionados com a presa já havia sido apresentada em

trabalhos anteriores (Sapp et al., 2018), porém, apenas recentemente veio à luz que a estruturação da comunidade microbiológica no microbioma das plantas poderia ser dependente do genótipo, apontando que o estudo e manipulação dos microbioma das plantas é específico para cada cultivar.

Não necessariamente precisa existir relação ecológica de predação entre a hierarquia trófica para que isso impacte na formação do microbioma. A presença ou ausência de alguns microrganismos no solo é fator determinante de equilíbrio ou distúrbio e das possibilidades que os grupos biológicos terão para se organizarem (Zhou et al., 2018; Rossmann et al., 2020). Dentre os organismos do solo, as minhocas são consideradas engenheiras de ecossistemas, não apenas por auxiliar na aeração do solo, mas também porque são chave para formação, proteção de agregados e transformação da matéria orgânica, modificando os aspectos físicos, químicos e biológicos do solo (Dempsey et al., 2013; Huang et al., 2020). As minhocas ocupam três nichos distintos no solo: galerias verticais (anécicas), perfis profundos (endogéicas) e regiões superficiais (epigéicas), e cada nicho possui serviços ecossistêmicos específicos. Enquanto os grupos anécicos e endogéicos constroem galerias aerificando e revirando o solo, trazendo cátions para superfície do solo, e, eventualmente, alterando o pH, os grupos epigéicos, próximos à superfície, reduzem e incorporam os resíduos orgânicos sobrepostos ao solo que irão compor a matéria orgânica (Huang et al., 2020). O funcionamento dos três nichos de minhocas garante baixa relação C/N devido a existência de nichos que incorporam e nichos que mineralizam a matéria orgânica liberando nutrientes para os microrganismos e para as plantas (Huang et al., 2020).

Os microrganismos associados a trato digestivo das minhocas otimizam o processo de decomposição na presença de umidade, logo há maior decomposição de matéria orgânica em períodos úmidos que em secos (Dempsey et al., 2013; Huang et al., 2020). A umidade, o teor de oxigênio e o tipo de carbono no intestino das minhocas são fatores limitantes para a formação do microbioma interno desses organismos e da qualidade da matéria orgânica depositada em forma de húmus e ácido húmico. O microbioma do intestino determina o tipo de exoenzima que irá atuar no processo de decomposição de matéria orgânica complexa (Dempsey et al., 2013; Huang et al., 2020). Assim, o gradiente de oxigênio e umidade no perfil do solo gera diferentes formas de carbonos e de nutrientes depositados, e conseqüentemente, possibilita ocorrência de diferentes nichos microbiológicos ao longo do gradiente de profundidade.

Considerações finais

Os microrganismos do solo governam os ciclos biogeoquímicos que sustentam a vida no planeta Terra sendo que as características físicas, químicas e biológicas do solo moldam a estruturação do microbioma. A estruturação das comunidades microbianas no solo está intrinsicamente ligada à quantidade e qualidade da matéria orgânica disponível e também à ação das plantas que governam parcialmente a montagem e funcionalidade do microbioma da rizosfera. O resultado de interações multitróficas na rizosfera das plantas impacta o crescimento, desenvolvimento e a saúde das culturas. Neste contexto, o emprego de técnicas moleculares avançadas em estudos que elucidam as interações ecológicas entre o microbioma e a matéria orgânica do solo permitirá o desenvolvimento de tecnologias baseadas na manipulação do microbioma do solo e da planta para aumentar a resiliência e sustentabilidade de sistemas produtivos.

Referências

- ADETUNJI, A. T.; LEWU, F. B.; MULIDZI, R.; NCUBE, B. The biological activities of β -glucosidase, phosphatase and urease as soil quality indicators: a review. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, v. 17, p. 794-807, 2017. DOI: <https://doi.org/10.4067/S0718-95162017000300018>.
- ANDREOTE, F. D.; CARDOSO, E. J. B. N. Introdução à biologia do solo. In: CARDOSO, E. J. B. N.; ANDREOTE, F. D. (ed.). *Microbiologia do solo*, 2ª ed. Piracicaba: Esalq, 2016. p. 9-22.
- BADRI, D. V.; DE-LA-PEÑA, C.; LEI, Z.; MANTER, D. K.; CHAPARRO, J. M.; GUIMARÃES, R. L.; VIVANCO, J. M. Root secreted metabolites and proteins are involved in the early events of plant-plant recognition prior to competition. *PLoS One*, v. 7, e46640, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046640>.
- BALLANTYNE, A.; SMITH, W.; ANDEREGG, W.; KAUPPI, P.; SARMIENTO, J.; TANS, P.; RUNNING, S. Accelerating net terrestrial carbon uptake during the warming hiatus due to reduced respiration. *Nature Climate Change*, v. 7, p. 148-152, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1038/nclimate3204>.
- BERENDSEN, R. L.; PIETERSE, C. M. J.; BAKKER, P. A. H. M. The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends in Plant Science*, v. 17, p. 478-486, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.04.001>.
- BERG, G.; RAAIJMAKERS, J. M. Saving seed microbiomes. *The ISME Journal*, v. 12, p. 1167-1170, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41396-017-0028-2>.
- BERG, G.; RYBAKOVA, D.; FISCHER, D.; CERNAVA, T.; VERGÈS, M. C. C.; CHARLES, T.; KAZOU, M. Microbiome definition revisited: old concepts and new challenges. *Microbiome*, v. 8, 103, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1186/s40168-020-00875-0>.
- BHATTACHARYA, R.; RABBI, S. M.; ZHANG, Y.; YOUNG, I. M.; JONES, A. R.; DENNIS, P. G.; DALAL, R. C. Soil organic carbon is significantly associated with the pore geometry, microbial diversity and enzyme activity of the macro-aggregates under different land uses of Australia. *Science of The Total Environment*, v. 778, 146286, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.146286>.
- CASTELLANO-HINOJOSA, A. C.; STRAUSS, S.L. Impact of cover crops on the soil microbiome of tree crops. *Microorganisms*, v. 8, 328, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3390/microorganisms8030328>.
- CAVICCHIOLI, R.; RIPPLE, W. J.; TIMMIS, K. N.; AZAM, F.; BAKKEN, L. R.; BAYLIS, M.; WEBSTER, N. S. Scientists' warning to humanity: microorganisms and climate change. *Nature Reviews Microbiology*, v. 17, p. 569-586, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41579-019-0222-5>.
- CESARANO, G.; FILIPPIS, F.; STORIA, A.; SCALA, F.; BONANOMI, G. Organic amendment type and application frequency affect crop yields, soil fertility and microbiome composition. *Applied Soil Ecology*, v. 120, p. 254-264, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.08.017>.
- CHAPELLE, E.; MENDES, R.; BAKKER, P. A. H.; RAAIJMAKERS, J. M. Fungal invasion of the rhizosphere microbiome. *The ISME Journal*, v. 10, p. 265-268, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1038/ismej.2015.82>.

- CHAVES, M. G.; SILVA, G. G. Z.; ROSSETTO, R.; EDWARDS, R. A.; TSAI, S. M.; NAVARRETE, A. A. Acidobacteria subgroups and their metabolic potential for carbon degradation in sugarcane soil amended with vinasse and nitrogen fertilizers. **Frontiers in Microbiology**, v. 10, 1680, 2019. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01680>.
- CHERLET, M.; HUTCHINSON, C.; REYNOLDS, J.; HILL, J.; SOMMER, S.; von MALTITZ, G. **World atlas of desertification. rethinking land degradation and sustainable land management**, 3rd ed. Publication Office of the European Union, Luxembourg: 2018. DOI: <https://doi.org/10.2760/9205>
- COLEMAN, D. C.; ANDERSON, R. V.; COLE, C. V. Trophic interactions in soils as they affect energy and nutrient dynamics. IV. Flows of metabolic and biomass carbon. **Microbial Ecology**, v. 4, p. 373-380, 1977. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02013280>.
- CUNHA, T. J.; MENDES, A. M. S.; GIONGO, V. Matéria orgânica do solo. In: NUNES, R. R.; REZENDE, M. O. O. (ed.). **Recurso solo: propriedades e usos**. São Carlos: Cubo, 2015. p. 273-293.
- DEMPSEY, M. A.; FISK, M. C.; YAVITT, J. B.; FAHEY, T. J.; BALSER, T. C. Exotic earthworms alter soil microbial community composition and function. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 67, p. 263-270, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.09.009>.
- DINI-ANDREOTE, F. Endophytes: the second layer of plant defense. **Trends in Plant Science**, v. 25, p. 319-322, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.01.007>.
- FIERER, N. Embracing the unknown: disentangling the complexities of the soil microbiome. **Microbiome Reviews**, v. 15, p. 579-590, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2017.87>.
- FROUZ, J. Effects of soil macro-and mesofauna on litter decomposition and soil organic matter stabilization. **Geoderma**, v. 332, p. 161-172, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.08.039>.
- GAO, M.; YANG, H.; ZHAO, J.; LIU, J.; SUN, Y. H.; WANG, Y. J.; SUN, J. G. *Paenibacillus brassicae* sp. nov., isolated from cabbage rhizosphere in Beijing, China. **Antonie van Leeuwenhoek**, v. 103, p. 647-653, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10482-012-9849-1>.
- GARBEVA, P.; WEISSKOPF, L. Airborne medicine: bacterial volatiles and their influence on plant health. **New Phytologist**, v. 226, p. 32-43, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.16282>.
- GRYTA, A.; FRAC, M.; OSZUST, K. Genetic and metabolic diversity of soil microbiome in response to exogenous organic matter amendments. **Agronomy**, v. 10, 546, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy10040546>.
- HAO, D.; XIAO, P. Rhizosphere microbiota and microbiome of medicinal plants: From molecular biology to omics approaches. **Chinese Herbal Medicines**, v. 9, p. 199-217, 2017. DOI: [https://doi.org/10.1016/S1674-6384\(17\)60097-2](https://doi.org/10.1016/S1674-6384(17)60097-2).
- HARTMANN, A.; ROTHBALLER, M.; SCHMID, M. Lorenz Hiltner, a pioneer in rhizosphere microbial ecology and soil bacteriology research. **Plant and Soil**, v. 312, p. 7-14, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9514-z>.
- HILTNER, L. Ueber neuere erfahrungen und probleme auf dem gebiete der bodenbakteriologie und unter besonderer berucksichtigung der grundung und brache. **Arbeiten der Deutschen Landwirtschaftliche Gesellschaft**, v. 98, p. 59-78, 1904.
- HUANG, W.; GONZÁLEZ, G.; ZOU, X. Earthworm abundance and functional group diversity regulate plant litter decay and soil organic carbon level: A global meta-analysis. **Applied Soil Ecology**, v. 150, 103473, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.103473>.
- INSAM, H. Developments in soil microbiology since the mid 1960s. **Geoderma**, v. 100, p. 389-402, 2001. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(01\)00029-5](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(01)00029-5).
- IPCC. Intergovernmental Panel on Climate Change: Third Assessment Report, Climate Change 2001. Geneva, 2001.
- JAMALI, H.; LIVESLEY, S. J.; DAWES, T. Z.; HUTLEY, L. B.; ARNDT, S. K. Termite mound emissions of CH₄ and CO₂ are primarily determined by seasonal changes in termite biomass and behaviour. **Oecologia**, v. 167, p. 525-534, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1991-3>.
- JANSSON, J. K.; NEUFELD, J. D.; MORAN, M. A.; GILBERT, J. A. Omics for understanding microbial functional dynamics. **Environmental Microbiology**, v. 14, p. 1-3, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2011.02518.x>.
- JENKINSON, D. S.; POWLSON, D. S. The effects of biocidal treatment on metabolism in soil - I. Fumigation with chloroform. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 8, p. 167-177, 1976. DOI: [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(76\)90001-8](https://doi.org/10.1016/0038-0717(76)90001-8).
- JIAO, S.; XU, Y.; ZHANG, J.; HAO, X.; LU, Y. Core microbiota in agricultural soils and their potential associations with nutrient cycling. **Applied and Environmental Science**, v. 4, e00313-18, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1128/mSystems.00313-18>.
- JING, X.; SANDERS, N. J.; SHI, Y.; CHU, H.; CLASSEN, A. T.; ZHAO, K.; CHEN, L.; SHI, Y.; JIANG, Y.; HE, J. S. The links between ecosystem multifunctionality and above- and belowground biodiversity are mediated by climate. **Nature Communications**, v. 6, 8159, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1038/ncomms9159>.

- KHATOON, H.; SOLANKI, P.; NARAYAN, M.; TEWARI, L.; RAI, J. P. N. Role of microbes in organic carbon decomposition and maintenance of soil ecosystem. *International Journal of Chemical Studies*, v. 5, p. 1648-1656, 2017.
- KIM, N.; ZABALOY, M. C.; GUAN, K.; VILLAMIL, M. B. Do cover crops benefit soil microbiome? A meta-analysis of current research. *Soil Biology and Biochemistry*, v. 142, 107701, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107701>.
- KING, A. E.; HOFMOCKEL, K. S. Diversified cropping systems support greater microbial cycling and retention of carbon and nitrogen. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, v. 240, p. 66-76, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.01.040>.
- KRAMER, C.; GLEIXNER, G. Soil organic matter in soil depth profiles: Distinct carbon preferences of microbial groups during carbon transformation. *Soil Biology and Biochemistry*, v. 40, p. 425-433, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.09.016>.
- LEAL, J. R.; AMARAL SOBRINHO, N. M. B.; VELLOSO, A. C. X.; ROSSIELLO, R. O. P. Potencial redox e pH: variações em um solo tratado com vinhaça. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, v. 7, p. 257-261, 1983.
- LEBEIS, S. L.; PAREDES, S. H.; LUNDBERG, D. S.; BREAKFIELD, N.; GEHRING, J.; MCDONALD, M.; DANGL, J. L. Salicylic acid modulates colonization of the root microbiome by specific bacterial taxa. *Science*, v. 349, p. 860-864, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.aaa8764>.
- LETTICE, E. P. The rhizosphere: measuring the zone of interaction. *Annual Plant Reviews*, v. 2, p. 1-17, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1002/9781119312994.apr0683>.
- LI, J. H.; JIAO, S. M.; GAO, R. Q.; BARDGETT, R. D. Differential effects of legume species on the recovery of soil microbial communities, and carbon and nitrogen contents, in abandoned fields of the Loess Plateau, China. *Environmental Management*, v. 50, p. 1193-1203, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00267-012-9958-7>.
- LI, Y.; WANG, C.; WANG, T.; LIU, Y.; JIA, S.; GAO, Y.; LIU, S. Effects of different fertilizer treatments on rhizosphere soil microbiome composition and functions. *Land*, v. 9, 329, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3390/land9090329>.
- LI, X.; CHEN, Q. L.; HE, C.; SHI, Q.; CHEN, S.-C.; REID, B. J.; ZHU, Y.-G.; SUN, G.-X. Organic carbon amendments affect the chemodiversity of soil dissolved organic matter and its associations with soil microbial communities. *Environmental Science & Technology*, v. 53, p. 50-59, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1021/acs.est.8b04673>.
- LIU, H.; BRETTELL, L. E.; SINGH, B. Linking the phyllosphere microbiome to plant health. *Trends in Plant Science*, v. 25, p. 841-844, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.06.003>.
- LOPES, E. M. G.; REIS, M. M.; FRAZÃO, L. A.; TERRA, L. E. M.; LOPES, E. F.; SANTOS, M. M. S.; FERNANDES, L. A. Biochar increases enzyme activity and total microbial quality of soil grown with sugarcane. *Environmental Technology & Innovation*, v. 21, 101270, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.eti.2020.101270>.
- LOURENÇO, K. S.; SULEIMAN, A. K.; PIJL, A.; VAN VEEN, J. A.; CANTARELLA, H.; KURAMAE, E. E. Resilience of the resident soil microbiome to organic and inorganic amendment disturbances and to temporary bacterial invasion. *Microbiome*, v. 6, 142, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1186/s40168-018-0525-1>.
- LUPATINI, M.; KORTHALS, G. W.; HOLLANDER, M.; JANSSENS, T. K. S.; KURAMAE, E. E. Soil microbiome is more heterogeneous in organic than in conventional farming system. *Frontiers in Microbiology*, v. 7, 2064, 2017. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.02064>.
- MAGALHÃES, P. C.; DURÃES, F. O. M. **Cultivo do milho**: germinação e emergência. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2002. 9 p. (Embrapa Milho e Sorgo. Comunicado técnico, 39).
- MENDES, R.; KRUIJT, M.; BRUIJIN, I.; DEKKERS, E.; DER VOORT, M.; SCHNEIDER, J. H. M.; PICENO, Y. M.; DeSANTIS, T. Z.; ANDERSEN, G. L.; BAKKER, P. A. H. M.; RAAIJMAKERS, J. M. Deciphering the rhizosphere microbiome for disease-suppressive bacteria. *Science*, v. 332, p. 1097-1100, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1203980>.
- MENDES, R.; GARBEVA, P.; RAAIJMAKERS, J. M. The rhizosphere microbiome: significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms. *FEMS Microbiology Reviews*, v. 37, p. 634-663, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1111/1574-6976.12028>.
- MENDES, R.; RAAIJMAKERS, J. M. Cross-kingdom similarities in microbiome functions. *ISME Journal*, v. 9, p. 1905-1907, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1038/ismej.2015.7>.
- MEYER, S. T.; PTACNIK, R.; HILLEBRAND, H.; BESSLER, H.; BUCHMANN, N. Biodiversity-multifunctionality relationships depend on identity and number of measured functions. *Nature Ecology & Evolution*, v. 2, p. 44-49, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0391-4>.
- MIRZA, B. S.; MCGLINN, D. J.; BOHANNAN, B. J.; NÜSSLEIN, K.; TIEDJE, J. M.; RODRIGUES, J. L. Diazotrophs show signs of restoration in Amazon rain forest soils with ecosystem rehabilitation. *Applied and Environmental Microbiology*, v. 86, e00195-20, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1128/AEM.00195-20>.

- MOHAMMADI, K.; HEIDARI, G.; KHALESRO, S.; SOHRABI, Y. Soil management, microorganisms and organic matter interactions: A review. **African Journal of Biotechnology**, v. 10, p. 19840-19849, 2011. DOI: <https://doi.org/10.5897/AJBX11.006>.
- MORENO, B.; GARCIA-RODRIGUEZ, S.; CANIZARES, R.; CASTRO, J.; BENÍTEZ, E. Rainfed olive farming in south-eastern Spain: Long-term effect of soil management on biological indicators of soil quality. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 131, p. 333-339, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agee.2009.02.011>.
- MORETTO, J. A. S.; ALTARUGIO, L. M.; ANDRADE, P. A.; FACHIN, A. L.; ANDREOTE, F. D.; STEHLING, E. G. Changes in bacterial community after application of three different herbicides. **FEMS Microbiology Letters**, v. 364, fmx113, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1093/femsle/fmx113>.
- NANNIPIERI, P.; PENTON, C. R.; PURAHONG, W.; SCHLOTTER, M.; ELSAS, J. D. van. Recommendations for soil microbiome analyses. **Biology and Fertility of Soils**, v. 55, p. 765-766, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00374-019-01409-z>.
- NAVARRETE, A. A.; VENTURINI, A. M.; MEYER, K. M.; KLEIN, A. M. TIEDJE, J. M.; BOHANNAN, B. J.; RODRIGUES, J. L. Differential response of Acidobacteria subgroups to forest-to-pasture conversion and their biogeographic patterns in the western Brazilian Amazon. **Frontiers in Microbiology**, v. 6, 1443, 2015. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01443>.
- NAYLOR, D.; FANSLER, S.; BRISLAW, C.; NELSON, W. C.; HOFMOCKEL, K. S.; JANSSON, J. K.; MCCLURE, R. Deconstructing the soil microbiome into reduced-complexity functional modules. **Applied and Environmental Science**, v. 11, e01349-20, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1128/mBio.01349-20>.
- NEAL, A. L.; AHMAD, S.; GORDON-WEEKS, R.; TON, J. Benzoxazinoids in root exudates of maize attract *Pseudomonas putida* to the rhizosphere. **PLoS One**, v. 7, e35498, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035498>.
- NEVINS, C. J.; NAKATSU, C.; ARMSTRONG, S. Characterization of microbial community response to cover crop residue decomposition. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 127, p. 39-49, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.09.015>.
- NISHISAKA, C. S.; YOUNGERMAN, C.; MEREDITH, L. K.; CARMO, J. B.; NAVARRETE, A. A. Differences in N₂O fluxes and denitrification gene abundance in the wet and dry seasons through soil and plant residue characteristics of tropical tree crops. **Frontiers in Environmental Science**, v. 7, 11, 2019. DOI: <https://doi.org/10.3389/fenvs.2019.00011>.
- ODUM, E. P.; BARRETT, G. W. **Fundamentos de ecologia**. 5ª ed. São Paulo: Cengage Learning, 2008. 612 p.
- PASCALE, A.; PROIETTI, S.; PANTELIDES, I. S.; STRINGLIS, I. A. Modulation of the root microbiome by plant molecules: the basis for targeted disease suppression and plant growth promotion. **Frontiers in Plant Science**, v. 10, 1741, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01741>.
- PÉREZ-JARAMILLO, J. E.; MENDES, R.; RAAIJMAKERS, J. M. Impact of plant domestication on rhizosphere microbiome assembly and functions. **Plant Molecular Biology**, v. 90, p. 635-644, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11103-015-0337-7>.
- PHAM, V. H. T.; KIM, J. Cultivation of unculturable soil bacteria. **Trends in Biotechnology**, v. 30, p. 475-484, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tibtech.2012.05.007>.
- PITOMBO, L. M.; RAMOS, J. C.; QUEVEDO, H. D.; DO CARMO, K. P.; PAIVA, J. M.; PEREIRA, E. A.; CARMO, J. B. Methodology for soil respirometric assays: Step by step and guidelines to measure fluxes of trace gases using microcosms. **MethodsX**, v. 5, p. 656-668, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.mex.2018.06.008>.
- QUEVEDO, H. D.; BRANDANI, C. B.; BENTO, C. B.; PITOMBO, L. M.; FERREIRA FILHO, P. J.; CARMO, J. B. Greenhouse gas emissions from termite mounds in a transition area between the cerrado savanna and the atlantic forest in Brazil. **Acta Oecologica**, v. 110, 103690, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103690>.
- RODRIGUES, J. L.; PELLIZARI, V. H.; MUELLER, R.; BAEK, K.; JESUS, E. D. C.; PAULA, F. S.; NÜSSLEIN, K. Conversion of the Amazon rainforest to agriculture results in biotic homogenization of soil bacterial communities. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 110, p. 988-993, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1220608110>.
- ROMAGNOLI, E. M.; ANDREOTE, F. D. Rizosfera. In: ANDREOTE, F. D.; CARDOSO, E. J. B. N. (ed). **Microbiologia do solo: Introdução à biologia do solo**, 2ª ed. Piracicaba: ESALQ, 2016, p. 47-60.
- ROSSMANN, M.; PÉREZ-JARAMILLO, J. E.; KAVAMURA, V. N.; CHIARAMONTE, J. B.; DUMACK, K.; FIORE-DONNO, A. M.; MENDES, L. W.; FERREIRA, M. M. C.; BONKOWSKI, M.; RAAIJMAKERS, J. M.; MAUCLINE, T. H.; MENDES, R. Multitrophic interactions in the rhizosphere microbiome of wheat: from bacteria and fungi to protists. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 96, fiae032, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1093/femsec/fiae032>.
- SAPP, M.; PLOCH, S.; FIORE DONNO, A. M.; BONKOWSKI, M.; ROSE, L. E. Protists are an integral part of the Arabidopsis thaliana microbiome. **Environmental Microbiology**, v. 20, p. 30-43, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1111/1462-2920.13941>.
- SCHLÜTER, S.; HENJES, S.; ZAWALLICH, J.; BERGAUST, L.; HORN, M.; IPPISCH, O.; DÖRSCH, P. Denitrification in soil aggregate analogues-effect of aggregate size and oxygen diffusion. **Frontiers in Environmental Science**, v. 6, 17, 2018. DOI: <https://doi.org/10.3389/fenvs.2018.00017>.

- SCHMIDT, R. L.; ULANOVA, D.; WICK, L. Y.; BODE, H. B.; GARBEVA, P. V. Microbedriven chemical ecology - past, present and future. **ISME Journal**, v. 13, p. 2656-2663, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41396-019-0469-x>.
- SHI, Y.; ZIADI, N.; HAMEL, C.; BITTMAN, S.; HUNT, D.; LALANDE, R.; SHANG, J. Soil microbial biomass, activity, and community composition as affected by dairy manure slurry applications in grassland production. **Applied Soil Ecology**, v. 125, p. 97-107, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.12.022>.
- TRIVEDI, C.; REICH, P. B.; MAESTRE, F. T.; HU, H. W.; SINGH, B. K.; DELGADO-BAQUERIZO, M. Plant-driven niche differentiation of ammonia-oxidizing bacteria and archaea in global drylands. **The ISME Journal**, v. 13, p. 2727-2736, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41396-019-0465-1>
- VALADARES, R. B. S.; MESCOLOTTI, D. L. C.; CARDOSO, E. J. B. N. Micorrizas. In: ANDREOTE, F. D.; CARDOSO, E. J. B. N. (ed). **Microbiologia do solo**, 2ª ed. Piracicaba: ESALQ, 2016, p. 179-196.
- VANCE, E. D.; BROOKES, P. C.; JENKINSON, D. S. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 19, p. 703-707, 1987. DOI: [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(87\)90052-6](https://doi.org/10.1016/0038-0717(87)90052-6).
- WALLER, L. P.; ALLEN, W. J.; BARRAT, B. I. P.; CONDRON, L. M.; FRANÇA, F. M. Biotic interactions drive ecosystem responses to exotic plant invaders. **Science**, v. 368, p. 967-972, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.aba2225>.
- WAN, W.; HAO, X.; XING, Y.; LIU, S.; ZHANG, X.; LI, X.; HUANG, Q. Spatial differences in soil microbial diversity caused by pH driven organic phosphorus mineralization. **Land Degradation & Development**, v. 32, p. 766-776, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1002/ldr.3734>.
- WILPISZESKI, R. L.; AUFRECHT, J. A.; RETTERER, S. T.; SULLIVAN, M. B.; GRAHAM, D. E.; PIERCE, E. M.; ELIAS, D. A. Soil aggregate microbial communities: towards understanding microbiome interactions at biologically relevant scales. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 85, e00324-19, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1128/AEM.00324-19>.
- XIONG, W.; GUO, S.; JOUSSET, A.; ZHAO, Q.; WU, H.; LI, R.; KOWALCHUK, G. A.; SHEN, Q. Bio-fertilizer application induces soil suppressiveness against Fusarium wilt disease by reshaping the soil microbiome. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 14, p. 238-247, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.07.016>.
- XU, X.; SHI, Z.; LI, D.; REY, A.; RUAN, H.; CRAINE, J. M.; LUO, Y. Soil properties control decomposition of soil organic carbon: Results from data-assimilation analysis. **Geoderma**, v. 262, p. 235-242, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2015.08.038>.
- XUAN, W.; BEECKMAN, T.; XU, G. Plant nitrogen nutrition: sensing and signaling. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 39, p. 57-65, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.copbi.2017.05.010>.
- XUN, W.; LI, W.; XIONG, W.; REN, Y.; LIU, Y.; MIAO, Y.; XU, Z.; ZHANG, N.; SHEN, Q.; ZHANG, R. Diversity-triggered deterministic bacterial assembly constrains community functions. **Nature Communications**, v. 10, 3833, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11787>.
- XUN, W.; LIU, Y.; LI, W.; REN, Y.; XIONG, W.; XU, Z.; ZHANG, N.; MIAO, Y.; SHEN, Q.; ZHANG, R. Specialized metabolic functions of keystone taxa sustain soil microbiome stability. **Microbiome**, v. 9, 35, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1186/s40168-020-00985-9>.
- YIN, J.; DENG, C. B.; WANG, X. F.; CHEN, G.; MIHUCZ, V. G.; XU, G. P.; DENG, Q. C. Effects of long-term application of vinasse on physicochemical properties, heavy metals content and microbial diversity in sugarcane field soil. **Sugar Tech**, v. 21, p. 62-70, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12355-018-0630-2>.
- ZHANG, Y.; RUYTER-SPIRA, C.; BOUWMEESTER, H.J. Engineering the plant rhizosphere. **Current Opinion in Biotechnology**, v.32, p.136-142, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2014.12.006>
- ZHANG, X.; XIN, X.; ZHU, A.; YANG, W.; ZHANG, J.; DING, S.; MU, L.; SHAO, L. Linking macroaggregation to soil microbial community and organic carbon accumulation under different tillage and residue managements. **Soil & Tillage Research**, v. 178, p. 99-107, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.still.2017.12.020>.
- ZHENG, W.; ZHAO, Z.; LI, F.; WANG, R.; GONG, Q.; ZHAI, B.; WANG, Z.; ZHAO, Z.; LI, Z. Metagenomic exploration of the interactions between N and P cycling and SOM turnover in an apple orchard with a cover crop fertilized for 9 years. **Biology and Fertility of Soils**, v. 55, p. 365-381, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00374-019-01356-9>.
- ZHOU, Z.; WANG, C.; LUO, Y. Effects of forest degradation on microbial communities and soil carbon cycling: a global meta analysis. **Global Ecology and Biogeography**, v. 27, p. 110-124, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.12663>.
- ZHOU, Y.; COVENTRY, D. R.; GUPTA, V. V. S. R.; FUENTES, D.; MERCHANT, A.; KAISER, B. N.; LI, J.; WEI, Y.; LIU, H.; WANG, Y.; GAN, S.; DENTRON, M. D. The preceding root system drives the composition and function of the rhizosphere microbiome. **Genome Biology**, v. 21, 89, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1186/s13059-020-01999-0>.
- ZILBILSKE, L. M. Dynamics of nitrogen and carbon in soil during papermill sludge decomposition. **Soil Science**, v. 143, p. 26-33, 1987.