

PARTE III

BIOPROSPECÇÃO E BIOTECNOLOGIA AMBIENTAL

*"A natureza não faz
nada em vão"*
Aristóteles

O PAPEL DO MICROBIOMA DA RIZOSFERA NO DESENVOLVIMENTO E PROTEÇÃO DAS PLANTAS

Rodrigo Mendes, Wagner Bettiol, Josiane de Barros Chiaramonte, Lilian Simara Abreu Soares Costa, Lucas William Mendes, Maike Rossmann, Vanessa Nessner Kavamura Noguchi, Fernando Dini Andreote e Itamar Soares de Melo

INTRODUÇÃO

A conclusão do sequenciamento do genoma humano, com o Human Genome Project no ano de 2003 (Schmutz et al., 2004), representou um marco disruptivo na história da ciência. Não apenas pelo fato de elucidar o código da vida, mas também por impulsionar o desenvolvimento de ferramentas moleculares que permitem o acesso facilitado ao código genético dos seres vivos. O sequenciamento completo do genoma humano permitiu avanços sem precedentes no conhecimento do funcionamento do corpo humano. Porém, a evolução do conhecimento com a aplicação das técnicas moleculares revelou que, para o entendimento pleno do funcionamento do corpo, seria necessária a elucidação da contribuição do microbioma humano, também chamado de “outro genoma” (Zhao, 2010) ou “segundo genoma” (Grice; Segre, 2012). Com isso, em 2007, iniciou-se o NIH Human Microbiome Project, com o objetivo de desvendar a composição e funcionalidade dos microrganismos que habitam o corpo humano. O microbioma humano, definido como o conjunto de microrganismos com seus genomas (i.e., genes) nas condições ambientais onde vivem, é composto por um número de células microbianas maior que o número de células do próprio corpo. Enquanto o ser humano possui cerca de 20.000 genes, o microbioma carrega um conjunto de mais de 1.000.000 de genes que, de certa forma, atuam em conjunto com o genoma humano no corpo. Estes dados ilustram a complexidade do sistema hospedeiro-microbioma e reforçam a necessidade de tratar o microbioma como uma extensão do genoma humano para se entender o desempenho do hospedeiro no ambiente.

A partir do momento em que as tecnologias usadas para o sequenciamento do genoma humano (em especial aquele de segunda geração) foram aplicadas ao sequenciamento de microbiomas, houve uma revolução no campo da microbiologia. Não é

exagero comparar o sequenciamento massivo de microrganismos ao aperfeiçoamento do microscópio por Antoine van Leeuwenhoek nos anos de 1670. Da mesma forma que a invenção do microscópio revelou um universo de minúsculos seres, abrindo caminho para o desenvolvimento da microbiologia, a possibilidade do sequenciamento de microbiomas representa a “reinvenção” do microscópio, permitindo o entendimento de como comunidades complexas de microrganismos se associam, interagem e sustentam a vida de seus hospedeiros. Não apenas os seres humanos, mas também os demais seres vivos hospedam uma enorme diversidade de microrganismos, seja na superfície de seus tecidos ou em seu interior, de maneira que os princípios usados no estudo do microbioma humano podem ser aplicados no estudo de plantas, insetos, esponjas do mar, aves, répteis, peixes e, virtualmente, de todos os demais seres vivos.

Curiosamente, há muitas similaridades na forma com que os seres vivos dependem de seus respectivos microbiomas para diversas características e funções, incluindo o papel-chave no desenvolvimento de doenças, na promoção da saúde, no enfrentamento de estresses abióticos, na nutrição e em seu crescimento e desenvolvimento. Uma comparação interessante é entre o microbioma do sistema digestivo humano e o microbioma da rizosfera das plantas (Mendes; Raaijmakers, 2015), ambos sistemas abertos com amplas áreas superficiais colonizadas por um imenso número de microrganismos. Embora apresentem diferenças em termos de composição da comunidade, estes dois ecossistemas apresentam similaridades nas funções dos microbiomas relacionadas à aquisição de nutrientes, à modulação do sistema imune e à proteção contra infecções por patógenos (Mendes; Raaijmakers, 2015), de maneira que se pode dizer que a rizosfera da planta pode ser vista como um sistema digestório às avessas.

As comunidades microbianas desempenham um papel fundamental no funcionamento das plantas, influenciando sua fisiologia e desenvolvimento (Rossmann et al., 2017). Sendo o solo a principal fonte de microrganismos que colonizam as plantas durante seu crescimento, os microrganismos passam pela rizosfera antes de alcançarem o hospedeiro. A rizosfera é a região do solo diretamente influenciada pelos exsudatos das plantas e onde há uma maior atividade biológica e abundância de microrganismos quando comparada com o solo. O microbioma da rizosfera é constituído por microrganismos benéficos que contribuem para o crescimento das plantas, mas também por patógenos que colonizam a rizosfera tentando romper a proteção microbiana e os mecanismos inatos de defesa da planta para causar doenças. Um terceiro grupo que pode ser encontrado na rizosfera é constituído de microrganismos potencialmente patogênicos aos seres humanos que, quando transportados no tecido da planta e consumidos por pessoas debilitadas, podem causar doenças (Mendes et al., 2013). Embora a importância do microbioma da rizosfera para a planta seja amplamente reconhecida, não se conhece a vasta maioria dos microrganismos que nela se

encontram. Assim, é fundamental ampliar nosso conhecimento sobre quais microrganismos compõem o microbioma e as funções que eles desempenham na interação com o hospedeiro (Mendes et al., 2013).

Com o objetivo de elucidar a contribuição do microbioma da rizosfera para o desenvolvimento da planta, a equipe da Embrapa Meio Ambiente conduziu ou participou de diversos estudos que ampliam o conhecimento dos mecanismos que envolvem as interações entre comunidade microbiana complexa e o hospedeiro. As premissas usadas nestes estudos foram: 1) a planta com seu microbioma constitui um superorganismo ou holobionte, de maneira que, para se entender o funcionamento da planta no ambiente, é necessário levar em conta o microbioma associado, 2) a planta pode terceirizar alguns serviços, ou seja, o microbioma supre a planta com características genéticas que ela não carrega no próprio genoma; e 3) a planta é capaz de modular parcialmente a montagem e funcionamento do microbioma na rizosfera. Desta forma, são apresentados neste capítulo os avanços em diferentes linhas de pesquisa no estudo do microbioma da rizosfera em plantas sob estresse abiótico e biótico, conduzido com a participação do Laboratório de Microbiologia Ambiental da Embrapa Meio Ambiente. Em relação ao estresse abiótico, os estudos têm ênfase em plantas sob condição de seca e no entendimento de como o microbioma contribui para a nutrição da planta ou é impactado por diferentes regimes de fertilização. Quanto ao estresse biótico, o conjunto de estudos tem o objetivo de elucidar a forma como o microbioma da rizosfera atua como uma extensão do sistema de defesa da planta para proteger o hospedeiro contra a infecção de patógenos do sistema radicular. Adicionalmente, os resultados de estudos que avaliam o impacto da domesticação e do melhoramento genético nas interações multitróficas que ocorrem no microbioma da rizosfera são apresentados. Um conjunto de estudos elucidam o impacto do melhoramento genético para resistência a doenças no microbioma da rizosfera. Finalmente, são apresentadas as perspectivas de como o avanço do conhecimento nestes temas pode ser usado em favor da planta, apontando estratégias para a manipulação do microbioma da rizosfera para uma agricultura sustentável.

O MICROBIOMA DA RIZOSFERA SOB CONDIÇÕES DE SECA

O papel do microbioma na proteção de plantas contra os efeitos negativos impostos pela seca é de extrema importância. A exploração da diversidade do microbioma associada a ambientes áridos e semiáridos pode fornecer informações sobre mecanismos e linhagens microbianas capazes de auxiliar as plantas a se desenvolverem nesses ambientes extremos. A Caatinga, bioma inserido no semiárido brasileiro, pode ser considerada um ambiente extremo devido às elevadas temperaturas, longas e irregulares secas, baixa disponibilidade de água e elevada radiação ultravioleta (Santos et

al., 2011). Este tipo de ambiente deve comportar inúmeros microrganismos capazes de ultrapassar condições que consideradas extremas do ponto de vista humano – embora, do ponto de vista dos organismos, sejam normais.

O bioma Caatinga tem sido usado pela Embrapa Meio Ambiente para bioprospecção de microrganismos que possam ser utilizados no desenvolvimento de inoculantes agrícolas. O primeiro trabalho a reportar o potencial de bactérias obtidas deste bioma capazes de promover o crescimento de plantas de milho (*Zea mays* L.) sob estresse hídrico foi descrito por Kavamura et al. (2013a). Bactérias associadas a diferentes espécies de cactáceas foram isoladas com base em sua capacidade de crescimento em meio de cultura com reduzida atividade de água, entre outras características, como produção de exopolissacarídeos (EPS), produção de ácido indol-3-acético (AIA), solubilização de fósforo e produção de amônia (NH₃) e de biofilme (Kavamura; Melo, 2014). Duas linhagens bacterianas de *Bacillus* spp. promoveram o crescimento de milho sob estresse hídrico correspondente a 30% da capacidade de campo. O sequenciamento do genoma de uma dessas linhagens (CMAA 1363) indicou 99,6% de similaridade com a espécie *Bacillus aryabhatai* e confirmou a presença de genes envolvidos em respostas ao estresse e promoção de crescimento de plantas, podendo ser os responsáveis pela proteção fornecida às plantas contra os efeitos negativos impostos pela seca (Kavamura et al., 2017).

Por ser um ambiente sazonal, o entendimento das causas e mecanismos que estruturam as comunidades microbianas é importante, uma vez que pode fornecer informações sobre a dinâmica das comunidades e quais grupos de microrganismos são diferencialmente recrutados em determinadas condições. Estudos sobre diversidade microbiana em diferentes períodos (chuvoso e seca), nos quais foram coletadas amostras de solo rizosférico de diferentes cactáceas e leguminosas, mostrou que a disponibilidade de água é o principal fator responsável pela estruturação das comunidades bacterianas (Kavamura et al., 2013b; Lançoni et al., 2013). No período de seca, há uma redução da abundância bacteriana, provavelmente devido à seleção de microrganismos resistentes ou resilientes. Com a chuva, as populações microbianas sensíveis começam a colonizar a rizosfera, altamente influenciadas pelos fatores edáficos (Taketani et al., 2017).

As análises da diversidade bacteriana com base no sequenciamento parcial do gene 16S rRNA usando Ion Personal Genome Machine™ (Ion Torrent, Life Technologies) indicaram que o filo Actinobacteria correlacionou-se fortemente com a estação seca, enquanto amostras do período chuvoso correlacionaram-se com os filos Proteobacteria e Bacteroidetes. A proporção de sequências pertencentes ao gênero *Bacillus* foi significativamente maior no período de seca, assim como outros gêneros pertencentes ao filo Actinobacteria, podendo indicar por exemplo, sua tolerância às condições presentes no bioma Caatinga, além de um indício das potenciais funções ecoló-

gicas desempenhadas pelos microrganismos com relação à promoção de crescimento e proteção de plantas contra a dessecação (Kavamura et al. 2013b). Os principais mecanismos de adaptação às condições desfavoráveis impostas pelo estresse hídrico e outros tipos de estresse impostos pelo ambiente foram discutidos por Kavamura (2013) e englobam a tolerância a elevadas temperaturas, genes de tolerância à dessecação, produção de pigmentos para proteção contra a radiação ultravioleta (UV), produção de enzimas termoestáveis, produção de esporos e endósporos, sobrevivência em diferentes valores de pH, degradação de diversos compostos xenobióticos, tolerância à radiação e produção de osmólitos intracelulares.

Posteriormente, Kavamura et al. (2018a) sequenciaram o metagenoma rizosférico associado ao mandacaru (*Cereus jamacaru*) nos períodos chuvoso e de seca como parte do trabalho de mestrado de Ferreira (2014), e análise por meio da plataforma MG-RAST (Meyer et al., 2008) confirmou os resultados anteriores. Além disso, os autores observaram que as diferenças na composição das comunidades bacterianas nos períodos distintos podem ser atribuídas à baixa conectividade dos poros no solo, devido ao baixo conteúdo de água na seca, limitando a dispersão dos microrganismos e levando ao isolamento espacial das comunidades bacterianas. Com relação às funções potencialmente desempenhadas pelos microrganismos nos dois períodos, a presença de um número significativo de genes envolvidos no metabolismo de carbono e proteínas pode estar relacionada a sua habilidade em responder ao retorno da umidade. Por outro lado, genes associados ao metabolismo de carboidratos, ácidos orgânicos, processamento de RNA e respiração apresentaram-se significativamente mais abundantes no período de seca, indicando um alto nível de atividade microbiana, devido à necessidade de modulação do metabolismo em resposta ao estresse hídrico.

O MICROBIOMA DA RIZOSFERA E A NUTRIÇÃO DA PLANTA

A complementação nutricional das plantas é uma das muitas funções que o microbioma pode exercer. O papel do microbioma na aquisição de nutrientes é ilustrado pela exploração das associações simbióticas de bactérias para suprimento da demanda de nitrogênio em culturas de feijoeiro (Hungria; Neves, 1986) e soja (Hungria; Araújo, 1999). O avanço das tecnologias de sequenciamento e sua popularização permitiu compreender que os serviços fornecidos pelo microbioma das plantas não acontecem sempre de forma simples e em uma única direção. O microbioma relaciona-se não somente à saúde e desenvolvimento da planta, mas é influenciado também pelas propriedades físicas, químicas e biológicas do solo, ou seja, direta e simultaneamente pelas condições nutricionais da planta e do solo. A alteração da saúde nutricional da planta pode influenciar o perfil de exsudados e isso levaria a uma alteração do microbioma da planta para uma outra condição dependente de outras características.

Kavamura et al. (2018b) demonstraram que a adição e o manejo a longo prazo por fertilizantes químicos provocaram impactos negativos à diversidade e riqueza bacteriana da rizosfera de trigo. O manejo com nitrogênio orgânico, no entanto, favoreceu a estrutura da comunidade bacteriana da rizosfera. Além de maior estabilidade para o microbioma rizosférico foram também observados maiores índices de diversidade e riqueza nas comunidades microbianas associadas à planta. Kavamura et al. (2018b) também observaram, por meio de predição funcional baseada em taxonomia, que a variação das funções potencialmente oferecidas pelo microbioma foi influenciada principalmente pelo estágio de crescimento da planta. Nos estádios iniciais de crescimento, foi observado um enriquecimento de funções envolvidas no metabolismo, sugerindo o início da estruturação do microbioma rizosférico ao passo que, em estádios mais avançados do desenvolvimento da planta, como na floração, foi observado o enriquecimento de funções envolvidas na degradação de compostos mais complexos, indicando a alteração do perfil de exsudatos das plantas.

Em condições de limitação de nitrogênio, as funções envolvidas no metabolismo de terpenóides e policetídeos foram enriquecidas (Kavamura et al., 2018b). Esses compostos, inibidores de nitrificação, são exsudados pelas plantas nessas condições nutricionais (Coskun et al., 2017). Isso reforça a ideia de que, em solos com baixo conteúdo nutricional, as plantas recorrem às associações com o microbioma para favorecer seu crescimento, atuando na retenção, aquisição, solubilização ou mobilização de nutrientes do solo.

Depois do nitrogênio, o fósforo é o segundo elemento mais consumido pelas plantas. Porém, ao contrário do primeiro, este não pode ser obtido da atmosfera e é considerado um recurso não renovável. No Brasil, como em outras regiões tropicais, os solos apresentam baixo pH e alto teor de argila que fixam rapidamente o fósforo após fertilização, tornando o nutriente indisponível para as plantas. Este fenômeno é responsável por limitar a produção de diversas culturas em condições tropicais. Ao estudar o microbioma rizosférico de dois cultivares de feijoeiro contrastantes em relação à eficiência na aquisição e uso de fósforo, Chiaramonte (2018) verificou que, em condições em que o fósforo é limitante, o genótipo de feijão menos eficiente é capaz de recrutar um microbioma que apresenta muito mais funções envolvidas no metabolismo do fósforo quando comparado ao genótipo eficiente em relação a sua aquisição. Em geral, a suplementação com fósforo, independente da natureza do nutriente utilizado (solúvel ou insolúvel), provocou no microbioma da rizosfera uma redução das funções envolvidas no metabolismo do nutriente.

Chiaramonte (2018) também demonstrou um enriquecimento diferencial de vários membros do microbioma (i.e., Unidades Taxonômicas Operacionais) observados na rizosfera do genótipo de feijão ineficiente em relação ao uso do fósforo quando cultivado em condições limitantes deste nutriente. Este aumento de abundância de membros

específicos do microbioma estava associado ao enriquecimento de funções de quimiotaxia bacteriana e funções envolvidas na mobilização de fósforo, o que sugere que esse genótipo tem uma maior comunicação com o microbioma rizosférico e é altamente dependente deste para a mobilização de fósforo. Esse estudo permitiu observar a importância das características fisiológicas do genótipo no recrutamento do microbioma associado e, assim como o estudo de Kavamura et al. (2018b), apresentou evidências de que o recrutamento do microbioma rizosférico, independente de taxonomia, pode estar relacionado principalmente às funções do metabolismo de nutrientes disponíveis no microbioma e às necessidades nutricionais da planta hospedeira.

Ainda não foi possível determinar o microbioma mínimo envolvido na nutrição vegetal das plantas. Os estudos de Kavamura et al. (2018b) e Chiaramonte (2018) apontam para a necessidade nutricional das plantas e o conteúdo e qualidade dos nutrientes do solo como direcionadores de uma microbiota para suprir a demanda das plantas, ainda que existam diferenças taxonômicas entre as situações estudadas. No entanto, existe a possibilidade de que o microbioma rizosférico possa ser manipulado ou transferido a fim de aumentar a demanda de nutrientes das culturas. Em um estudo subsequente, Chiaramonte (2018) avaliou o efeito do microbioma do genótipo ineficiente de feijoeiro no desenvolvimento da planta eficiente. Para isso, a rizosfera das plantas do genótipo menos eficiente, que haviam demonstrado enriquecimento de funções relacionadas ao metabolismo do fósforo, foi utilizada para o cultivo do genótipo eficiente. Os resultados mostraram que o genótipo mais eficiente na aquisição de fósforo respondeu positivamente à rizosfera modificada nos estádios iniciais de crescimento, ou seja, o microbioma foi selecionado e enriquecido pelo genótipo ineficiente na aquisição de fósforo do solo. Estudos adicionais estão sendo planejados para se investigar mais profundamente o efeito do transplante de microbiomas nestas condições. Coletivamente, os estudos de Kavamura et al. (2018b) e Chiaramonte (2018) corroboram que as plantas dependem, pelo menos parcialmente, do microbioma da rizosfera para sua nutrição e que a exploração dessa comunidade poderia levar a um manejo mais eficiente, conduzindo a uma agricultura sustentável.

No entanto, ainda hoje, a forma mais simples de aplicar os conhecimentos obtidos sobre o papel do microbioma vegetal na nutrição das plantas é a prática tradicional que consiste na inoculação de sementes e/ou solo com um ou mais microrganismos reconhecidos pelo seu papel benéfico para as plantas e não de uma comunidade completa e estabelecida. Embora a ênfase do estudo do uso de inoculantes na agricultura tenha sido o efeito no fenótipo da planta, é importante notar que a introdução de inoculantes no ambiente rizosférico tem um impacto na composição e funcionalidade do microbioma da rizosfera.

Godoy (2020) isolou, caracterizou e selecionou bactérias da rizosfera de cultivares de trigo, usando sequenciamento do gene 16S rRNA e testes bioquímicos para

a produção de AIA, solubilização de fosfato, fixação de nitrogênio e antagonismo contra fungos patógenos de doenças de solo. Além de estimar a contribuição destes microrganismos selecionados para a promoção de crescimento de trigo em casa de vegetação, Godoy (2020) avaliou o impacto da inoculação na comunidade bacteriana da rizosfera. Além do tratamento na semente, foram realizadas inoculações quinzenais e amostragens de solo rizosférico ao longo de todo o experimento, antes e depois de cada inoculação bacteriana. A análise multivariada permutacional dos dados de 16S rRNA das amostras de solo indicou que existe uma alteração significativa na estrutura da comunidade bacteriana da rizosfera ao longo do desenvolvimento da planta que também é impactada pela inoculação. Os resultados apontaram que o inoculante se estabelece mais facilmente nos primeiros estádios de desenvolvimento da planta hospedeira e sua abundância relativa diminui gradualmente dias após a inoculação, sugerindo que, embora o inoculante tenha um efeito positivo no desenvolvimento e proteção da planta, o microbioma da rizosfera exerce um forte poder tampão no equilíbrio da comunidade microbiana, reduzindo rapidamente os níveis do inoculante na rizosfera da planta.

Em um estudo conduzido por Bononi (2020), foi avaliado o efeito da inoculação do fungo *Trichoderma* no microbioma da rizosfera de soja. Esse gênero de fungo filamentoso abriga um dos principais grupos de microrganismos usados para promover a produção e desenvolvimento de diversas espécies de cultura devido a sua associação simbiótica com as plantas e seu potencial de controlar patógenos de solo. A inoculação de um consórcio de fungos do gênero *Trichoderma* em soja cultivada em casa de vegetação não causou alterações na estrutura do microbioma bacteriano em rizosfera de soja verificado pelo sequenciamento do gene 16S rRNA. Porém, ocorreu um aumento significativo no número de funções preditas envolvidas no metabolismo do fósforo, sobretudo de proteínas de ligação e transporte de fósforo e fosfatases, além da solubilização de fósforo realizada pelos próprios fungos (Bononi, 2020).

O MICROBIOMA DA RIZOSFERA COMO EXTENSÃO DO SISTEMA DE DEFESA DA PLANTA

A capacidade do solo de inibir as doenças da rizosfera é uma característica comum de solos saudáveis e é determinada pelos fatores associados ao solo (processos químicos e físicos) e aos fatores associados ao microbioma (processos biológicos) da rizosfera. O impacto do microbioma da rizosfera na defesa das plantas é mais bem exemplificado em solos supressivos. Um solo é conhecido por ser supressivo quando as plantas não são acometidas por certas doenças ou quando a gravidade da doença é substancialmente reduzida mesmo que o agente patogênico esteja presente e a

planta seja suscetível à doença (Mendes et al., 2011). Assim, três elementos centrais são definidos para que esse evento ocorra: 1) presença de um patógeno do solo; 2) um hospedeiro suscetível; e 3) um surto da doença através de cultivos consecutivos. Os solos supressivos começaram a ser investigados no passado quando esse fenômeno foi notado após um surto da doença em áreas de monocultivo. Esse fato é explicado pelas mudanças na composição do microbioma da rizosfera, onde grupos de microrganismos específicos são enriquecidos com habilidades de proteção do sistema radicular da planta. Vários estudos revelaram que as plantas respondem ao ataque do patógeno produzindo compostos químicos que atraem um conjunto de microrganismos benéficos, resultando em proteção. Isso significa que o sucesso de um patógeno em causar doença é influenciado pela comunidade microbiana do solo no momento em que a infecção ocorre. Em outras palavras, esse evento demonstra que a planta depende de uma porção crucial do microbioma da rizosfera como uma primeira linha de defesa contra a invasão de patógenos do solo (Mendes et al., 2011).

Contudo, todo solo natural tem a capacidade de suprimir um patógeno até certo ponto. Isso pode ser observado a partir da severidade de uma doença acompanhada de inoculações de um patógeno em um solo pasteurizado comparado a um solo não pasteurizado. Esse evento é conhecido como supressão geral, que se baseia em interações multitróficas e está relacionada à atividade microbiana total, sendo comparado ao sistema imune inato do homem (Raaijmakers; Mazzola, 2016). Por exemplo, nesse caso, a comunidade microbiana compete com o patógeno por recursos ou causa inibição por formas mais diretas de antagonismo. Além disso, pode ser modulada por práticas de manejo do solo que estimulam a atividade microbiana. Por outro lado, a supressividade específica é basicamente direcionada à atividade de um grupo específico de microrganismos antagonísticos a um patógeno específico do solo. A natureza biótica da supressividade específica é demonstrada através da transferência de um solo para outro e pode ser eliminada por esterilização, pasteurização ou irradiação do solo. Desse modo, a supressividade específica é distinguida da supressividade geral porque pode ser transferida para solos não supressivos (conducentes) adicionando 0,1%–10% do solo supressivo. Para doenças fúngicas transmitidas pelo solo, a supressividade específica normalmente se desenvolve após elevados níveis de doença na área de cultivo. Portanto, nesse caso, o microbioma requer tempo para reagir à infecção do patógeno, sendo esse processo comparado ao sistema imune adaptativo do corpo humano (Raaijmakers; Mazzola, 2016). Desse modo, as interações entre patógeno, planta e o microbioma da rizosfera são elementos chave para desencadear a supressividade específica da doença.

Este fenômeno intrigante tem sido observado para vários sistemas de cultivo envolvendo patógenos de solo, incluindo fungos como *Gaeumannomyces graminis* var *tritici*, *Fusarium oxysporum* e *Rhizoctonia solani* (Klein et al., 2013; Mendes et al., 2011;

Raaijmakers; Weller, 1998). A supressão de doenças de plantas recebeu maior atenção com os recentes avanços em abordagens independentes de cultura, que permitiram aprofundar o conhecimento sobre o microbioma de plantas. Assim, foi possível explorar a diversidade dessas comunidades, incluindo seu impacto na saúde das plantas e os fatores ecológicos que estão associados a este fenômeno. Hoje é conhecido que os solos supressivos a *R. solani*, patógeno fúngico da beterraba-sacarina, quando misturados com os solos propícios à doença na proporção de 1:9 (p/p), podem suprimir com sucesso a infecção do fungo (Mendes et al., 2011). Neste estudo, os principais filos bacterianos encontrados na rizosfera de solos supressivos foram Proteobacteria, Firmicutes e Actinobacteria, especialmente durante a infecção do patógeno, indicando que as plantas podem explorar um consórcio microbiano para proteção da rizosfera contra patógenos do solo (Mendes et al., 2011). Intrigantemente, a indução de supressividade do solo pode ocorrer naturalmente, uma vez que a maioria das espécies de plantas em monocultivo levarão a um acúmulo de fitopatógenos especializados, assim como a antagonistas residentes no ambiente. Por isso, o solo e o genótipo da planta estão entre os principais determinantes da montagem do microbioma da rizosfera. Isso indica que a dinâmica da doença conta com características genéticas do hospedeiro para recrutar grupos específicos de microrganismos do solo em plantios consecutivos que protegem as raízes das plantas. Essa abordagem nos permite entender como a monocultura impulsionada por um hospedeiro específico pode, ao longo do tempo, recrutar uma comunidade antagonista com capacidade de proteção do sistema radicular (Faria, 2020). No entanto, os efeitos dos genótipos na composição das comunidades da rizosfera são altamente complexos e dinâmicos. Nossa compreensão de como as plantas moldam o conjunto de microrganismos da rizosfera ainda é parcial.

Essa influência na composição e ativação do microbioma da rizosfera pela planta ocorre por meio da exsudação de compostos que podem estimular ou inibir o crescimento de microrganismos na rizosfera. Ao mesmo tempo, o fungo patogênico que habita o solo também é estimulado pelos exsudatos radiculares e compete com outros microrganismos por nutrientes e espaço. Porém, a comunidade benéfica recrutada pela rizosfera da planta limita o sucesso do patógeno por meio da produção de compostos ou ativação de funções relacionadas ao estresse oxidativo (Chapelle et al., 2015). Por isso, a presença do patógeno é percebida pela rizosfera, que responde à infecção acionando o microbioma por meio do enriquecimento de grupos bacterianos específicos. Esses grupos de microrganismos ativam funções que resultam em uma resposta ao estresse, como, por exemplo, a produção de compostos antimicrobianos que blindam o sistema radicular, impedindo a invasão do patógeno (Chapelle et al., 2015). O entendimento dessa proteção natural do sistema radicular das plantas pode conduzir a estratégias de manejo ou manipulação do microbioma que resultem na redução da necessidade do uso de produtos químicos em sistemas de produção. Em um estudo

posterior, foi avaliado o possível papel do microbioma da endosfera na proteção contra doenças de solo. Supondo que o patógeno tenha sucesso em atravessar a primeira linha microbiológica de defesa, i.e., o microbioma da rizosfera, ele alcança o tecido radicular, ativando o sistema de defesa da planta – porém, ao alcançar o interior desses tecidos, o patógeno encontra o microbioma da endosfera. Durante a infecção pelo patógeno, membros do microbioma também são enriquecidos na parte interna das raízes, fornecendo importantes mecanismos de defesa, e atuam como a segunda camada microbiológica de defesa da planta (Carrión et al., 2019). A inoculação de mudas de beterraba-sacarina com *R. solani* cultivadas em solo supressivo enriqueceu, na endosfera das raízes, duas famílias bacterianas importantes no processo de defesa da planta: *Chitinophagaceae* e *Flavobacteriaceae*. As análises revelaram que essas famílias atuam com um conjunto de enzimas quitinase que estão diretamente relacionadas à redução de danos nas raízes de beterraba, impedindo assim o progresso da infecção do fungo (Carrión et al., 2019). Neste contexto, o sucesso da invasão do patógeno não depende apenas da planta hospedeira e da influência do ambiente, mas também da complexidade das comunidades microbianas do solo, da rizosfera, da endosfera e da interação ecológica entre todos esses fatores.

A estratégia adaptativa do solo (supressividade específica) não beneficia apenas a planta que está sob ataque, mas também os plantios subsequentes da cultura. É por isso que essas respostas de *feedback* são às vezes referidas como efeitos de “legado” ou “memória do solo” (Raaijmakers; Mazzola, 2016). Assim, embora esse estado de supressividade específica do solo seja sensível às práticas de manejo, esse cenário pode ser rapidamente recuperado na presença da planta hospedeira original e do patógeno indutor (Raaijmakers; Mazzola, 2016). Para entender como distúrbios ambientais podem afetar solos supressivos, van der Voort et al. (2016) testaram o impacto do calor na remontagem de comunidades bacterianas no microbioma da rizosfera de solos supressivos. Após o distúrbio ocorrido por exposição a altas temperaturas (50 °C e 80 °C por 1 h), houve aumento na diversidade da comunidade de rizobactérias, conduzindo a perda parcial ou completa da proteção da doença. A perda da proteção foi uma consequência da redução na abundância de famílias bacterianas como *Streptomyetaceae*, *Micrococcaceae* e *Mycobacteriaceae*, sugerindo que o filo Actinobacteria contribui para a supressividade de doenças de solo. Com os resultados observados, foi proposto um modelo de remontagem das comunidades bacterianas na rizosfera, no qual as famílias de bactérias tolerantes ao calor e com crescimento rápido aumentam significativamente em abundância relativa após o tratamento térmico, enquanto bactérias sensíveis à temperatura e de crescimento lento apresentam uma desvantagem, resultando no rearranjo das comunidades de rizobactérias – que, por sua vez, impactam negativamente o serviço ecossistêmico de supressão da doença (van der Voort et al., 2016). A adaptabilidade dos microrganismos no solo após um distúrbio é crucial

para entender o equilíbrio ecológico e a diversidade microbiana, a qual possibilita a homeostase do solo após um estresse biótico ou abiótico.

IMPACTO DA DOMESTICAÇÃO DAS PLANTAS NA MONTAGEM DO MICROBIOMA DA RIZOSFERA

O processo de domesticação e o posterior melhoramento genético de plantas contribuíram consideravelmente para a civilização humana, sustentando o crescimento da população mundial. Porém, ao longo do tempo, esses processos também contribuíram para a redução da diversidade genética nos materiais que resultaram nas cultivares modernas, sendo acompanhada pelas mudanças na arquitetura das plantas, no meio ambiente e nas práticas de manejo. Apenas nos últimos anos estudos têm buscado entender como essa diversidade genética reduzida, associada às mudanças nos exsudatos radiculares e na arquitetura das raízes, afetou a montagem e as funções do microbioma da rizosfera, bem como as interações desse microbioma com a planta.

Neste contexto, Flores (2015) direcionou sua pesquisa ao estudo do microbioma rizosférico de dois genótipos de feijão comum (*Phaseolus vulgaris*), um selvagem e outro cultivado, a fim de determinar a composição e funcionalidade do microbioma de cada rizosfera e verificar se materiais ancestrais têm maior capacidade de hospedar microrganismos benéficos na rizosfera do que cultivares modernas. Em relação à composição, o estudo revelou que os filos bacterianos Acidobacteria, Verrucomicrobia, Gemmatimonadetes e o filo fúngico Glomeromycota foram mais abundantes na rizosfera do genótipo selvagem, enquanto os filos bacterianos Firmicutes, Planctomycetes, Deinococcus-thermus e o filo fúngico Ascomycota foram mais abundantes na rizosfera do genótipo cultivado. Sobre a funcionalidade do microbioma, o genótipo selvagem de feijão foi capaz de recrutar um número maior de organismos e funções benéficas na rizosfera quando comparado à variedade comercial, sugerindo que o material selvagem tem uma maior capacidade de comunicação com o microbioma da rizosfera. Dessa forma, os autores concluíram que os processos de domesticação e melhoramento genético das plantas cultivadas potencialmente reduziram a capacidade do hospedeiro em selecionar e sustentar microrganismos e funções benéficas na rizosfera.

Pérez-Jaramillo et al. (2016) propuseram a estrutura de trabalho *back to the roots* (“de volta às raízes”). Essa estrutura baseou-se na ideia de que as plantas coevoluíram com a comunidade microbiana de solos nativos, realizando uma seleção ativa de microrganismos com efeitos benéficos no crescimento e na saúde das plantas. Além disso, a abordagem *back to the roots* propôs a exploração do microbioma de plantas sil-

vestres e seus habitats nativos para a identificação de plantas e características microbianas com o objetivo final de restabelecer associações benéficas que podem ter sido prejudicadas durante a domesticação da planta. O fluxo de trabalho proposto inclui:

1. Conhecer a história evolutiva e o processo de domesticação da planta hospedeira para fazer uma seleção adequada de materiais vegetais silvestres, bem como de variedades locais e cultivares modernas; conhecer o centro de origem e os centros de diversificação, permitindo a coleta de solos nativos e seu uso na configuração experimental, além de fornecer a comunidade microbiana nativa na qual os parentes selvagens presumivelmente recrutam e sustentam um microbioma mais benéfico em comparação com cultivares tradicionais menos competentes e modernas.
2. Utilizar metagenômica e metatranscriptômica em conjunto com abordagens dependentes de cultura para identificar mudanças na diversidade taxonômica e funcional dos microbiomas dos diferentes genótipos de plantas.
3. Utilizar uma estratégia de genotipagem de plantas, mapeamento de *Quantitative Trait Loci* (QTL) e estudos de associação do genoma (*Genome Wide Association Studies* – GWAS) com parentes selvagens, variedades locais, cultivares modernos e, preferencialmente, cruzamentos entre os genótipos para identificar regiões específicas no genoma onde as características de recrutamento estão localizadas.

Considerando o fluxo de trabalho descrito acima, Pérez-Jaramillo et al. (2017) avaliaram o parentesco genético, os traços fenotípicos das raízes e a composição da comunidade rizobacteriana de acessos modernos e selvagens de feijão comum cultivado em solo agrícola do planalto da Colômbia – um dos centros de diversificação dessa cultura. O estudo revelou diferenças genéticas e arquitetonias de raízes entre acessos selvagens e modernos, com o comprimento específico de raiz maior para os acessos selvagens. Além disso, houve divergência na composição da comunidade de rizobactérias entre acessos de feijão selvagem e moderno, associada às diferenças no comprimento específico da raiz. Ao longo da trajetória genotípica do feijão, passando de selvagem para moderno, foi observada também uma diminuição gradual na abundância relativa de Bacteroidetes, principalmente *Chitinophagaceae* e *Cytophagaceae*, e um aumento na abundância relativa de Actinobacteria e Proteobacteria, em particular *Nocardioideae* e *Rhizobiaceae*, respectivamente. A divergência na composição da comunidade de rizobactérias descrita entre acessos de feijão selvagem e moderno sugeriu uma base genética vegetal na montagem do microbioma da rizosfera.

Dando continuidade aos estudos, Pérez-Jaramillo et al. (2019) investigaram se a transição do solo nativo para um solo agrícola afetou a comunidade de rizobactérias de acessos modernos e selvagens de feijão comum e se isso levou ao esgotamento da

diversidade de rizobactérias. O estudo mostrou que a transição do feijoeiro de um solo nativo para um solo agrícola levou a um ganho de diversidade de rizobactérias e revelou um microbioma central pouco diverso, mas altamente abundante, que se assemelha ao de outras espécies de plantas, sugerindo uma homogeneização da diversidade de rizobactérias de plantas cultivadas em diferentes cenários agrícolas. A estrutura da rede (network) foi mais simples em solo agrícola em comparação com solo nativo, o que novamente pode refletir o processo de homogeneização biótica. Vários gêneros bacterianos foram encontrados exclusivamente no solo nativo e como membros exclusivos da rizosfera de acessos de feijão selvagem. Esses gêneros bacterianos eram membros pouco abundantes da comunidade de rizobactérias. Por outro lado, o número de táxons bacterianos encontrados exclusivamente no solo agrícola foi consideravelmente maior. A proporção de gêneros bacterianos esgotados parece estar supercompensada no solo agrícola pelo número de “microrganismos adquiridos”, muitos dos quais abundantes na rizosfera de todos os acessos de feijão estudados.

Apesar da maioria dos estudos de microbioma de planta focar apenas em comunidades bacterianas e fúngicas, o microbioma da rizosfera suporta redes alimentares microbianas mais amplas com organismos abrangendo diferentes níveis tróficos. Em vista disso, Rossmann et al. (2020) incluíram em seu estudo o filo Cercozoa como representante de um nível trófico superior e avaliaram a diversidade de comunidades de bactérias, fungos e cercozoários em variedades tradicionais e modernas de trigo (*Triticum aestivum*). Os autores investigaram as correlações entre a estrutura do microbioma e o genótipo da planta a fim de começar a entender a contribuição de grupos tróficos superiores na montagem do microbioma na rizosfera do trigo. Esse estudo revelou que os táxons dominantes foram os filos bacterianos Proteobacteria, Actinobacteria e Acidobacteria; os filos fúngicos Ascomycota, Chytridiomycota e Basidiomycota; e as classes de cercozoários *Sarcomonadea*, *Thecofilosea* e *Imbricatea*. As redes microbianas das variedades tradicionais do trigo formam uma topologia de rede mais emaranhada e complexa do que a dos cultivares de trigo modernos, sugerindo que estes – resultantes do processo de melhoramento genético – perderam algumas das características necessárias para recrutar e manter uma microbiota de raiz específica quando comparados a seus parentes mais antigos. A alta conexão de certos táxons de cercozoários com bactérias e fungos indicou hierarquias de rede trófica onde certos predadores ganham predominância sobre outros. Correlações positivas entre protistas e bactérias em variedades tradicionais foram preservadas como um subconjunto em cultivares, como foi o caso da classe *Sarcomonadea* com o filo Actinobacteria. As correlações observadas entre a estrutura do microbioma e o genótipo da planta sugeriram a importância do controle de cima para baixo por organismos de níveis tróficos mais elevados como um fator chave para o entendimento das causas da montagem da comunidade de microbioma na rizosfera.

Estudos como os descritos contribuem para um entendimento completo e abrangente da domesticação e do melhoramento genético de plantas, incluindo as mudanças no microbioma da rizosfera. Informações como as apresentadas podem guiar as abordagens recentes para a preservação ou o resgate de interações benéficas entre as plantas e seu microbioma do solo a fim de promover uma agricultura mais sustentável.

IMPACTO DO MELHORAMENTO GENÉTICO PARA RESISTÊNCIA A DOENÇAS NO MICROBIOMA DA RIZOSFERA

O microbioma da rizosfera coevoluiu com seus hospedeiros por milhares de anos, selecionando grupos microbianos mutualistas e comensais, mas também patógenos (Levy et al., 2018). Em condições naturais, as plantas dependem do seu microbioma para o crescimento e saúde, promovidos por meio de hormônios vegetais, disponibilização de nutrientes e inibição de patógenos causadores de doenças. Distintas espécies de plantas influenciam de formas distintas a composição e a atividade das comunidades microbianas associadas às raízes. Diferenças na morfologia das raízes, assim como o tipo e a abundância de rizodépósitos, contribuem para o efeito de seleção específico de espécies. Os microrganismos como bactérias e fungos são, em sua maioria, benéficos, podendo estar associados às plantas ou a partes delas, com relação temporária ou duradoura, sem causar danos. Porém, microrganismos oportunistas e patogênicos podem infectar as plantas e causar doenças. Os metabólitos específicos exsudados pelas raízes geram múltiplas respostas em diferentes grupos de microrganismos do solo – por exemplo, os flavonoides podem atrair não apenas simbiontes, como o *Bradyrhizobium japonicum*, mas também patógenos como o *Phytophthora sojae*. As doenças ocasionadas por fungos e bactérias estão entre os principais problemas fitossanitários, provocando perdas significativas pela destruição parcial ou total da planta. Em ecossistemas agrícolas, o manejo do solo é responsável por mudanças significativas na estrutura das comunidades microbianas. A remoção da cobertura vegetal natural e a adição de insumos para o preparo do solo podem levar à redução da diversidade microbiana e à perda de importantes funções ecológicas. Esse desequilíbrio pode acarretar o aumento da abundância de populações patogênicas, promovendo a ocorrência de doenças vasculares e radiculares. Por exemplo, a fertilização por nitrogênio e fósforo favorece fungos patogênicos em detrimento de organismos mutualísticos (Lekberg et al., 2021). Neste contexto, o microbioma da rizosfera desempenha um papel fundamental na proteção da planta contra a invasão de organismos patogênicos, sendo considerado a primeira linha de defesa das plantas.

O microbioma da rizosfera é o resultado de uma série de eventos hierárquicos, sendo o solo o reservatório inicial de espécies microbianas que, juntamente com as propriedades físicas e químicas e os processos biogeoquímicos, estruturam a comuni-

dade microbiana. Além disso, as diferentes espécies vegetais e até mesmo diferentes cultivares afetam a composição das comunidades rizosféricas por meio dos diferentes perfis de exsudação; também as vias e mecanismos de defesa das plantas têm influência na estruturação do microbioma da rizosfera (Lebeis et al., 2015). Estudos recentes têm revelado que o melhoramento genético para a resistência a doenças também afeta a composição do microbioma da rizosfera (Mendes et al., 2018ab, 2019). Alguns organismos da rizosfera são capazes de prevenir efeitos deletérios promovidos pelos patógenos por meio da produção de compostos antimicrobianos ou pela indução sistêmica da resistência nas plantas.

Por décadas, os melhoristas vegetais exploraram as características genéticas para melhorar o crescimento, o desenvolvimento, a produtividade e a resistência das plantas aos estresses bióticos e abióticos. Porém, ainda não haviam levado em consideração seus efeitos no microbioma da rizosfera das plantas. Estudos realizados com cultivares de feijão resistente ao patógeno de solo *F. oxysporum* mostraram que o melhoramento genético para a resistência ao fungo cosselecionou características da planta que impactaram a estruturação do microbioma da rizosfera (Mendes et al., 2018a, 2018b). Em comparação com cultivares suscetíveis ao *Fusarium*, a pesquisa revelou que o cultivar resistente selecionou uma comunidade diferente, mais abundante e mais diversa, em sua rizosfera, como também enriqueceu grupos bacterianos específicos que desempenham atividades antifúngicas, protegendo a planta da infecção pelo patógeno (Mendes et al., 2018a). Mais especificamente, os resultados mostraram um aumento na abundância das bactérias *Pseudomonas*, *Bacillus* e *Paenibacillus*, que atuam diretamente na supressão do *F. oxysporum*. Também foi observado um enriquecimento de genes que produzem compostos antifúngicos como fenazina, colicina V e ramnolipídios (Mendes et al., 2018b). O melhoramento para a resistência ao patógeno também afetou a fisiologia do microbioma da rizosfera, com as comunidades microbianas apresentando um maior metabolismo de nutrientes e maior expressão de genes relacionados aos ciclos do nitrogênio, fósforo e ferro (Mendes et al., 2019). Em resumo, esses resultados mostram que o melhoramento genético para a resistência ao patógeno modulou a seleção e a atividade do microbioma da rizosfera, promovendo maior abundância de bactérias que promovem complementação na proteção contra infecções fúngicas na raiz da planta.

Embora os estudos acima citados mostrem uma seleção benéfica do microbioma da rizosfera como consequência do melhoramento genético, outras pesquisas sugerem que este pode afetar a habilidade da planta em recrutar e sustentar uma comunidade benéfica. Por exemplo, Kavamura et al. (2020) estudaram o efeito ocasionado pelo melhoramento genético nas características das raízes e nas comunidades microbianas da rizosfera, comparando oito cultivares de trigo, que variam de plantas altas a semi-anãs, cultivadas em campo. O desenvolvimento de cultivares de trigo anão, com-

binados com altos níveis de insumos agroquímicos, resultou em sistemas de cultivo de alto rendimento. Os resultados mostram que as comunidades bacterianas da rizosfera de cultivares altas foram distintas daquelas associadas a cultivares semi-anãs, com maior abundância diferencial de bactérias pertencentes aos filos Actinobacteria, Bacteroidetes e Proteobacteria em cultivares altas, em comparação com uma maior abundância diferencial de Verrucomicrobia, Planctomycetes e Acidobacteria em cultivares semi-anãs. As funções microbianas e a interação entre os microrganismos na rizosfera também foram afetadas. Em suma, os resultados mostraram que o melhoramento genético para o desenvolvimento de plantas semi-anãs pode ter afetado a capacidade das plantas de recrutar e sustentar uma complexa rede de comunidade bacteriana na rizosfera, perdendo funções importantes que auxiliam a planta no crescimento e saúde. Por exemplo, o melhoramento pode ter reduzido a quantidade de espécies-chave conhecidas por seu potencial de antagonizar patógenos, possivelmente afetando o grau de resistência dos cultivares semi-anões a doenças específicas.

Nos últimos anos, tem crescido o interesse em pesquisas focadas na modificação de características das plantas por meio do melhoramento genético para alterar sua capacidade de interagir com microrganismos benéficos. Porém, a maioria dos programas de melhoramento de plantas inadvertidamente desconsiderou seu microbioma. Um melhor entendimento dos fatores que levam à seleção e montagem do microbioma da rizosfera e à manipulação de sua composição e estrutura é uma estratégia promissora para promover resistência contra muitos estresses bióticos e abióticos para uma ampla variedade de hospedeiros, exigindo menos tempo do que os programas de reprodução (Chiaramonte et al., 2020). Porém, a relação entre genes específicos da planta e a composição da rizosfera ainda é pouco elucidada. Embora existam exemplos de recrutamento de características microbianas benéficas na rizosfera de cultivares de plantas geneticamente melhoradas, o mecanismo por trás desse processo de seleção permanece desconhecido. O avanço em pesquisas que tentam desvendar a relação genética da planta com o microbioma da rizosfera fornecerá informações que ajudarão futuros programas de melhoramento na busca por interações planta-microrganismos benéficas em sistemas de cultivo.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A agricultura intensiva moderna requer grandes quantidades de fertilizantes e pesticidas para sustentar altas produtividades e evitar perdas causadas por infecções por patógenos. O manejo biológico e a exploração do microbioma representam estratégias promissoras para amenizar o impacto de estresses abióticos e proteger as plantas de patógenos de forma sustentável. O conjunto de estudos apresentado neste capítulo ilustra a importância do microbioma do solo e da rizosfera para a nutrição

da planta, para o enfrentamento da seca e no processo de defesa natural das plantas contra doenças que têm origem no solo. Para um maior entendimento dos fatores que modulam as comunidades microbianas e exploração dos potenciais serviços ambientais oferecidos pelo microbioma da rizosfera, há a necessidade de uma transição da abordagem tradicional baseada apenas no uso de microrganismos isolados para uma integração de outras ferramentas “ômicas” complementares, como sugerido por Kavamura et al. (2021), contribuindo, assim, para o início do uso de uma abordagem baseada no manejo do microbioma. Esta quebra de paradigma só pode ser alcançada com o avanço no conhecimento dos mecanismos que governam as interações entre a planta hospedeira e o complexo conjunto de microrganismos da rizosfera. Por isso, o conceito para a exploração das similaridades entre reinos diferentes no que se refere à interação do hospedeiro com seu microbioma associado foi proposto anteriormente por Mendes e Raaijmakers (2015). Esta abordagem, associada à adoção da teoria ecológica, combinada com modelagem e uso de comunidades microbianas sintéticas, é promissora para identificar características genéticas e vias metabólicas no hospedeiro envolvidas na montagem de um microbioma benéfico na rizosfera (Mendes; Raaijmakers, 2015). Posteriormente, este conceito foi amplificado para um contexto ecológico, o qual é compartilhado pelo hospedeiro e por seus microbiomas associados além das barreiras de seus respectivos reinos (Berg et al., 2015).

De maneira geral, práticas tradicionais conservacionistas e de manejo do solo são abordagens que podem favorecer seu equilíbrio biológico. Tais práticas de manejo proporcionam diversidade no sistema e equilíbrio de funções entre planta, solo e microrganismos. Porém, uma abordagem mais refinada implicaria entender e manipular funções específicas do microbioma presentes no sistema. A elucidação da regulação e expressão de genes através das vias biossintéticas pode resultar em estratégias para estimular, por exemplo, a mobilização de fósforo para nutrir a planta, a produção de determinado antibiótico para evitar infecções ou a produção de exopolissacarídeos para mitigar o efeito de déficit hídrico. Tal fato permitiria a manipulação de funções microbianas relevantes através de sinalização de moléculas que desencadeiem a produção de determinado composto dentro do sistema solo (Faria et al., 2020).

Finalmente, é proposta uma abordagem de ajuste biológico abrangente dos sistemas de produção classificada em três níveis, como ilustrado na Figura 19.1.

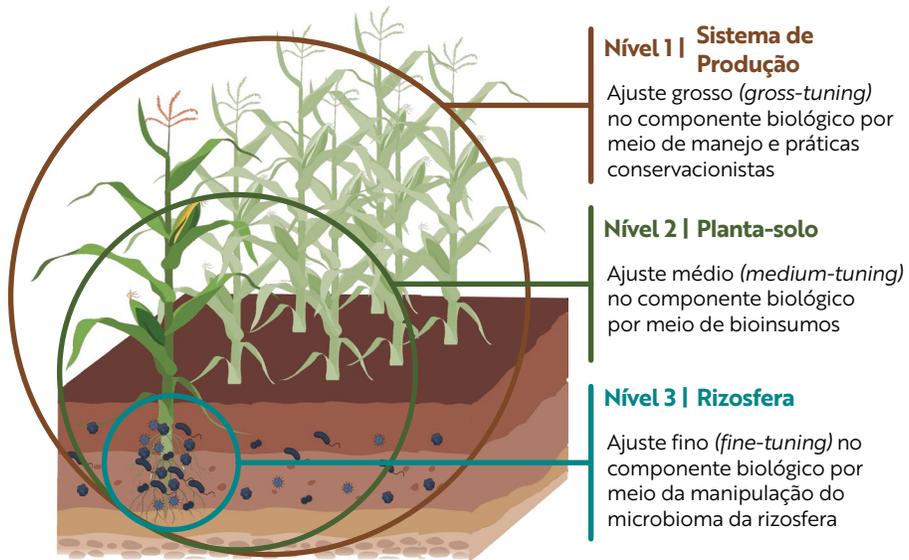


Figura 19.1. Níveis de abordagens para o ajuste no componente biológico de sistemas de produção. Crédito: elaborada pelos autores

Os níveis são descritos como:

- Nível 1 – Sistema de produção: “ajuste grosso” (*gross-tuning*) no componente biológico incluindo as práticas tradicionais de manejo, como sistema de plantio direto, cultivo orgânico, rotação de culturas, aumento de diversidade de plantas no cultivo entre linhas e adubação verde.
- Nível 2 – Planta-solo: “ajuste médio” (*medium-tuning*) no componente biológico, incluindo o uso de bioinsumos, como agentes de controle biológico, inoculantes, biofertilizantes e condicionadores de solo.
- Nível 3 – Rizosfera: “ajuste fino” (*fine-tuning*) no componente biológico, incluindo a exploração de funções específicas do microbioma da rizosfera. Neste caso, os ajustes em todos os níveis devem ser buscados em conjunto, permitindo a exploração máxima da dimensão biológica do solo, integrada às propriedades físico-químicas, na busca por uma agricultura mais sustentável.

REFERÊNCIAS

- BERG, G.; KRAUSE, R.; MENDES, R. Cross-kingdom similarities in microbiome ecology and biocontrol of pathogens. *Frontiers in Microbiology*, v. 6, p. 1, 2015.
- BONONI, L. **Bioprospecção de *Trichoderma* spp. envolvidas na solubilização de fosfato e no controle biológico de *Sclerotinia sclerotium* em soja.** 2020. 135 f. Tese (Doutorado em Agronomia Microbiologia Agrícola) - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- CARRIÓN, V. J.; PÉREZ-JARAMILLO, J.; CORDOVEZ, V.; TRACANNA, V.; DE HOLLANDER, M.; RUIZ-BUCK, D.; MENDES, L. W.; VAN IJCKEN, W. F. J.; GOMEZ-EXPOSITO, R.; ELSAYED, S. S.; MOHANRAJU, P.; ARIFAH, A.; VAN DER OOST, J.; PAULSON, J. N.; MENDES, R.; VAN WEZEL, G. P.; MEDEMA, M. H.; RAAIJMAKERS, J. M. Pathogen-induced activation of disease-suppressive functions in the endophytic root microbiome. *Science*, v. 366, p. 606-612, 2019.
- CHAPELLE, E.; MENDES, R.; BAKKER, P. A. H. M.; RAAIJMAKERS, J. M. Fungal invasion of the rhizosphere microbiome. *The ISME Journal*, v. 10, p. 265-268, 2015.
- CHIARAMONTE, J. B. **The rhizosphere microbiome of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and the effects on phosphorus uptake.** 2018. 121 f. Tese (Doutorado em Agronomia Microbiologia Agrícola) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Piracicaba.
- CHIARAMONTE, J. B.; MENDES, L. W.; MENDES, R. Rhizosphere microbiome and soil-borne diseases. In: GUPTA, V. V. S. R.; SHARMA, A. K. (ed.). **Rhizosphere biology: interactions between microbes and plants.** Singapore: Rhizosphere Biology, Springer Nature, 2020. p. 155-168. DOI: https://dx.doi.org/10.1007/978-981-15-6125-2_7.
- COSKUN, D.; BRITTO, D. T.; SHI, W.; KRONZUCKER, H. J. Nitrogen transformations in modern agriculture and the role of biological nitrification inhibition. *Nature Plants*, v. 3, n. 17074, 2017. DOI: <https://dx.doi.org/10.1038/nplants.2017.74>.
- FARIA, M. R. **Dinâmica da comunidade bacteriana da rizosfera de trigo durante a infecção por *Bipolaris sorokiniana*.** 2020. 114 f. Tese (Doutorado em Agronomia Proteção de Plantas) – Faculdade de Ciências Agrônomicas, Universidade Estadual Paulista, Botucatu.
- FARIA, M. R.; COSTA, L. S. A. S.; CHIARAMONTE, J. B.; BETTIOL, W.; MENDES, R. The rhizosphere microbiome: functions, dynamics, and role in plant protection. *Tropical Plant Pathology*, v. 1, p. 1, 2020.
- FERREIRA, C. **Dinâmica do microbioma da rizosfera de mandacaru na Caatinga.** 2014. 88 p. Dissertação (Mestrado em Agronomia Microbiologia Agrícola) - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- FLORES, S. W. S. **Composição e funcionalidade do microbioma da rizosfera de feijão selvagem e cultivado.** 2015. 150 f. Dissertação (Mestrado em Agronomia Microbiologia Agrícola) - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- GODOY, F. A. **Identificação de bactérias promotoras de crescimento de trigo e seu impacto na comunidade bacteriana da rizosfera.** 2020. 103 f. Dissertação (Mestrado em Agronomia Microbiologia Agrícola) - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba.

GRICE, E. A.; SEGRE, J. A. The human microbiome: our second genome. **Annual Review of Genomics and Human Genetics**, v. 13, p. 151-170, 2012. DOI: <https://dx.doi.org/10.1146/annurev-genom-090711-163814>.

HUNGRIA, M.; ARAÚJO, F. F. Nodulação e rendimento de soja co-inoculada com *Bacillus subtilis* e *Bradyrhizobium japonicum*/*B. elkanii*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 34, n. 9, p. 1633-1643, 1999.

HUNGRIA, M.; NEVES, M. C. P. Interação entre cultivares de *Phaseolus vulgaris* e estirpes de *Rhizobium* na fixação e transporte do nitrogênio. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 21, n. 2, p. 127-140, 1986.

KAVAMURA, V. N. **Bactérias associadas às cactáceas da Caatinga: promoção de crescimento de plantas sob estresse hídrico**. 2013. 244 f. Tese (Doutorado em Ciências Microbiologia Agrícola) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba.

KAVAMURA, V. N.; HAYAT, R.; CLARK, I. M.; ROSSMANN, M.; MENDES, R.; HIRSCH, P. R.; MAUCLINE, T. H. Inorganic nitrogen application affects both taxonomical and predicted functional structure of wheat rhizosphere bacterial communities. **Frontiers in Microbiology**, v. 9, p. 1074, 2018b.

KAVAMURA, V. N.; MELO, I. S. Effects of different osmolarities on bacterial biofilm formation. **Brazilian Journal of Microbiology**, v. 45, n. 2, p. 627-631, 2014.

KAVAMURA, V. N.; MENDES, R.; BARGAZ, A.; MAUCLINE, T. H. Defining the wheat microbiome: towards microbiome-facilitated crop production. **Computational and Structural Biotechnology Journal**, v. 19, p. 1200-1213, 2021. DOI: <https://dx.doi.org/10.1016/j.csbj.2021.01.045>.

KAVAMURA, V. N.; ROBINSON, R. J.; HUGHES, D.; CLARK, I.; ROSSMANN, M.; MELO, I. S.; HIRSCH, P. R.; MENDES, R.; MAUCLINE, T. H. Wheat dwarfing influences selection of the rhizosphere microbiome. **Scientific Reports**, v. 10, n. 1452, 2020. DOI: <https://dx.doi.org/10.1038/s41598-020-58402-y>.

KAVAMURA, V. N.; SANTOS, S. N.; SILVA, J. L.; PARMA, M. M.; AVILA, L. A.; VISCONTI, A.; ZUCCHI, T. D.; TAKETANI, R. G.; ANDREOTE, F. D.; MELO, I. S. Screening of Brazilian cacti rhizobacteria for plant growth promotion under drought. **Microbiological Research**, v. 168, n. 4, p. 183-191, 2013a.

KAVAMURA, V. N.; SANTOS, S. N.; TAKETANI, R. G.; VASCONCELLOS, R. L. F.; MELO, I. S. Draft genome sequence of plant growth-promoting drought-tolerant *Bacillus* sp. strain CMAA 1363 isolated from the Brazilian Caatinga Biome. **Genome announcements**, v. 5, n. 5, e01534-16, 2017.

KAVAMURA, V. N.; TAKETANI, R. G.; FERREIRA, C.; MELO, I. S.; MENDES, R. The role of species turnover in structuring bacterial communities in a local scale in the cactus rhizosphere. **Plant and Soil**, v. 425, p. 101-112, 2018a.

KAVAMURA, V. N.; TAKETANI, R. G.; LANÇONI, M. D.; ANDREOTE, F. D.; MENDES, R.; MELO, I. S. Water regime influences bulk soil and rhizosphere of *Cereus jamacaru* bacterial communities in the Brazilian Caatinga biome. **PLoS ONE**, v. 8, n. 9, e73606, 2013b.

KLEIN, E.; OFEK, M.; KATAN, J.; MINZ, D.; GAMLIEL, A. Soil suppressiveness to *Fusarium* disease: shifts in root microbiome associated with reduction of pathogen root colonization. **Phytopathology**, v. 103, p. 23-33, 2013.

- LANÇONI, M. D.; TAKETANI, R. G.; KAVAMURA, V. N.; MELO, I. S. Microbial community biogeographic patterns in the rhizosphere of two Brazilian semi-arid leguminous trees. **World Journal of Microbiology and Biotechnology**, v. 29, p. 1233-1241, 2013.
- LEBEIS, S. L.; PAREDES, S. H.; LUNDBERG, D. S.; BREAKFIELD, N.; GEHRING, J.; McDONALD, M.; MALFATTI, S.; RIO, T. G.; JONES, C. D.; TRINGE, S. G.; DANGL, J. L. Salicylic acid modulates colonization of the root microbiome by specific bacterial taxa. **Science**, v. 34, p. 860-864, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.aaa8764>
- LEKBERG, Y.; ARNILLAS, C. A.; BORER, E. T.; BULLINGTON, L. S.; FIERER, N.; KENNEDY, P. G.; LEFF, J.; LUIS, A. D.; SEABLOOM, E. W.; HENNING, J. A. Nitrogen and phosphorus fertilization consistently favor pathogenic over mutualistic fungi in grassland soils. **Nature Communications**, v. 12, n. 3484, 2021. DOI: <https://dx.doi.org/10.1038/s41467-021-23605-y>.
- LEVY, A.; GONZALEZ, I. S.; MITTELVIFFHAUS, M.; CLINGENPEEL, S.; PAREDES, S. H.; MIAO, J.; WANG, K.; DEVESCOVI, G.; STILLMAN, K.; MONTEIRO, F.; ALVAREZ, B. R.; LUNDBERG, D. S.; LU, T.-Y.; LEBEIS, S.; JIN, Z.; McDONALD, M.; KLEIN, A. P.; FELTCHER, M. E.; RIO, T. G.; GRANT, S. R.; DOTY, S. L.; LEY, R. E.; ZHAO, B.; VENTURI, V.; PELLETIER, D. A.; VORHOLT, J. A.; TRINGE, S. G.; WOYKE, T.; DANGL, J. F. Genomic features of bacterial adaptation to plants. **Nature Genetics**, v. 50, p. 138-150, 2018. DOI: <https://dx.doi.org/10.1038/s41588-017-0012-9>.
- MENDES, L. W.; CHAVES, M. G.; FONSECA, M. C.; MENDES, R.; RAAIJMAKERS, J. M.; TSAI, S. M. Resistance breeding of common bean shapes the physiology of the rhizosphere microbiome. **Frontiers in Microbiology**, v. 10, p. 1-10, Article 2252, Oct. 2019. DOI: <https://dx.doi.org/10.3389/fmicb.2019.02252>.
- MENDES, L. W.; MENDES, R.; RAAIJMAKERS, J. M.; TSAI, S. M. Breeding for soil-borne pathogen resistance impacts active rhizosphere microbiome of common bean. **The ISME Journal**, v. 12, p. 3038-3042, 2018b. DOI: <https://dx.doi.org/10.1038/s41396-018-0234-6>.
- MENDES, L. W.; RAAIJMAKERS, J. M.; De HOLLANDER, M.; Influence of resistance breeding in common bean on rhizosphere microbiome composition and function. **The ISME Journal**, v. 12, n. 1, p. 212-224, 2018a. DOI: <https://dx.doi.org/10.1038/ismej.2017.158>.
- 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.
- MENDES, R.; KRUIJT, M.; DE BRUIJN, I.; DEKKERS, E.; VAN 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.
- MENDES, R.; RAAIJMAKERS, J. M. Cross-kingdom similarities in microbiome functions. **The ISME Journal**, v. 1, p. 1-3, 2015.
- MEYER, F.; PAARMANN, D.; D' SOUZA, M.; OLSON, R.; GLASS, E. M.; KUBAL, M.; PACZIAN, T.; RODRIGUEZ, A.; STEVENS, R.; WILKE, A.; WILKENING, J.; EDWARDS, R. A. The metagenomics RAST server: a public resource for the automatic phylogenetic and functional analysis of metagenomes. **BMC Bioinformatics**, v. 9, p. 386-393, 2008.
- PÉREZ-JARAMILLO, J. E.; CARRIÓN, V. J.; BOSSE, M.; FERRÃO, L. F. V.; DE HOLLANDER, M.; GARCIA, A. A. F.; RAMÍREZ, C. A.; MENDES, R.; RAAIJMAKERS, J. M. Linking rhizosphere microbiome

composition of wild and domesticated *Phaseolus vulgaris* to genotypic and root phenotypic traits. **The ISME Journal**, v. 11, p. 2244-2257, 2017. DOI: <https://dx.doi.org/10.1038/ismej.2017.85>.

PÉREZ-JARAMILLO, J. E.; DE HOLLANDER, M.; RAMÍREZ, C. A.; MENDES, R.; RAAIJMAKERS, J. M.; CARRIÓN, V. J. Deciphering rhizosphere microbiome assembly of wild and modern common bean (*Phaseolus vulgaris*) in native and agricultural soils from Colombia. **Microbiome**, v. 7, n. 114, 2019. DOI: <https://dx.doi.org/10.1186/s40168-019-0727-1>.

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. 635-634, 2016. DOI: <https://dx.doi.org/10.1007/s11103-015-0337-7>.

RAAIJMAKERS, J. M.; MAZZOLA, M. Soil immune responses. **Science**, v. 352, n. 6292, p. 1392-1393, 2016. DOI: <https://dx.doi.org/10.1126/science.aaf3252>.

RAAIJMAKERS, J. M.; WELLER, D. M. Natural plant protection by 2, 4-diacetylphloroglucinol-producing *Pseudomonas* spp. in take-all decline soils. **Molecular Plant Microbe Interactions**, v. 11, p. 144-152, 1998.

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.; MAUCHLINE, T. H.; MENDES, R. Multitrophic interactions in the rhizosphere microbiome of wheat: from bacteria and fungi to protists. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 96, p. 1, 2020. DOI: <https://dx.doi.org/10.1093/femsec/fiaa032>.

ROSSMANN, M.; SARANGO-FLORES, S. W.; CHIARAMONTE, J. B.; KMIT, M. C. P.; MENDES, R. Plant microbiome: composition and functions in plant compartments. In: PYLRO, V.; ROESCH, L. (ed.). **The Brazilian Microbiome**. Berlin: Springer International Publishing, 2017, p. 7-20.

SANTOS, S. N.; KAVAMURA, V. N.; SILVA, J. L.; MELO, I. S.; ANDREOTE, F. D. Plant growth promoter rhizobacteria in plants inhabiting harsh tropical environments and its role in agricultural improvements. In: MAHESHWARI, D. K. (ed.). **Plant Growth and Health Promoting Bacteria**, Berlin: Springer-Verlag, 2011, p. 251-272.

SCHMUTZ, J.; WHEELER, J.; GRIMWOOD, J.; DICKSON, M.; YANG, J.; CAOILE, C.; BAJOREK, E.; BLACK, S.; CHAN, Y. M.; DENYS, M.; ESCOBAR, J.; FLOWERS, D.; FOTOPULOS, D.; ARCIA, C.; GOMEZ, M.; GONZALES, E.; HAYDU, L.; LOPEZ, F.; RAMIREZ, L.; RETTERER, J.; RODRIGUEZ, A.; ROGERS, S.; SALAZAR, A.; TSAI, M.; MYERS, R. M. Quality assessment of the human genome sequence. **Nature**, v. 429, p. 365-368, 2004. DOI: <https://dx.doi.org/10.1038/nature02390>.

TAKETANI, R. G.; LANÇONI, M. D.; KAVAMURA, V. N.; DURRER, A.; ANDREOTE, F. D.; MELO, I. S. Dry season constrains bacterial phylogenetic diversity in a semi-arid rhizosphere system. **Microbial Ecology**, v. 73, p. 153-161, 2017.

VAN DER VOORT, M.; KEMPENAAR, M.; VAN DRIEL, M.; RAAIJMAKERS, J. M.; MENDES, R. Impact of soil heat on reassembly of bacterial communities in the rhizosphere microbiome and plant disease suppression. **Ecology Letters**, v. 19, p. 375-382, 2016.

ZHAO, L. The tale of our other genome. **Nature**, v. 465, p. 879-880, 2010.