

OS COMPONENTES DA COMUNIDADE MICROBIANA DO SOLO

Edgar M. Brandão⁽¹⁾

INTRODUÇÃO

No universo dos microrganismos são classificados quatro grupos distintos: bactérias, fungos, algas e protozoários. Os vírus, também encontrados no solo, não são considerados neste esquema que se baseia na organização celular.

Inicialmente, algas, fungos e bactérias foram classificados como pertencentes ao Reino Vegetal e os protozoários, ao Reino Animal. Em 1866, Ernest H. Haeckel, na Alemanha, propôs que os microrganismos deveriam ser classificados em um terceiro reino, o qual foi denominado Protista. Essa classificação toma como base a organização simplificada e a ausência de tecido verdadeiro nestes organismos. Entretanto, a proposição de Haeckel foi muito contestada e, apenas a partir de 1950, com a utilização da microscopia eletrônica e os avanços na bioquímica e biologia molecular, passou-se a aceitar os Protistas como um terceiro reino entre os organismos vivos.

Uma vez pertencentes ao Reino Protista, os microrganismos foram também divididos em dois tipos: procarióticos e eucarióticos. As bactérias, grupo onde atualmente estão incluídas as cianobactérias (algas verde-azuladas) e actinomicetos, constituem os organismos procarióticos, devido a sua organização simplificada, podendo também serem denominados de protistas inferiores. Fungos, algas e protozoários apresentam uma organização celular mais complexa, e constituem, por sua vez, os organismos eucarióticos ou protistas superiores.

⁽¹⁾ Departamento de Solos, Geologia e Fertilizantes. ESALQ/USP. Caixa Postal 9, CEP 13400, Piracicaba, SP.

Em 1969, Whittaker (16) propôs um novo sistema de classificação baseado em três diferentes níveis de organização celular e nas diferenças evolucionárias em relação aos principais modos de nutrição, a saber: fotossíntese, absorção e ingestão. Os organismos procarióticos formam o reino Monera que é constituído pelas bactérias e cianobactérias, cuja principal característica é não apresentarem nutrição por ingestão. Os organismos unicelulares eucarióticos formam o reino Protista, constituído pelas algas e protozoários, onde encontramos o sistema nutritivo fotossintético para as algas e o de ingestão para os protozoários. Os organismos eucarióticos multicelulares formam os reinos Plantae, Animalia e Fungi, este último sendo constituído pelos fungos unicelulares e filamentosos (Figura 1).

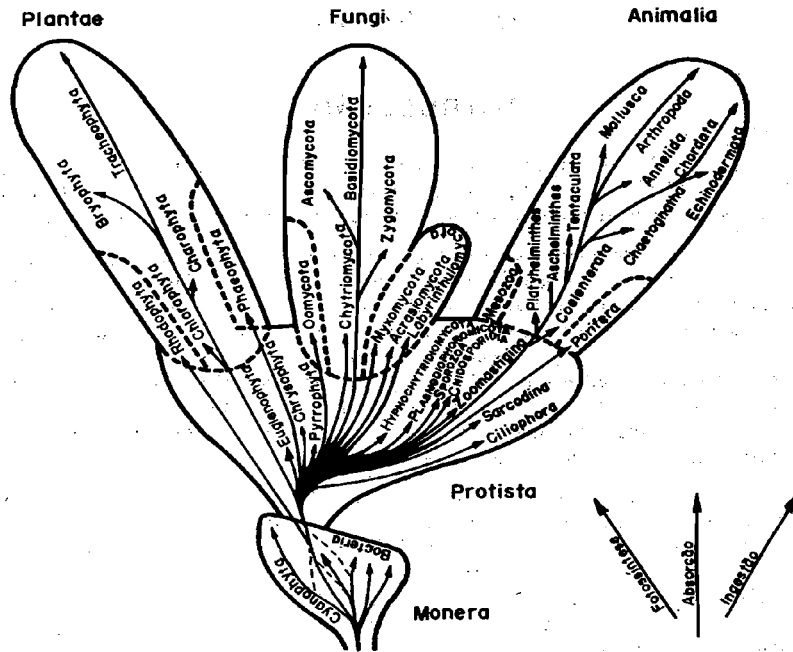


Figura 1. Sistema de classificação dos cinco reinos de Whittaker (16).

A CÉLULA PROCARIÓTICA

A denominação procarioto é derivada do grego pro precursor, primitivo e karyon (caroço, semente, núcleo), identificando, desta forma, os organismos que apresentam núcleo primitivo (Figura 2).

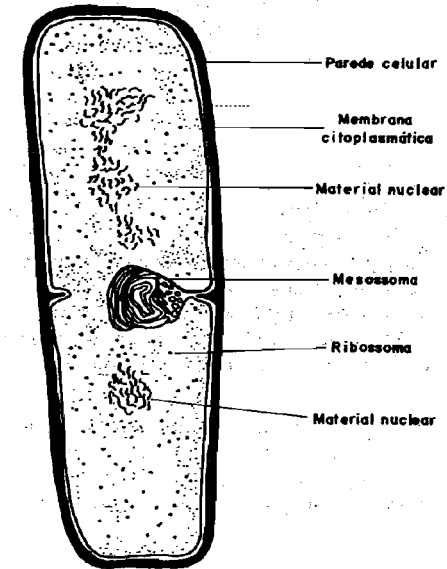


Figura 2. Desenho esquemático de célula procariótica representando uma bactéria em divisão celular. (11)

A célula procariótica (4, 9, 13) é o tipo celular mais simples que se conhece. Seu material genético, o cromossomo, que consiste de uma molécula de fita dupla de DNA, está em contato direto com o citoplasma formando um núcleo difuso, não apresentando membrana envoltória. Essas células se reproduzem de forma assexuada por fissão binária, originando, deste modo, duas células filhas idênticas, as quais possuem uma cópia do material genético (DNA) da célula parental.

O envoltório celular das células procarióticas é formado pela membrana citoplasmática e pela parede celular. A membrana citoplasmática é

uma estrutura altamente especializada, constituída de lipídeos e proteínas, e que atua como uma barreira física e funcional entre a célula e o ambiente externo. Apresenta como propriedade principal a semipermeabilidade, atuando de forma seletiva sobre o movimento de pequenas moléculas e íons para dentro e fora da célula.

Algumas proteínas presentes na membrana citoplasmática são responsáveis pelo transporte de elétrons e atuam na fosforilação oxidativa, convertendo a energia oxidativa em energia química do ATP. A membrana plasmática das bactérias fotossintetizantes apresenta clorofila e outros pigmentos captadores de luz.

A parede celular, por sua vez, localiza-se externamente à membrana plasmática, protegendo a célula de choques osmótico e mecânico além de conferir rigidez e manter a forma celular. Existem diferenças fundamentais na parede celular das bactérias e, com a utilização da técnica de coloração de Gram podemos distinguir dois principais grupos, do ponto de vista dessas diferenças: gram-positivas e gram-negativas. As bactérias gram-positivas possuem uma parede celular mais espessa e apresentam baixos teores de lipídeos, bem como grandes quantidades de peptídeoglicano, um composto polimérico responsável pela estrutura rígida da parede. As bactérias gram-negativas, por sua vez, apresentam parede celular mais delgada e menores quantidades de peptídeoglicano.

No citoplasma das células procarióticas está presente um grande número de elementos granulares denominados ribossomos. Estes são organelas complexas constituídas de moléculas de proteínas e ácido nucléico (RNA), formando partículas esféricas responsáveis pela síntese de proteínas.

A CÉLULA EUCARIÓTICA

O prefixo grego eu significa "verdadeiro, típico" sendo que, a palavra eucariótico (4, 9, 13) indica a existência de um núcleo bem formado, ou seja, a maior parte de seu DNA está limitada por um envelope nuclear ou carioteca, constituído por um par de membranas que formam um compartimento denominado núcleo celular (Figura 3). As duas membranas formadoras do envelope nuclear se fundem em alguns locais, formando aberturas que são denominadas poros nucleares, permitindo, dessa forma, a passagem de substâncias entre o núcleo e o citoplasma. Podemos observar, no interior do núcleo, o nucléolo, região rica em ácido ribonucleico (RNA), que é o sítio responsável pela produção dos principais componentes dos ribossomos. No núcleo também estão presentes os cromossomos, cujo número e morfologia são característicos para cada espécie de organismo.

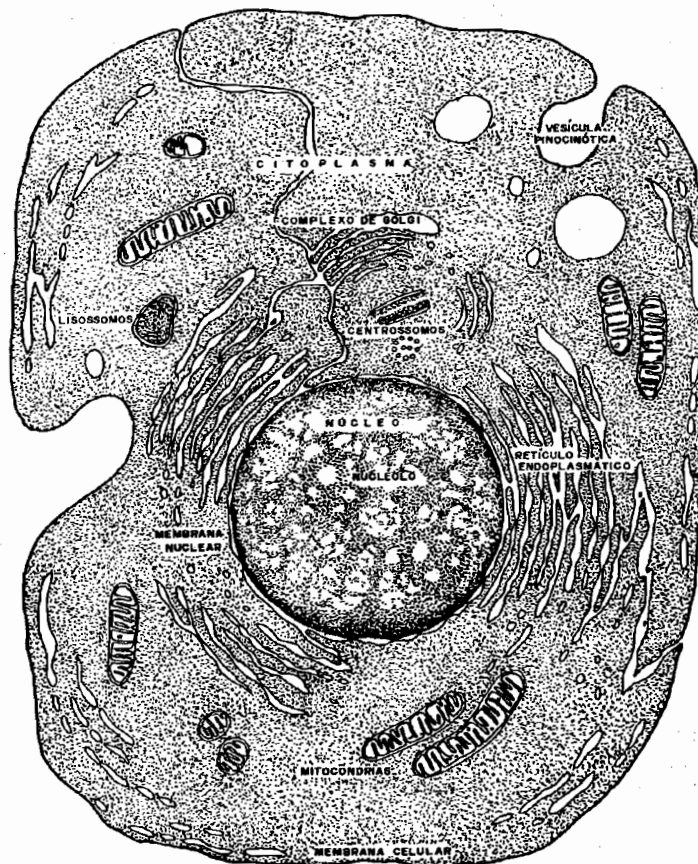


Figura 3. Desenho esquemático de uma célula eucariótica (12).

O citoplasma das células eucarióticas apresenta-se altamente organizado em pequenos compartimentos limitados por membranas e denominados organelas citoplasmáticas, tais como: mitocôndria, retículo endoplasmático e o aparelho de Golgi, cada qual possuindo uma função específica no metabolismo celular.

As mitocôndrias são as organelas responsáveis pela produção da maior parte da energia utilizável pela célula. Possuem dois sistemas de membrana, sendo uma externa lisa e uma interna, a qual possui dobramentos chamados cristas. Internamente a mitocôndria é preenchida pela matriz que contém uma mistura de enzimas diferentes entre as quais estão as responsáveis pela oxidação do piruvato e ácidos graxos e as enzimas envolvidas no ciclo de Krebs. As mitocôndrias também possuem pequenas quantidades de DNA, RNA e ribossomos.

O retículo endoplasmático é constituído por um complexo de membranas que formam canais denominados cisternas e são responsáveis pelo transporte de vários produtos celulares para o exterior da célula, além do armazenamento destes. O retículo endoplasmático é dividido em duas porções funcionalmente distintas e estruturalmente intercomunicantes: o retículo endoplasmático rugoso, que apresenta sua membrana externa recoberta por ribossomos, e o retículo endoplasmático liso, que não apresenta esta característica e cuja principal função é a biossíntese de lipídeos. Os ribossomos, por sua vez, são responsáveis pela biossíntese de proteínas.

O aparelho de Golgi é constituído por um conjunto de vesículas achatadas, cada uma envolvida por uma única membrana. Ocorrem também vesículas esféricas menores, próximas às extremidades das vesículas maiores, devido a um estrangulamento das mesmas. Sua principal função é "armazenar" os produtos celulares do retículo endoplasmático em vesículas secretoras, liberando-os ao exterior da célula, processo esse denominado exocitose.

BACTÉRIAS

As bactérias do solo formam o grupo de microrganismos que apresenta maior abundância e diversidade entre as espécies. A comunidade bacteriana é estimada em cerca de 10^8 a 10^9 organismos por grama de solo, variando de acordo com o método de contagem utilizado e com o tipo e manejo do solo (1).

Este grupo apresenta uma elevada taxa de crescimento e alta capacidade de decomposição dos diferentes substratos contidos no solo, exercendo um importante papel na decomposição da matéria orgânica e na ciclagem dos elementos. No solo, também estão presentes bactérias fotossintetizantes, responsáveis pela produção de matéria orgânica através da utilização de energia luminosa. As bactérias diazotróficas apresentam a capacidade de fixar o nitrogênio molecular (N_2) presente na atmosfera. Com um número de espécies relativamente pequeno, porém apresentando uma grande importância agrônômica, encontramos as bactérias quimiolitotróficas capazes não só de oxidar compostos minerais de nitrogênio e enxofre como também de fixar CO_2 , obtendo dessa forma, energia e carbono necessários para seu desenvolvimento (ver Capítulo 2).

As bactérias apresentam tamanho reduzido (cerca de 0,5-1,0 μm x 1,0-2,0 μm) e as células individuais podem apresentar-se, basicamente, de três formas: células esféricas ou elípticas (cocos), cilíndricas ou em bastonetes e espiraladas ou helicoidais. Os cocos podem formar agregados multicelulares apresentando diferentes tipos de arranjos que são determinados pelos planos de divisão sucessivos, os quais ocorrem devido ao processo de reprodução das bactérias denominado fissão binária (Figura 4).

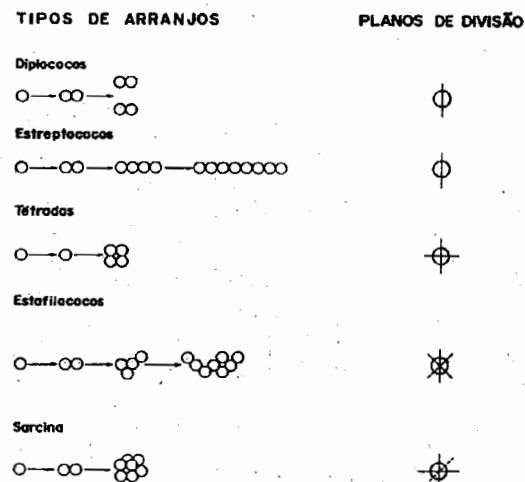


Figura 4. Tipos de arranjos e planos de divisão dos cocos bacterianos.

As células bastonetiformes ou espiraladas apresentam divisão celular unicamente no eixo perpendicular ao maior comprimento, podendo apenas formar cadeias de células. A fissão binária é o método mais comum de divisão celular porém algumas células podem se reproduzir por brotamento. Os actinomicetos, por sua vez, podem apresentar três tipos de reprodução: a) por fragmentação do micélio, b) por produção de conídios isolados ou formando cadeias e c) por fissão do ápice das hifas.

Algumas bactérias não apresentam motilidade, enquanto que outras são móveis devido aos flagelos que podem estar presentes em número de um ou mais, na extremidade da célula (polares) ou distribuídos ao redor da mesma (peritríqueos).

Bactérias também podem apresentar pilis ou fimbrias em torno da parede celular, responsáveis pela capacidade de adesão em certos substratos ou, ainda, pela transferência de material genético durante o processo de conjugação.

As bactérias dos gêneros *Bacillus* e *Clostridium*, entre outras, possuem a capacidade de formar endosporos, os quais são esporos de resistência que aparecem em culturas mais velhas, às vezes quando as condições ambientais se tornam desfavoráveis para o seu desenvolvimento. Os endosporos formados não apresentam função reprodutiva, mas apenas de sobrevivência, e possuem a característica de serem altamente refringentes, devido ao seu baixo teor de água, com resistência ao dessecação e ao calor. Na formação dos endosporos ocorre uma redução no metabolismo celular.

A utilização exclusiva das diferenças morfológicas para a classificação das bactérias não é suficiente (8). O uso de técnicas de coloração diferenciais e a realização de uma série de testes bioquímicos, aliados atualmente à utilização de técnicas sorológicas, homologia na composição das bases de DNA, bem como da taxonomia numérica, fornecem dados suficientes para a classificação em gênero e espécie conforme descrito no "Manual de Bacteriologia Sistemática de Bergey" (7). Os testes bioquímicos consistem na avaliação da capacidade de utilização de vários carboidratos e outros compostos orgânicos, bem como dos produtos da decomposição, tais como produção de gases e desenvolvimento de acidez metabólica. O Manual de Bergey não apresenta uma hierarquia bacteriana, uma vez que, na maioria dos casos, não existem informações suficientes que reflitam relações evolutivas.

Os principais gêneros de bactérias que apresentam funções importantes no solo serão apresentados neste livro à medida que forem sendo discutidos os diferentes aspectos da Microbiologia do Solo.

INFLUÊNCIA AMBIENTAL

Em um ambiente tão complexo quanto o solo onde fatores químicos e físicos interagem continuamente, influenciando as condições de umidade, temperatura, reação do solo, aeração, etc., podemos perceber que a comunidade bacteriana presente é regida fortemente por estas, afetando sobremaneira a composição microbiana tanto qualitativa quanto quantitativamente (1, 5).

Por ser o maior componente protoplasmático de um organismo vivo, a água deve estar presente em quantidades adequadas para assegurar um bom desenvolvimento. O teor de umidade de um solo é responsável pelas modificações das trocas gasosas e, ao mesmo tempo, pelo transporte dos nutrientes utilizados pelos microrganismos para o seu crescimento. Para as bactérias aeró-

bias, a umidade ideal encontra-se na faixa de 50-70% da capacidade de retenção de água do solo. Em solos hidromórficos, ou seja, solos que são submetidos a condições de encharcamento temporário ou permanente, ocorrem modificações químicas e físicas que atuam profundamente no equilíbrio microbiológico.

A temperatura do solo, por sua vez, depende de fatores como cobertura vegetal, tipo de solo, umidade, etc., tratando-se de uma relação entre a energia calorífica absorvida e perdida pelo solo. Existem temperaturas máximas e mínimas que determinam as atividades bioquímicas e as taxas de crescimento dos microrganismos. Ocorrem também variações diárias, sazonais e de acordo com a profundidade, sendo que, nos horizontes superficiais, ou seja, nas áreas onde ocorre maior atividade biológica, essas variações são mais intensas.

Outro fator importante são os valores extremos de pH, considerados desfavoráveis para o crescimento dos microrganismos, não apenas pelo efeito direto da elevada concentração de íons H^+ ou OH^- , mas também pela influência indireta na disponibilidade de nutrientes e na penetração, no interior das células microbianas, de compostos tóxicos presentes no meio.

FUNGOS

Os fungos (3, 11, 15) são classificados como protistas superiores pois são constituídos por células eucarióticas. Podem ser unicelulares como as leveduras, ou pluricelulares, ditos fungos filamentosos. Os fungos possuem formações denominadas hifas, que são filamentos tubulares ramificados com cerca de 3-10 μm de diâmetro. O conjunto de hifas ramificadas que dá um aspecto de algodão ao organismo é denominado micélio. As hifas apresentam parede celular rígida, constituída principalmente por quitina, podendo também apresentar celulose em sua constituição. As hifas podem ou não apresentar septos resultantes de invaginações da parede celular que, porém, não individualizam a célula, permitindo que o citoplasma e os núcleos possam migrar de um compartimento para o outro, sendo por isso denominadas cenocíticas.

Todos os fungos são aclorofilados e, portanto, quimiorganotróficos, obtendo o carbono para a síntese celular de matéria orgânica pré-formada. Grande parte dos fungos produz esporos, tanto de forma assexual, como de forma sexual.

Os fungos são encontrados no solo com comunidades variando de 10^4 a 10^6 organismos por grama de solo (1). São predominantes em solos ácidos, onde sofrem menor competição, pois as bactérias e actinomicetos são favorecidos por valores de pH na região alcalina e neutra. Os fungos podem ser encontrados em solos com pH de 3,0 a 9,0, porém o valor ótimo é variável com a espécie.

A umidade do solo ideal para o desenvolvimento desses organismos está localizada entre 60-70% da capacidade de retenção de água de um solo.

Em geral, os fungos são aeróbios, porém apresentam resistência a altas pressões de CO₂, podendo se desenvolver em regiões mais profundas do solo. Quanto à temperatura, podem ser encontrados em uma ampla faixa, entretanto no solo predominam espécies mesófilas.

As principais funções dos fungos no solo são apresentadas nos capítulos referentes à Ecologia Microbiana e Micorrizas.(6)

A classificação taxonômica (15) dos fungos toma por base as características dos esporos sexuais ou assexuais formados durante o ciclo vital. No solo, podemos encontrar os fungos mais simples (mucilaginosos) que apresentam suas estruturas somáticas desprovidas de parede celular e são pertencentes à divisão Mixomycota. Os fungos verdadeiros são aqueles que apresentam parede celular em todas as suas estruturas e pertencem à divisão Eumycota (Quadro 1).

Quadro 1. Classificação taxonômica dos fungos pertencentes à divisão Eumycota

Sub-divisão	Classe	Característica do micélio e tipo de esporos
Mastigomycotina	Chytridiomycetes Oomycetes	não septado, diplóide oósporo
Zigomycotina	Zygomycetes	não septado, haplóide esporangiósporo
Ascomycotina	Ascomycetes	septado, haplóide ascósporos
Basidiomycotina	Hymenomycetes Gasteromycetes	septado, dicariótico (par de núcleos haplóides) basidiósporos
Deuteromycotina ⁽¹⁾	Deuteromycetes	septado, haplóide esporos assexuais (conídios)

⁽¹⁾ Também chamado Fungi Imperfecti.

ALGAS

As algas ocorrem em maior número na superfície do solo (0-5 cm) podendo também ser encontradas nos horizontes mais profundos. Normalmente estão na faixa de 10³ a 10⁴ organismos por grama de solo podendo atingir, em condições de alta umidade ou em áreas de deserto, cerca de 10⁸ organismos por grama de solo.

O estudo taxonômico das algas do solo apresenta um agrupamento desses organismos em quatro divisões: Chlorophycophyta (algas verdes), Chrysophycophyta (algas diatômicas), Euglenophycophyta (euglenóides), e Rhodophycophyta (algas vermelhas), sendo que no solo, as algas verdes e diatômicas

são encontradas em maior número. Alguns autores consideram mais uma divisão denominada Chyanochloronta (algas verde-azuladas), porém estas atualmente estão sendo reconhecidas como bactérias verde-azuladas ou Cianobactérias (10).

A maioria das algas são fotolitotróficas e utilizam a radiação solar como fonte de energia produzindo seus compostos orgânicos a partir de precursores inorgânicos. Algumas algas, no entanto, podem ser denominadas fotolitotróficas facultativas, ou seja, possuem a capacidade de utilizar açúcares ou ácidos orgânicos na ausência de luz, comportando-se como organismos quimiorganotróficos (10, 13).

As algas contribuem para a formação e para a integridade dos solos. São os primeiros organismos colonizadores dos substratos expostos recentemente à biosfera, incluindo solos formados por erupções vulcânicas e áreas de mineração, onde a maioria dos microrganismos não consegue se desenvolver. As algas promovem a intemperização de minerais silicatados, através de uma maior retenção de água e produção de ácido carbônico.

As primeiras contribuições decorrentes da presença de uma população de algas em um solo são: incorporação de carbono (produção de matéria orgânica), através da fotossíntese e estabilização dos agregados do solo.

PROTOZOÁRIOS

Os protozoários são protistas superiores, unicelulares, cujo tamanho pode variar de alguns micrômetros até um ou mais centímetros. Não apresentam parede celular e são desprovidos de clorofila, porém algumas espécies possuem cromatóforos que são corpúsculos portadores de pigmentos responsáveis pela fotossíntese. Existem protozoários de vida livre e aqueles que apresentam associações com outros organismos, os quais são denominados simbioses. O ciclo de vida de um protozoário é constituído por uma fase ativa e uma fase de dormência ou estágio de cisto. O encistamento ocorre quando as condições ambientais são desfavoráveis para a sua sobrevivência, podendo persistir por muitos anos.

Os protozoários apresentam reprodução assexual através de fissão binária no sentido longitudinal ou transversal, porém alguns podem se reproduzir sexualmente, pela união de dois gametas.

De acordo com a forma de locomoção, os protozoários do solo podem ser divididos em: a) Mastigophora - através de um ou mais flagelos, b) Sarcodina (podem ser denominados de rizópodos ou amebas) - através de organelas temporárias denominadas pseudópodos, c) Ciliata - através de cílios curtos ao redor da célula.

Os flagelados formam o grupo de protozoários encontrados no solo em maior número, possuem tamanho reduzido com comprimento variando entre

5 a 20 μm , e podem possuir de um a quatro flagelos, sendo que, ocasionalmente, algumas espécies apresentam mais de quatro flagelos.

Entre os protozoários, podemos encontrar três diferentes mecanismos para obtenção de nutrientes. Algumas espécies são fotolitotróficas, pois são capazes de sintetizar compostos orgânicos através da fotossíntese. Outras são quimiorganotróficas, pois requerem substâncias orgânicas pré-formadas presentes no ambiente. Os quimiorganotróficos podem ser saprófitas, obtendo seus nutrientes por absorção, ou holozóicos, através da ingestão de microrganismos ou partículas de alimentos (fagocitose). O alimento é digerido no vacúolo e a fração não digerida é devolvida ao ambiente.

Acredita-se que os protozoários representam um fator importante no controle do tamanho das populações bacterianas no solo. Existe, porém, uma certa preferência por bactérias gram-negativas, principalmente as que não possuam pigmentação própria. Bactérias dos gêneros *Enterobacter*, *Agrobacterium*, *Bacillus*, *Escherichia* e *Pseudomonas* são as mais predadas.

As populações de protozoários no solo podem variar entre 10^4 a 10^5 organismos por grama de solo. O método mais utilizado para este levantamento é o da diluição à extinção e contagem pelo número mais provável (NMP). Para a enumeração e isolamento de protozoários do solo, é muito utilizada a técnica de enriquecimento em meio líquido ou sólido de extrato de solo inoculado com bactérias (1).

As populações de protozoários, tanto saprófitos, como predadores, são maiores na superfície do solo, uma vez que é nessa faixa que encontram maiores teores de matéria orgânica, condição necessária para que ocorram maiores populações bacterianas. Teores elevados de umidade favorecem os protozoários flagelados e ciliados. Os protozoários são aeróbios e podem ser encontrados em faixas de pH que variam de 3,5 a 9,0.

VÍRUS

Os vírus são partículas infecciosas submicroscópicas, constituídas de uma molécula de ácido nucléico (DNA ou RNA), circundado por uma capa protéica denominada capsídeo. O capsídeo apresenta subunidades protéicas, os capsômeros, os quais são responsáveis pela especificidade viral.

Os vírus requerem a presença de uma célula hospedeira ativa metabolicamente, para que ocorra a sua multiplicação através das informações genéticas fornecidas pelo seu ácido nucléico.

Pelo fato de existir uma especificidade na relação vírus-hospedeiro, o solo participa como um disseminador de viroses de plantas, uma vez que os

fitovírus podem ser adsorvidos pelas partículas coloidais do solo, ficando assim protegidos da degradação enzimática e mantendo sua infectividade (2). A presença no solo de nematóides e fungos também auxilia na transmissão dos fitovírus (14).

Outros tipos de vírus presentes no solo são denominados bacteriófagos, os quais são vírus que utilizam células bacterianas como hospedeiras. No solo, já foram encontrados bacteriófagos específicos de *Rhizobium*, *Enterobacter*, *Pseudomonas*, *Streptomyces*, *Azotobacter*, *Arthrobacter*, etc.

Para a multiplicação de um bacteriófago, é necessário que ocorra primeiramente o processo de adsorção, onde a extremidade da cauda do vírus se une à parede celular bacteriana. Em seguida, apenas o ácido nucléico do fago é injetado para dentro da célula hospedeira, enquanto que sua capa protéica permanece no exterior. No interior da célula hospedeira, o ácido nucléico do fago passa a controlar o metabolismo celular, de forma que a bactéria inicia a produção de novos fagos.

Decorrido um certo período, os vírus formados serão liberados através de uma ruptura da parede celular bacteriana denominada lise, permitindo, dessa forma, a liberação de novos fagos capazes de infectar outras células bacterianas sensíveis. Este processo, denominado de ciclo lítico, ocorre apenas quando uma bactéria suscetível é infectada por um fago virulento.

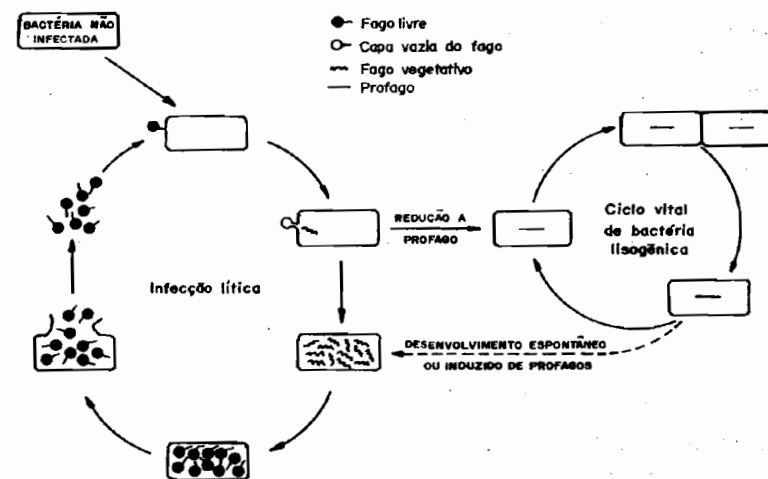


Figura 5. Ciclo de replicação de um bacteriófago (13).

Quando uma célula bacteriana é infectada por um fago não virulento, não ocorre lise da célula. Este fenômeno é denominado de lisogenia. O ácido nucléico injetado pelo fago não promove a síntese de material fágico, mas liga-se ao cromossomo bacteriano no estado de profago, passando a ser transmitido para as células filhas no processo de reprodução bacteriana. Sob certas condições naturais ou induzidas, pode ser reiniciada a síntese de fagos e a lise bacteriana (Figura 5).

Através de fagos lisogênicos pode ocorrer a transdução genética de certas bactérias. Outras maneiras de modificações genéticas em bactérias ocorrem através dos processos de conjugação e/ou de transformação (11).

Além dos bacteriófagos, também são encontrados no solo cianófitos e micófitos, vírus que infectam cianobactérias e fungos, respectivamente.

LITERATURA CITADA

1. ALEXANDER, M. Introduction to soil microbiology. 2.ed. New York, John Wiley, 1977, 472p.
2. CADMAN, C.H. Biology of soil borne viruses. Annu. Rev. Phytopath., Palo Alto, 1:143-172, 1963.
3. CARDOSO, C.O.N. Fungos. In: Galli, F. ed. Manual de fitopatologia. São Paulo, Ceres, 1978, p.58-123.
4. COSTA, S.O.P. da (coord.). Genética molecular e de microrganismos: Os Fundamentos de engenharia genética. São Paulo, Manole, 1987, 559p.
5. DOMMERGUES, Y. & MANGENOT, F. Écologie microbienne du sol. Paris, Masson, 1970, 796p.
6. GARRETT, S.D. Soil fungi and soil fertility. 2.ed. Oxford, Pergamon Press, 1981, 150p.
7. HOLT, J.G. & KRIEG, N.R. Bergey's Manual of systematic bacteriology. Baltimore, Williams & Wilkins, 1984, 964p.
8. KRIEG, N.R. Systematics. In: GERHARDT, P., ed. Manual of methods of general bacteriology. Washington, Am. Soc. Microbiol., 1984, p.407-472.
9. LEHNINGER, A.L. Princípios de bioquímica. São Paulo, Savier, 1984, 725p.
10. METTING, B. The systematics and ecology of soil algae. Bot. Rev., New York, 47:195-312, 1981.

11. PELCZAR, M.; REID, R. & CHAN, E.S.C. Microbiologia. São Paulo, McGraw-Hill do Brasil, 1980, 2v.
12. Scientific American. A Célula Viva. São Paulo. Polígono, Editora da Universidade de São Paulo, 1969, 312p.
13. STANIER, R.Y.; DOUDOROFF, M. & ADELBERG, E.A. O Mundo dos micróbios. São Paulo, Blucher, 1969, 741p.
14. TAYLOR, C.E. Vectors of plant pathogens. In: HARRIS, K.F. & MARAMOROSCH, eds, New York, Academic Press, 1980. 647p.
15. WEBSTER, J. Introduction to fungi. 2.ed. Cambridge, Cambridge University Press, 1986.
16. WHITTAKER, R.H. New concepts of kingdoms of organisms. Science, Washington, 163:150-160, 1969.

ECOLOGIA MICROBIANA DO SOLO

Elke J.B.N. Cardoso⁽¹⁾

INTRODUÇÃO

A ecologia microbiana estuda a atuação ou atividade dos microrganismos e suas interações entre si e com outros seres vivos dentro de determinado *habitat*. Obviamente, faz parte dos estudos ecológicos o efeito que os diferentes fatores ambientais exercem sobre os microrganismos, bem como a atuação destes sobre os parâmetros físicos, químicos ou biológicos do *habitat* (Capítulo 5).

Segundo Odum (6) o *habitat* pode ser entendido como o local (endereço) de determinado ser, enquanto que o nicho expressa a sua função fisiológica (profissão).

O solo pode ser encarado como um *habitat* microbiano por excelência, local de vida de inúmeras e variadas populações de todos os tipos de microrganismos e mesmo como o reservatório final da grande diversidade genética de quase todos eles. Tanto que, dentro de extensos programas de pesquisa para obtenção de microrganismos úteis (produtores de antibióticos ou de enzimas, certos tipos de fermentadores ou degradadores de substâncias específicas, organismos antagônicos a patógenos ou pragas, etc), recorre-se ao isolamento massal de populações do solo, seguido de testes para se determinarem as aptidões específicas de cada isolado para a característica desejada.

Entretanto, o solo não deve ser visto como um único *habitat* de grande extensão geográfica. Pelo contrário, ele se constitui de inúmeros microsítios, caracterizados não apenas pelas condições edafoclimáticas, mas ainda por

⁽¹⁾ Departamento de Ciência do Solo -- ESALQ/USP, Caixa Postal 9, CEP 13400 Piracicaba, SP.

fatores peculiares, como presença de uma partícula de matéria orgânica, de uma raiz vegetal, de um microporo saturado de água, de maior ou menor facilidade de trocas gasosas, etc. E tais características podem variar muito entre locais que distem entre si de não mais do que alguns milímetros. Conclui-se, portanto, que, mesmo quando se considera um terreno de dimensões restritas, constituído pelo mesmo tipo de solo, lida-se com grande número de *microhabitats* microbianos que diferem entre si.

Sem dúvida, essa é uma das razões responsáveis pela dificuldade em se obterem informações precisas sobre a composição quantitativa e qualitativa de comunidades microbianas do solo, tornando problemática a própria obtenção de amostras representativas. Alie-se a esse fato uma série de dificuldades metodológicas na contagem de microrganismos por observação direta ao microscópio ou pela diluição em série e plaqueamento. Para exemplificar tal dificuldade, pode-se citar o levantamento de fungos de solo sob florestas, através da técnica de diluições e posterior avaliação em placas de petri, contendo meio de cultura "seletivo" para fungos. Normalmente se observa grande predominância de fungos imperfeitos e de alguns Zigomicetos. Estes fungos são, na sua maioria, "fungos do açúcar" (4) que respondem ativamente à adição de matéria orgânica simples com rápido crescimento e esporulação abundante. Desaparecendo essa fonte de matéria orgânica facilmente disponível, seus talos morrem e eles permanecem metabolicamente inativos na forma de esporos ou conídios. Por outro lado, sabe-se que muitos basidiomicetos apresentam crescimento ativo pelo solo e mantêm relações de simbiose ou de parasitismo com as raízes de essências florestais. Contudo, dificilmente se isola um único basidiomiceto pelas técnicas correntes nesses estudos, talvez pela falta de adaptação aos meios de cultura empregados.

COLONIZAÇÃO E CADEIAS TRÓFICAS

Uma característica generalizada do solo (pelo menos durante longos períodos) é a sua deficiência em matéria energética (carbono orgânico) para os microrganismos. Na maior parte do tempo, as comunidades microbianas do solo encontram-se em estado de inanição, com o metabolismo afetado ou mesmo suspenso devido às condições de estresse. Eis uma razão, aliada à grande competição por nutrientes, que faz com que certos processos, os quais ocorrem ativamente *in vitro*, com microrganismos isolados e mantidos em condições nutritivas e ambientes ótimas, dificilmente possam ser detectados ou considerados em grande escala em solo natural (p. ex., a solubilização microbiana de fosfatos ou a antibiose).

Para comprovar a afirmação acima, basta observar a resposta à adição de matéria orgânica ao solo. Ocorre uma intensa multiplicação e grande crescimento microbiano, uma verdadeira explosão populacional, que se mantém até que a matéria energética tenha sido consumida e volte a ser o fator limitante.

Cada *microhabitat* do solo oferece certa quantidade de nichos para a comunidade microbiana. Em geral, quanto mais simples o *habitat*, menor será o número de nichos disponíveis e, quanto mais complexo, maior. A própria atividade microbiana pode contribuir para ampliar os nichos disponíveis (através da decomposição enzimática de certo composto, fornecendo novos substratos a outros grupos; imobilizando o nitrogênio mineral e com isso tornando a relação C:N adequada para os fixadores de nitrogênio; consumindo todo o oxigênio disponível através da rápida oxidação da matéria orgânica, o que torna o ambiente temporariamente anaeróbio; excretando substâncias acidificantes ou alcalinizantes; etc., etc.).

Para que um substrato recém-introduzido num ecossistema possa ser eficientemente colonizado por microrganismos, há os mecanismos de dispersão ou disseminação microbiana, os quais permitem a presença de inúmeros propágulos na imediação de um substrato potencialmente colonizável. Entre os invasores ou colonizadores pioneiros, ocorre competição, sendo que o ambiente seleciona os mais aptos. A maior ou menor habilidade competitiva de uma população pode ser decorrência de fatores, tais como, velocidade de crescimento, rápida assimilação de nutrientes, tolerância a todos os fatores bióticos e abióticos encontrados, presença de mecanismos que superem as "barreiras à colonização" do substrato, plasticidade nutricional, etc.

À medida em que um substrato vai sendo degradado, ocorre uma modificação das condições, induzida pelo próprio metabolismo dos organismos colonizadores, de forma a favorecer outros tipos de microrganismos, enquanto os pioneiros vão sendo eliminados. Ocorre, então, uma sucessão de populações e de comunidades, que também é denominada de cadeia trófica. Finalmente, estabelece-se um ecossistema em condições de clímax, quando as modificações quase já não mais acontecem.

Considerando a maioria dos solos agrícolas, pode-se observar que estes são normalmente constituídos de *microhabitats* muito complexos, ainda mais se considerarmos também a presença das plantas e de elementos da meso e macrofauna. Qualquer prática agrícola (aração, adubação, calagem, incorporação de matéria orgânica, irrigação, aplicação de agrotóxicos, etc.) pode afetar os nichos disponíveis através de intervenções nas características físico-químicas ou biológicas do ecossistema. E a cada modificação profunda corresponde uma renovação da pressão de seleção, favorecendo alguns componentes da microbiota e eliminando outros, e remanejando o estado de equilíbrio entre as populações. Considerando-se que esse ecossistema permanece relativamente inalterado durante um certo período de tempo, sem intervenções drásticas, observar-se-á também a manutenção do estado de equilíbrio dinâmico entre as populações microbianas, com todos os nichos ocupados pelas populações mais aptas, através da seleção natural. A tal ecossistema (solo) refere-se como em estado de clímax, o qual pode ser definido pela homeostase.

HOMEOSTASE

Homeostase é o princípio pelo qual um ecossistema tende a manter a sua composição biótica relativamente constante. É uma verdadeira recalitrância ou impedimento à modificação biológica e pode ser definida como o conjunto de todos os mecanismos que auxiliam na manutenção do equilíbrio.

Uma consequência natural do fenômeno da homeostase é o fato de que, geralmente, a inoculação de sementes ou a infestação do solo, mesmo com grande quantidade de certo microrganismo selecionado *in vitro*, não resulta nas consequências esperadas e nem mesmo no estabelecimento desse microrganismo no solo. Como exemplos, podemos citar a prática outrora comum na União Soviética de inocular sementes de diversas culturas com *azotobacterin* ou com *fosfobacterin*, inoculantes constituídos de bactérias fixadoras de nitrogênio de vida livre ou solubilizadoras de fosfato, respectivamente (1). Também, a simples inoculação de microrganismos antagonísticos, visando ao controle biológico de certos fitopatógenos, costuma resultar em fracasso, enquanto que a modificação de características físico-químicas do solo, favorecendo antagonistas e prejudicando os patógenos, chegou a transformar solos condutivos a uma doença em solos supressivos.

Constituem-se exceções à regra exposta acima os casos nos quais a inoculação é feita com microrganismos que apresentem uma vantagem seletiva frente à microbiota predominante do solo, como acontece com certas rizobactérias promotoras do crescimento vegetal que são ativas colonizadoras do rizoplane. No caso da inoculação de *Rhizobium* em leguminosas, prática extremamente vantajosa e econômica para a cultura da soja e de outras leguminosas no Brasil (Capítulo 9), e no caso da transmissão de fitopatógenos junto a sementes ou mudas de certas culturas, o seu estabelecimento é decorrência do fato de que, estes microrganismos conseguem utilizar um nicho ainda desocupado, ou seja, penetram e se estabelecem em raízes de hospedeiros que lhes permitem evadir-se da rizosfera e com isso da competição e do antagonismo que imperam nessa região.

CLASSIFICAÇÃO ECOLÓGICA DE MICRORGANISMOS

Do ponto de vista ecológico, o maior interesse nas populações microbianas do solo está situado em sua função (nichos ecológicos) dentro do ecossistema e nas interações que possam ocorrer entre elas. Assim, sob este aspecto, podemos classificar as bactérias em amonificadoras, nitrificadoras, nitrato-redutoras ou denitrificantes, sulfuro-redutoras, diazotróficas, celulolíticas, amilolíticas, e assim por diante. Para se obter maior informação ecológica sobre a microbiota de um solo, é fundamental proceder-se a um levantamento funcional

dos microrganismos, o que se reflete no melhor conhecimento de sua atividade. Esse conhecimento é mais importante do que a simples quantificação de unidades taxonômicas.

Com relação aos fungos, já em 1976, Garret (4) tentou fazer uma classificação ecológica, a qual é apresentada abaixo com pequenas modificações:

1. Fungos que habitam raízes:

- a. **Micorrízicos ecto** - *Boletus*, *Amanita*, *Telephora*, *Pisolithus*, etc.
endo - *Rhizoctonia*, *Glomus*, *Gigaspora*, etc.
- b. **Parasitas especializados**: *Armillaria mellea*, *Fomes annosus*, *Ophiobolus graminis*, etc.

2. Fungos que habitam o solo

- a. **Parasitas não especializados, saprófitas fracos**: *Pythium*, *Rhizoctonia*, *Fusarium*, etc.
- b. **Saprófitas obrigatórios**
 - b.1. Fungos que utilizam açúcares solúveis: vários Zigomicetos e Deuteromicetos - crescimento rápido e abundante esporulação.
 - b.2. Fungos celulolíticos - intermediários entre b.1 e b.3 - *Trichoderma*, *Penicillium*, etc.
 - b.3. Fungos lignolíticos - Basidiomicetos superiores
 - b.4. Fungos coprófilos - *Pilobolus*, *Ascodesmus*, *Sordaria*, *Coprinus*.
- c. **Fungos predatórios** - capturam e parasitam amebas e nematóides - ordens Zoophagales (Oomicetos) e Mõniliales (Deuteromicetos).

Outro aspecto ecológico interessante está relacionado com o fenômeno bastante difundido da fungistase ou da bacteriostase de um solo. Verificou-se que muitos esporos de fungos não germinam em solo natural, pois, para que possam germinar, é preciso esterilizar o solo e/ou adicionar uma fonte energética. As hipóteses mais aceitas para explicar tal fenômeno são: a) presença de substâncias voláteis inibitórias, provenientes do metabolismo de outro microrganismo do solo ou de origem abiótica (3) ou b) deficiência de nutrientes ou dreno de nutrientes do propágulo em questão, por outros microrganismos do solo (5). A fungistase é de vantagem ecológica para os fungos, visto que impede a germinação de propágulos em habitats desprovidos de nutrientes que garantam a sobrevivência e reprodução do indivíduo. Normalmente, o efeito fungistático é anulado na rizosfera pela presença de exsudatos de raízes (7).

INTERAÇÕES MICROBIANAS

Nem sempre um fenômeno observado é consequência da atividade fisiológica de um único tipo de microrganismo. Especialmente em *habitats* que apresentam alta densidade de populações, como na rizosfera, ocorrem interações positivas ou negativas entre essas populações.

As principais interações microbianas podem ser assim classificadas (resumidas de Cardoso, 2):

Neutralismo -- não há interação. Embora fisicamente próximas, as populações ocupam nichos diferentes.

Comensalismo -- uma população é beneficiada (por exemplo, através da excreção de uma vitamina pela segunda população) e esta não é afetada.

Protocooperação -- intercâmbio de compostos entre duas populações, favorecendo a ambas, sem ocorrência de simbiose. Também denominada de **sintrofismo** e/ou **sinergismo**.

Simbiose mutualística -- interação íntima morfológica e fisiológica entre duas populações, ocorrendo benefício mútuo.

Simbiose antagonica ou Parasitismo -- interação morfológica e fisiológica íntima entre duas populações, beneficiando o parasita e prejudicando o hospedeiro.

Predação -- "Caça" de uma população sobre a outra. O predador é beneficiado e a presa prejudicada.

Competição - Rivalidade ou luta entre duas populações de nichos semelhantes por um fator limitante. Ambas são prejudicadas, embora freqüentemente a mais apta acabe predominando.

Amensalismo ou Antagonismo -- uma população é prejudicada por um fator (ex.: toxina) produzido pela outra população; esta não é afetada. Às vezes deve-se admitir que a população antagonica possa ser favorecida pela eliminação da outra, sua competidora.

LITERATURA CITADA

1. BROWN, M. E. Seed and root bacterization. Annu. Rev. Phytopathol., Palo Alto, 12:181-197, 1974.
2. CARDOSO, E. J. B. N. Relações ecológicas entre microrganismos. In: Galli, coord. Manual de fitopatologia: princípios e conceitos 2.ed., São Paulo, Ceres, 1978, v.1. p.26-51.

3. DOBBS, C. G. & HINSON, W. H. A widespread fungistasis in soils. Nature, London, 172:197-199, 1953.
4. GARRET, S. D. Soil fungi and soil fertility. Oxford, Pergamon Press, 1976, 165p.
5. LOCKWOOD, J. L. Soil fungistasis. Annu. Rev. Phytopathol.; Palo Alto, 2:341-362, 1964.
6. ODUM, E. P. Fundamentos da ecologia (Trad.: C. M. Baeta Neves) 2ª.ed.. Lisboa. Fund. Colouste Gulbenkian. 1976. 595p.
7. PPAVIZAS, G. C. & KOVACS, M. F. Stimulation of spore germination of *Thielaviopsis basicola* by fatty acids from rhizosphere soil. Phytopathology, St. Paul, 62:688-694, 1972.