

COMO OS MICRORGANISMOS DO SOLO OBTÊM ENERGIA E NUTRIENTES

Maria Cristina P. Neves⁽¹⁾

INTRODUÇÃO

Todos os sistemas vivos requerem um suprimento de nutrientes e energia em quantidade e forma adequadas. Deste modo, para se compreender a função dos diversos grupos de microrganismos no sistema solo-planta, bem como sua capacidade de sobrevivência, é necessário conhecer a maneira como eles satisfazem suas demandas de nutrientes e os mecanismos que desenvolveram para capturar, conservar e transferir a energia requerida para as biossínteses.

CATEGORIAS NUTRICIONAIS

A classificação em *autotróficos* e *heterotróficos*, tradicionalmente usada para caracterizar as categorias nutricionais dos seres vivos, é uma super simplificação, principalmente quando usada para microrganismos, porque se baseia no conceito de que os *autotróficos*, também chamados de *litotróficos* (*lithos* = pedra; *trophus* = alimentação), são capazes de obter todo o carbono de que necessitam para suas sínteses a partir do CO₂, sendo inteiramente independentes de compostos orgânicos pré-existentes, enquanto que os *heterotróficos*, também chamados *organotróficos*, obtêm o carbono para suas biossínteses a partir de outros compostos orgânicos. Hoje, entretanto, são conhecidos microrganismos que, apesar de utilizarem compostos inorgânicos, são principal fonte de energia, e

⁽¹⁾ Centro Nacional de Pesquisa de Biologia do Solo - CNPDS/EMBRAPA, km 47 da antiga rodovia Rio-São Paulo, CEP 23851 Seropédica, RJ.

CO_2 como fonte de carbono, requerem especificamente compostos orgânicos, ou mesmo algumas vitaminas para que possam se desenvolver (11, 15, 18).

Esta classificação tem sido amplamente usada no sentido restrito de indicar a natureza da principal fonte de carbono para as biossínteses celulares, juntamente com termos que descrevem a natureza da fonte de energia empregada. Um grande grupo de microrganismos litotróficos obtém energia metabolicamente útil a partir da luz (15,23). Estes microrganismos são classificados como *fotolitotróficos*. Há, porém, microrganismos organotróficos que também são capazes de captar a energia luminosa, transformando-a em energia metabolicamente útil, sendo, porém, incapazes de assimilar o CO_2 . Estes microrganismos são ditos *fotorganotróficos*.

A energia necessária às biossínteses celulares pode também ser obtida da oxidação de compostos inorgânicos (enxofre elementar, íon amônio e ferro reduzido, por exemplo). Se, então, o CO_2 é a fonte de carbono, os microrganismos são ditos *quimiolitotróficos*. No caso de usarem compostos orgânicos como fonte de carbono são, então, chamados *quimiorganotróficos*. Deste modo, 4 classes são reconhecidas (Quadro 1), e o conceito de litotrofismo tem sido estendido aos *metilitrofos*, porque estes organismos podem crescer usando compostos orgânicos simples que contêm apenas grupos metila porém sem nenhuma ligação covalente carbono-carbono (12,26).

Quadro 1. Tipos de metabolismo

Tipo	Fonte de energia	Fonte de carbono	Doador de elétron	Exemplo
Fotolitotrofia	Luz	CO_2	H_2O $\text{H}_2\text{S}, \text{S}^0, \text{H}_2$	Plantas superiores, algas, cianobactérias Bactérias, <i>Chlorobiaceae</i> e <i>Chromatiaceae</i>
Fotorganotrofia	Luz	Substâncias orgânicas	Substâncias orgânicas	Algumas algas, bactérias <i>Rhodospirillaceae</i>
Quimiolitotrofia	Substâncias minerais	CO_2	Substâncias minerais	Nitrificadores, <i>Thiobacillus</i>
Quimiorganotrofia	Substâncias orgânicas	Substâncias orgânicas	Substâncias orgânicas	Animais, protozoários, fungos, maioria das bactérias

Muitos microrganismos litotróficos também podem crescer usando compostos orgânicos como fonte de energia e de carbono e são chamados *litotróficos facultativos*. Outros parecem ser *litotróficos obrigatórios*, como, por exemplo, certas espécies de *Thiobacillus* e *Nitrosomonas* e algumas cianobactérias. É

possível que o litotrofismo obrigatório seja uma decorrência de problemas técnicos de cultivo e não de uma inabilidade dos microrganismos de usarem compostos orgânicos como fontes de carbono e energia (21). Já se sabe que alguns microrganismos litotrofos quando em presença de glucose, crescem muito lentamente e geram subprodutos tóxicos que precisam ser removidos rapidamente para permitir a continuidade do crescimento. Muitos quimiolitotróficos, entretanto, podem crescer melhor em condições mixotróficas (compostos inorgânicos como fonte de energia e compostos orgânicos como fonte adicional de carbono) do que em meio inteiramente inorgânico (21).

Muitas vezes a predominância de um tipo de nutrição depende da disponibilidade de oxigênio no meio ambiente. As *Rhodospirillaceae* (bactérias púrpuras sem enxofre) são fotorganotróficas, em condições anaeróbias, e quimiorganotróficas, em aerobiose. Nestes microrganismos, típicos de ambientes encharcados, a presença de oxigênio livre inibe a formação do pigmento responsável pela captação da energia luminosa. Em condições anaeróbias, porém, os pigmentos são produzidos, e os microrganismos passam a ser capazes de fotossintetizar, muito embora continuem usando compostos orgânicos como fonte de carbono. Sob condições anaeróbias, estes organismos também podem crescer no escuro. Nestas condições, a energia é obtida inteiramente do metabolismo fermentativo dos carboidratos (24).

Os microrganismos quimiorganotróficos ou podem usar uma fonte simples de carbono (carboidrato), ou requerer compostos mais complexos (aminoácido, vitaminas, etc.), por serem incapazes de sintetizá-los. Estes quimiorganotróficos são ditos *auxotróficos*, enquanto que aqueles sem exigências nutricionais complexas são chamados de *prototróficos*.

ENERGIA LUMINOSA

Microrganismos fotolitotróficos e fotorganotróficos utilizam a energia radiante do sol, transformando-a em energia química metabolicamente útil (10). No caso dos fotolitotróficos, o processo é acoplado à redução do CO_2 que é usado na produção dos diversos componentes celulares. O processo fotossintético requer a produção de pigmentos capazes de absorver a energia luminosa incidente. As *clorofilas* são os principais pigmentos encontrados nas plantas superiores, algas e cianobactérias e conferem a cor verde por absorverem o vermelho e o azul e transmitirem o verde. As bactérias fotossintéticas têm *bacterioclorofila*, que apresenta estrutura diferente daquela das clorofilas e com máximos de absorção de luz mais próximos da região do infravermelho. As bacterioclorofilas encontram-se normalmente associadas a pigmentos acessórios, também ativos fotossinteticamente, e que são os *carotenóides*, as *ficoeritrinas* e *ficocianinas*. O conjunto das *bacterioclorofilas* e pigmentos acessórios confere aos microrganismos colorações púrpúreas, vermelhas, marrons e verde-azuladas.

As bactérias fotolitotróficas reduzem o CO₂ através do ciclo de Calvin (17), porém a natureza dos compostos redutores (doadores de elétrons) varia entre os diferentes grupos de microrganismos (Quadro 2). Enquanto que algas e cianobactérias (semelhança das plantas superiores) obtêm o poder redutor através da fotólise da água, gerando H⁺ que é usado nas reduções e produzindo O₂ que é liberado para o meio ambiente (3), as bactérias fotolitotróficas usam compostos redutores, tais como o ácido sulfídrico, o tiosulfato ou o hidrogênio molecular encontrados nos ambientes anaeróbios onde vivem (pântanos, solos encharcados como os sob cultura de arroz inundado, lagos ou mesmo enseadas e mangues), não apresentando, portanto, evolução de O₂ (fotossíntese anoxigênica).

Quadro 2. Equação geral da fixação de CO₂ em algas e cianobactérias e em bactérias fotossintéticas

Algas e cianobactérias	
$H_2O + luz + \text{poder redutor}$	$+ CO_2 \rightarrow (CH_2O)_n + 1/2 O_2$
ATP	
Bactérias fotossintéticas	
$H_2S + luz + \text{ATP}$	$+ CO_2 \rightarrow (CH_2O)_n + S$
poder redutor	

O processo fotossintético das bactérias se diferencia daquele das plantas superiores, algas e cianobactérias (Quadro 3) por não apresentar o fotossistema II (fotofosforilação acíclica, 10). Durante a fotossíntese bacteriana são produzidos ATP (fotofosforilação cíclica) e, através de uma série de reações, é

Quadro 3. Fotossíntese bacteriana e fotossíntese das plantas superiores, algas e cianobactérias

Características	Bactérias fotossintéticas	Plantas superiores algas e cianobactérias
1. Fonte de C	CO ₂	CO ₂
2. Fonte de energia	luz	luz
3. Doador de elétrons	H ₂ S, tiosulfato	H ₂ O
4. Pigmento	bacterioclorofila	clorofila a, principalmente
5. Produção de O ₂	não	sim
6. Fotofosforilação	presente	presente
7. Fotofosforilação acíclica	ausente	presente

produzido também o NADPH₂. As bactérias fotorganotróficas (entre elas as *Rhodospirillaceae*) usam a luz como fonte de energia para produção de ATP e compostos orgânicos como succinato, como doadores de elétrons, sendo que o CO₂ não se apresenta como a principal fonte de carbono para estes microrganismos (11). No caso das bactérias que utilizam H₂S, como poder redutor, o enxofre elementar produzido pode ser depositado no interior das células (na maioria das *Chromatiaceae*) ou, então, liberado para o meio ambiente (*Chlorobiaceae*; 20,25).

ENERGIA DA OXIDAÇÃO DE COMPOSTOS INORGÂNICOS

Algumas espécies de bactérias do solo e de ambientes aquáticos podem obter energia a partir da oxidação de compostos inorgânicos num processo acoplado à redução de CO₂ (6). Para estes microrganismos quimiolitotróficos, a redução de CO₂ para a produção dos compostos celulares é um processo semelhante ao dos fotolitotróficos (11). Porém, a energia para a produção de ATP é obtida através da fosforilação oxidativa, e os redutores para a fixação do CO₂ são obtidos junto a compostos redutores inorgânicos (12).

Várias substâncias redutoras podem servir de doadores de elétrons e energia para os processos de síntese, cada uma gerando quantidades distintas de energia (Quadro 4).

Quadro 4. Energia liberável na oxidação de compostos inorgânicos

Reação	Energia liberável ⁽¹⁾ (kcal mol ⁻¹)	pH
NH ₄ ⁺ + 1 1/2 O ₂	NO ₂ ⁻ + 2H ⁺ + H ₂ O + 66	7
NO ₂ ⁻ + 1/2 O ₂	NO ₃ ⁻ + 18	7
H ₂ S + 1/2 O ₂	S + H ₂ O + 50	7
S + 1 1/2 O ₂ + H ₂ O	SO ₄ ²⁻ + 2H ⁺ + 140	7
Fe ²⁺ + H ⁺ + 1/4 O ₂	Fe ³⁺ + 1/2 H ₂ O + 17	2-3
H ₂ + 1/2 O ₂	H ₂ O + 57	7
CO + 1/2 O ₂	CO ₂ + 61	7

⁽¹⁾ Dados para Fe²⁺ tirados de Lees et al. (16). Outros dados calculados a partir da energia livre de formação dos compostos segundo Brock (1).

COMPOSTOS NITROGENADOS

Amônia e nitrito são oxidados pelas bactérias *nitrificadoras* numa sequência de reações cujo produto final é o nitrato (7). Espécies dos gêneros *Nitrosomonas*, *Nitrosolobus*, *Nitrosospira* e *Nitrosovibrio* oxidam a amônia até nitrito, enquanto que espécies do gênero *Nitrobacter* oxidam nitrito a nitrato (Capítulo 8).

As bactérias nitrificantes desempenham um papel importante no solo, pois, ao oxidarem a amônia liberada da matéria em decomposição, promovem a acidificação do solo. Por outro lado, como o íon amônio é mais facilmente fixado nas argilas e substâncias húmicas do solo, sua transformação em íon nitrato, que é facilmente lixiviável do solo, promove extensas perdas de nitrogênio do sistema solo-plantas, além das perdas de nitrato pelo processo de desnitrificação. Deste modo, o processo de nitrificação pode contribuir para um menor aproveitamento dos adubos nitrogenados pelas culturas, e vários inibidores da nitrificação têm sido estudados, entre eles, o N-sérve (2 cloro (6 triclórometil) piridina) de ação específica sobre as cupro-proteínas responsáveis pela oxidação da amônia. Há também inibidores naturais, como o aminoácido metionina.

COMPOSTOS REDUZIDOS DE ENXOFRE

Diversos compostos reduzidos de enxofre, tais como ácido sulfídrico, enxofre elementar e tiosulfato, são usados por bactérias quimiolitotróficas (gêneros *Thiobacillus*, *Thiothrix* e *Beggiatoa*), para promover a fosforilação oxidativa, gerando ATP e redutores necessários à fixação do CO₂ em um processo fotossintético *anoxigênico* (Quadro 4). Os produtos formados são o enxofre elementar, que pode ser depositado no citoplasma ou excretado pela célula, e o ácido sulfúrico. Por essa razão, é observada uma diminuição drástica no pH do solo, que pode chegar a valores próximos de 1, como consequência do metabolismo destes microrganismos (Capítulo 22).

HIDROGÊNIO MOLECULAR

Inúmeros microrganismos são capazes de utilizar o hidrogênio molecular, para obter energia e poder redutor necessários à redução do CO₂. Estes organismos são todos quimiolitotróficos facultativos podendo usar tanto o hidrogênio para obter energia e reduzir o CO₂, como compostos orgânicos (11).

Através da ação da enzima *hidrogenase*, o hidrogênio é usado para reduzir o NAD a NADH₂, enquanto que a oxidação do H₂, através da fosforilação oxidativa gera ATP, usado para fixar o CO₂ através da via redutora da pentose-fosfato (4).

Espécies de microrganismos oxidantes de hidrogênio são encontradas nos gêneros *Hydrogenomonas*, *Micrococcus*, *Paracoccus*, *Alcaligenes*, *Nocardia*, *Pseudomonas*, *Rhodopseudomonas*, além de bactérias fixadoras de nitrogênio dos gêneros *Rhizobium*, *Azospirillum* e *Azotobacter*.

Alguns microrganismos (por exemplo: *Methanobacterium thermoautotrophicum*) são capazes de produzir compostos orgânicos, a partir de carbono mais reduzido do que o CO₂ (como por exemplo, o metano), usando o hidrogênio molecular como redutor (Quadro 4). Estes microrganismos metanogênicos são anaeróbios obrigatórios. O ciclo de Calvin não é envolvido no mecanismo de síntese, de modo que os constituintes celulares são produzidos a partir da síntese de novo de acetil coenzima A a partir do CO₂ (4).

OUTRAS OXIDAÇÕES GERADORAS DE ENERGIA

A oxidação de ferro ferroso a ferro férrico também pode gerar energia para promover a fosforilação oxidativa, porém, como a energia disponível é pequena (4), uma grande quantidade de substrato precisa estar presente, de modo a permitir o crescimento dos microrganismos (Quadro 4). As bactérias oxidantes do ferro (*Thiobacillus ferrooxidans*) só são encontradas em ambientes com baixos valores de pH, pois o íon ferroso é espontaneamente oxidado em condições neutras ou ligeiramente alcalinas (16).

Além do íon ferroso, também o monóxido de carbono pode ser oxidado gerando energia para as reações de síntese dos microrganismos. As bactérias do gênero *Carboxidomonas* promovem a oxidação do monóxido de carbono, gerando poder redutor e ATP e podem ser importantes na desintoxicação de ambientes poluídos. Sua importância, porém, ainda não foi avaliada.

LIBERAÇÃO DE ENERGIA EM SISTEMAS BIOLÓGICOS

A energia acumulada nos compostos orgânicos produzidos pelos microrganismos litotróficos, a partir da energia luminosa ou química ou então obtida do meio ambiente pelos microrganismos organotróficos é convertida em outras formas de energia, permitindo o desenvolvimento e a multiplicação das células (8).

A liberação da energia acumulada nos compostos orgânicos é processada através de reações de óxido-redução, ou seja, o composto orgânico energético se torna oxidado enquanto alguma outra substância se torna reduzida, ocorrendo, assim, uma transferência de elétrons da substância doadora (que se oxida), para a substância receptora (que se reduz).

Os microrganismos diferem quanto à natureza do receptor final de elétrons usado em suas reações de óxido-redução (Figura 1). As reações de

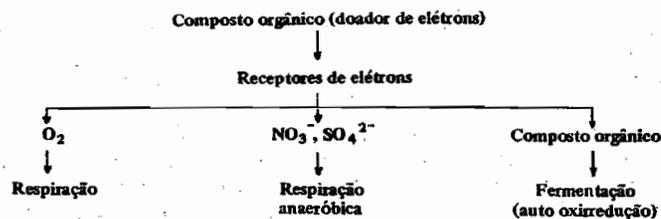


Figura 1. Liberação de energia de compostos orgânicos. Fluxo de elétrons.

óxido-redução podem se dar mesmo sem um receptor externo de elétrons. Deste modo, os processos metabólicos para oxidação de matéria orgânica e liberação de energia podem ser separados em três grupos principais: *fermentação*, na qual a oxidação ocorre sem a utilização de receptores externos de elétrons; *respiração aeróbica*, na qual o oxigênio é o receptor final dos elétrons; e *respiração anaeróbica*, na qual são empregados receptores de elétrons inorgânicos, diferentes de oxigênio, como NO_3^- e SO_4^{2-} .

FERMENTAÇÃO

É um processo de oxidação parcial do composto orgânico através de auto-oxi-reduções, na ausência de receptores externos de elétrons. Neste processo, há liberação de apenas uma parte da energia contida no composto original (1 a 2 ATP/mol glicose), e os produtos da reação ainda são ricos em energia (5). Estes produtos orgânicos são excretados pelos organismos e se acumulam no meio (18), o que possibilita a exploração industrial dos processos fermentativos, como é o caso da fermentação alcoólica e láctica, entre outras (Quadro 5). Nos sistemas naturais, por outro lado, formam-se cadeias nutricionais ou tróficas, onde o sub-produto do metabolismo de um microrganismo serve de material energético para outro (Capítulos 3 e 4).

RESPIRAÇÃO AERÓBIA

Na presença de receptores externos de elétrons, a liberação de energia dos compostos orgânicos é muito mais eficiente. Durante o processo respiratório, que usa o O_2 como receptor de elétrons, todo o carbono da molécula do substrato é oxidado até CO_2 , com concomitante produção de 37 - 38 ATP/mol glicose (17). Enquanto que, no processo fermentativo, os elétrons são transferidos

Quadro 5. Produtos de fermentação de alguns microrganismos

Microrganismos	Substrato	Produto
Leveduras (<i>Saccharomyces</i>)	glucose	etanol e CO_2
Bactérias lácticas (<i>Lactobacillus</i> e <i>Streptococcus</i>)	glucose	ácido láctico
Bactérias anaeróbicas <i>Clostridium acetobutylicum</i>	glucose, glicerina ou piruvato	acetona, butanol, etanol, CO_2 e H_2O
<i>C. butylicum</i>	glucose	ácido butírico, ácido acético, butanol, CO_2 e H_2O
<i>Propionibacterium</i>	glucose, sacarose, lactose	ácido propiônico

para substâncias orgânicas, no processo respiratório, os elétrons são transferidos para o oxigênio, formando água e produzindo ATP de uma maneira muito eficiente.

Dentre os microrganismos aeróbicos, destaca-se um grupo de bactérias, cujo metabolismo é afetado em meios contendo altas concentrações de oxigênio livre em solução. Estes microrganismos, chamados *microaerofílicos*, requerem uma taxa de difusão de oxigênio nunca superior à taxa de utilização de O_2 no processo respiratório. As bactérias fixadoras de nitrogênio, dos gêneros *Rhizobium* e *Azospirillum*, por exemplo, requerem condições microaerofílicas, para que possam crescer diazotroficamente (ou seja, usando o nitrogênio atmosférico como fonte de nitrogênio). Isto acontece devido à alta sensibilidade da enzima *nitrogenase*, responsável pela redução do nitrogênio, que é reprimida em presença de oxigênio livre (Capítulo 10).

RESPIRAÇÃO ANAERÓBIA

Dentre as substâncias que podem receber os elétrons gerados nas reações de óxido-redução de compostos orgânicos, estão os íons NO_3^- e SO_4^{2-} , sendo o processo de fosforilação oxidativa muito semelhante ao que ocorre no processo de respiração aeróbica. O nitrato é o mais amplamente usado e, durante o processo, é reduzido a NO_2^- , N_2O , N_2 (7). Este processo é chamado de desnitrificação e difere do processo de redução assimilatória do nitrato por produzir produtos gasosos, sendo responsável por grande parte das perdas de nitrogênio do solo (Figura 2). São conhecidos pelo menos 71 gêneros de microrganismos que utilizam NO_3^- , em lugar do O_2 , como receptor de elétrons, sendo a maioria formada de facultativos, isto é, são também capazes de utilizar O_2 como receptor de elétrons (2). A energia obtida utilizando-se o NO_3^- como receptor de elétrons é cerca de 10% inferior a que se obteria usando-se oxigênio. No entanto, o processo representa uma alternativa que pode permitir a sobrevivência do microrganismo, quando o ambiente

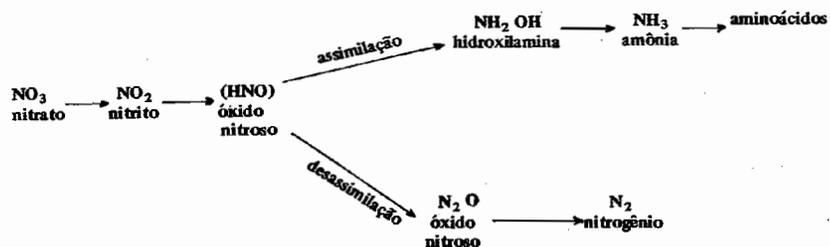


Figura 2. Redução assimilatória e dissimilatória do nitrato.

se torna temporariamente anaeróbio, como é o caso de solos onde substâncias orgânicas facilmente oxidáveis (vinhaça, por exemplo) foram incorporadas (19). O intenso metabolismo que se segue à aplicação da vinhaça reduz a disponibilidade de oxigênio, criando sítios anaeróbios no solo que podem promover perdas de nitrogênio pelo processo de desnitrificação.

O sulfato também pode ser usado como receptor de elétrons por algumas bactérias (4). Durante o processo de redução dos sulfatos é formado H_2S . Entretanto, somente um pequeno grupo de microrganismos anaeróbios obrigatórios pertencentes a sete gêneros - *Desulfovibrio*, *Desulfotomaculum*, *Desulfobacter*, *Desulfolobus*, *Desulfococcus*, *Desulfonema* e *Desulfosarcina* - é capaz de usar este receptor de elétrons. Destes gêneros, os primeiros são quimiorganotróficos (*Desulfovibrio* pode também crescer mixotroficamente), enquanto que os dois últimos são quimiolitotróficos, capazes de crescer com H_2 , CO_2 e sulfato (20). Estes organismos têm considerável importância ecológica e econômica. São encontrados em ambientes encharcados onde a conversão do sulfato em gás sulfídrico causa mortandade de peixes e outros animais e também são responsáveis pela corrosão de tubulações metálicas (ferro e aço), que necessitam proteção superficial especial. Dentre as atividades benéficas destas bactérias está a formação de depósitos de enxofre (Capítulo 22).

Os microrganismos metanogênicos também desenvolvem respiração anaeróbia, sendo anaeróbios obrigatórios. O processo envolve a redução do CO_2 a metano, mas o mecanismo de conservação de energia difere fundamentalmente do mecanismo da fosforilação oxidativa e é apenas parcialmente entendido (12).

FONTES DE NUTRIENTES PARA OS MICRORGANISMOS

Para viver, os microrganismos não dependem só da energia e do carbono. O material celular é constituído de inúmeros elementos que devem estar

disponíveis no meio ambiente, de modo a permitir o desenvolvimento e a multiplicação dos microrganismos (14).

NITROGÊNIO

Este elemento é necessário em quantidades relativamente grandes, por fazer parte da estrutura dos aminoácidos, proteínas, nucleotídeos, ácidos nucléicos e algumas vitaminas.

O nitrogênio é assimilado preferencialmente na forma de amônio, por ser esta a forma em que é incorporado nos compostos orgânicos. No entanto, fungos, algas e algumas bactérias também são capazes de utilizar o NO_3^- , após reduzi-lo a amônia. Certas bactérias, cianobactérias e actinomicetos são diazotróficos, isto é, podem usar diretamente o nitrogênio atmosférico através do processo de fixação biológica do nitrogênio (discutida no capítulo 10).

Formas orgânicas de nitrogênio também podem ser usadas como fonte de nitrogênio por microrganismos capazes de decompor as moléculas orgânicas e liberar o íon amônio que é então reincorporado nos compostos orgânicos celulares.

FÓSFORO E ENXOFRE

O fósforo está presente nos microrganismos sob a forma de nucleotídeos, ácidos nucléicos e fosfossacarídeos. Os microrganismos podem obter o fósforo do solo através da acidificação do meio em que vivem ou através da ação de fosfatases que rendem o fosfato solúvel para ser assimilado (Capítulo 18).

O enxofre faz parte da estrutura dos aminoácidos, cistina, cisteína e metionina, bem como das vitaminas, biotina e tiamina (Capítulo 22). O enxofre é absorvido na forma de sulfatos que são reduzidos a grupos sulfidrila, nas células (1, 14).

OUTROS ELEMENTOS MINERAIS

Diversos elementos são necessários aos microrganismos, relacionados principalmente ao funcionamento das várias enzimas. Os macronutrientes potássio, magnésio e cálcio são necessários em concentrações de 10^{-3} a 10^{-4} M, enquanto que os micronutrientes, são necessários em concentrações de 10^{-6} a 10^{-8} M, o que torna tecnicamente impossível demonstrar deficiência de micronutrientes em microrganismos. Apesar disso, algumas espécies sensíveis a concentrações de certos micronutrientes têm sido usadas em testes biológicos, como por exemplo,

o *Azotobacter paspali* que necessita de molibdênio para produção da enzima nitrogenase, a qual permite o crescimento diazotrófico do microrganismo. Deste modo, em meio sem nitrogênio e molibdênio, adicionado, porém, de amostras de solo, o crescimento de *Azotobacter* é proporcional à quantidade de Mo presente na amostra de solo (9; Capítulo 23).

FATORES DE CRESCIMENTO

Como já foi mencionado anteriormente, muitos microrganismos ditos litotróficos requerem certos compostos orgânicos específicos por serem incapazes de sintetizá-los. Este grupo de litotróficos é chamado auxotrófico. Os compostos orgânicos que requerem são em geral fatores de crescimento como vitaminas e aminoácidos.

ABSORÇÃO DOS NUTRIENTES DO MEIO AMBIENTE

Os nutrientes necessários e diversas funções celulares (fontes de energia, receptores de elétrons e material para as sínteses celulares) devem ser absorvidos do meio ambiente, ou seja, devem penetrar nas células dos microrganismos. Para compostos de pequeno peso molecular, a absorção é relativamente simples e se dá seletivamente através da membrana citoplasmática que tem a propriedade de ser semi-permeável (4). A absorção de nutrientes através da membrana pode se dar por simples difusão. Neste caso, a taxa de transporte é proporcional ao gradiente de concentração, ao tamanho das moléculas e a sua solubilidade nos lipídios da membrana. Entretanto, poucos nutrientes podem ser absorvidos desta maneira. Os nutrientes de maior peso molecular e baixa solubilidade necessitam de uma *difusão facilitada*, processo que envolve um sistema transportador. Estes dois processos de difusão são processos de *transporte passivo*, pois a energia necessária para o transporte se deriva da agitação térmica das próprias moléculas do nutriente (13).

Há, entretanto, nutrientes que requerem um transporte ativo para serem absorvidos pelas células. Neste caso, energia na forma de ATP é consumida no processo de absorção. A maior parte dos íons inorgânicos, monossacarídeos e aminoácidos são absorvidos por transporte ativo que é altamente seletivo, devido a mediação de enzimas específicas para cada substância e conhecidas como *permeases* (13).

Os nutrientes utilizados como fonte de energia para a população quimiorganotrófica incluem muitas vezes compostos de alto peso molecular tais como celulose, amido, proteínas, hemiceluloses, quitina, entre outros. As células

dos microrganismos são impermeáveis a estas moléculas complexas que necessitam ser digeridas extracelularmente para então serem absorvidas. A digestão extracelular de substâncias complexas é mediada por enzimas excretadas pelas células e denominadas *exoenzimas*, as quais são, na grande maioria, hidrolases, ou seja, hidrolizam os compostos de alto peso molecular em suas subunidades. Deste modo, o amido e a celulose são convertidos a glicose, e as proteínas em aminoácidos (22). As exoenzimas podem ser adsorvidas pelos minerais da argila, permanecendo viáveis, mesmo após a morte do microrganismo que as produziu.

Entre os microrganismos que compõem a microbiota, além da absorção, também é comum a obtenção de nutrientes pelo processo de *ingestão* ou *fagocitose*. Neste processo, partículas sólidas, tais como, bactérias inteiras, são transportadas para o interior das células, graças a invaginações da membrana e formações de pequenas vesículas que promovem a digestão do material ingerido. O processo possivelmente requer energia, não tendo, porém, natureza seletiva.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Para sobreviverem no solo, que é um ambiente em constante modificação, os microrganismos se adaptaram para utilizar as mais diversas fontes de energia (luz, oxidação de compostos inorgânicos e dissimilação de quase todas as substâncias orgânicas concebíveis) e sob as mais diversas condições ambientes (por exemplo, condições variáveis de concentração de oxigênio, temperatura, etc.). A adaptação para a vida no solo, faz, inclusive, com que ocorram, com certa frequência, espécies de microrganismos com extraordinária *plasticidade nutricional* e que podem mudar seu conjunto de enzimas, para assim, sobreviverem nas mais diversas condições, explorando situações (aeróbias ou anaeróbias, litotróficas ou organotróficas), ou mesmo diferentes fontes de carbono e nitrogênio.

LITERATURA CITADA

1. BROCK, T.D. Biology of microorganisms. 3.ed., New Jersey, Prentice Hall, 1979.
2. CAMPBELL, N.E.R. & LEES, H. The nitrogen cycle. In: Mc LAREN, A.D. & PETERSON, G.H., eds. Soil biochemistry. New York, Marcel Dekker, 1967, p.194-215.
3. CHENIAE, G.M. Photosystem II and O₂ evolution. Ann. Rev. Plant Physiol., Palo Alto, 21:467-498, 1970.
4. DAWES, E.A. Microbial energetics. Glasgow. Blackie & Son, 1986. 187p.
5. DECKER, JUNGERMANN, K. & THAUER, R.K. Energy production in anaerobic organisms. ANGEW. CHEM. INTERN. ed. 9:138-158. 1970.

6. DELWICHE, C.C. Energy relationships in soil biochemistry. In: McLAREN, A.D. & PETERSON, G.H. eds., Soil biochemistry. New York, Marcel Dekker, 1967. p.173-193.
7. DELWICHE, C.C. Denitrification, nitrification, and atmospheric nitrous oxide. New York, John Wiley & Sons, 1981, 286p.
8. DOELLE, H.W. Bacterial metabolism. 2.ed. New York, Academic Press, 1975.
9. FRANCO, A.A.; PERES, J.R.R. & NERY, M. The use of *Azotobacter paspali* N₂-ase (C₂H₂ reduction activity) to measure molybdenum deficiency in soils. Pl. Soil, Hague, 50:1-11, 1979.
10. GEST, H. Energy conversion and generation of reducing power in bacterial photosynthesis. Adv. Microb. Physiol., New York, 7:243-282, 1972.
11. GOTTSCHALK, G. Bacterial metabolism. New York, Springer-Verlag, 1979. 281p.
12. HAMILTON, W.A. Energy sources for microbial growth: An overview. In: CODD, G.A., ed. Aspects of microbial metabolism and ecology. London, Academic Press, p.35-57.
13. HAROLD, F.M. Conservation and transformation of energy by bacterial membranes. Bacteriol. Rev., Baltimore, 36:172-230, 1972.
14. HUTNER, S.H. Inorganic nutrition. Annu. Rev. Microbiol., Palo Alto, 26:313-346, 1972.
15. KELLY, D.P. Autotrophy: concepts of lithotrophic bacteria and their organic metabolism. Annu. Rev. Microbiol., Palo Alto, 25:177-210, 1971.
16. LEES, H.; KWOK, S.C. & SUZUKI, I. The thermodynamics of iron oxidation by the ferrobacilli. Can. J. Microbiol., Ottawa, 15:43-46, 1969.
17. LEHNINGER, A.L. Biochemistry 2.ed., New York, Worth Publishers., 1975. 770p.
18. MOAT, A.G. Microbial physiology. New York, John Wiley & Sons, 1979. 600p.
19. NEVES, M.C.P.; LIMA, I.T. & D'OBREINER, J. Efeito da vinhaça sobre a microflora do solo. R. bras. Ci. Solo, Campinas, 7:131-136, 1983.
20. POSTGATE, J.R. The sulphate-reducing bacteria. 2.ed. Cambridge, Cambridge University Press, 1984. 208p.
21. RITTENBERG, S.C. The roles of exogenous organic matter in the physiology of chemolithotrophic bacteria. Adv. Microb. Physiol., New York, 3:159-196, 1969.
22. SKUJINS, J.J. Enzymes in soil. In: McLAREN, A.D. & PETERSON, G.H. eds. Soil biochemistry. New York, Marcel Decker, 1967. p.371-414.
23. STAINER, R.Y.; ADELBERG, E.A. & INGRAHAM, J.L. General microbiology. 4.ed., London, MacMillan, 1977.

24. THAUER, R.K.; JUNGERMANN, K. & DECKER, K. Energy conservation in chemotrophic anaerobic bacteria. Bacteriol. Rev., Baltimore, 41:100-180, 1977.
25. TRUPER, H.G. Photolithotrophic sulfur oxidations. In: BOTHE, H. & TREBST, A. eds. Biology of inorganic nitrogen and sulfur. Berlin. Springer-Verlag, 1981. p.199-211. (Proceedings in Life Sciences)
26. WITTENBURY, R. & KELLY, D.P. Autotrophy: A conceptual phoenix. In: HADDOCK, B.A. & HAMILTON, W.A. eds. Microbiol. Energetics. Cambridge, Cambridge University Press, 1977, p.121-149.

EFEITO DE FATORES DO SOLO

Siu Mui Tsai⁽¹⁾ Amalia V.L. Baraibar⁽²⁾ & Vera L.M. Romani⁽³⁾

EFEITOS DE FATORES FÍSICOS E QUÍMICOS SOBRE OS MICRORGANISMOS DO SOLO UMIDADE E AERAÇÃO

A umidade é um dos fatores mais determinantes, regulando a atividade microbiana de várias maneiras: a) como componente do protoplasma celular, sendo por isso um elemento indispensável; b) modificando as trocas gasosas e c) dissolvendo e transportando diferentes nutrientes (1).

O teor de umidade é conhecido em % ou pF (logaritmo da altura da coluna de água em cm, que representa a pressão). Por exemplo, a umidade equivalente, que é ótima para os seres vivos do solo, tem pF de -2,7, podendo esta umidade ser para solos diferentes, equivalente a 20%; 25%, etc. (10).

Contrariamente ao que se pensa, as condições ótimas de desenvolvimento de um microrganismo nem sempre correspondem à umidade ótima detectada a partir de um solo esterilizado e inoculado com o mesmo microrganismo, indicando que vários fatores interagem para fornecer a umidade adequada, sendo que extremos de umidade podem ser prejudiciais à atividade microbiana (5).

A atividade respiratória de um solo, que é medida pela liberação de CO₂, indica a biomassa microbiana desse solo e apresenta um pico máximo

⁽¹⁾ Seção de Microbiologia do Solo, CENA/USP, Caixa Postal 96, CEP 13400 Piracicaba, SP.

⁽²⁾ Laboratório de Microbiologia y Control de Inoculantes, PLAN Agropecuario, MAP, Boulevard Artigas 3802, Montevideo, Uruguay.

⁽³⁾ Seção de Microbiologia do Solo, CENA/USP, Caixa Postal 96, CEP 13400 Piracicaba, SP.

numa faixa média de umidade entre 1/100 a 4 bars, ou valores de pF entre 3,0 e 1,0. A umidade ótima para as diferentes atividades metabólicas varia entre os tipos de solo, teor de argila, grupos de microrganismos, vegetação, etc.

Parte da água de um solo é livre ou gravitacional (Figura 1) e se localiza nos poros grandes, influenciando sobremaneira na aeração; parte é retida, adsorvida às partículas, sendo disponível apenas parcialmente para utilização pelos microrganismos.

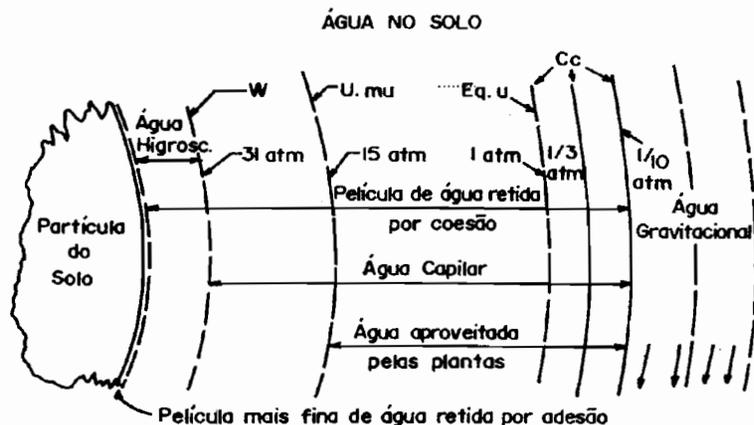


Figura 1. Representação esquemática do espaçamento progressivo da película de água e do declínio correspondente da tensão com que essa água é retida por uma partícula de solo em um macroporo. São representadas, também, a posição da água de adesão, de coesão, higroscópica, capilar, gravitacional e as diversas constantes.

A aeração e a umidade estão inversamente relacionadas, pelo movimento e substituição do ar e da água. A atmosfera do solo difere da atmosfera da superfície, sendo a concentração de CO_2 de 10 a 100 vezes maior na atmosfera do solo, acontecendo, porém, o inverso com o teor de O_2 . Essas diferenças são devidas à respiração dos microrganismos e raízes, que consomem O_2 e eliminam CO_2 . Em geral, o O_2 diminui e o CO_2 aumenta com a profundidade. As alterações na constituição do ar do solo governam o crescimento e atividade da microbiota, pois CO_2 e O_2 são necessários ao crescimento. Um solo bem arejado, do ponto de vista microbiológico, é aquele em que a atividade de oxigenação é máxima. Contudo, é pouco provável que um solo torne-se suficientemente aerado a ponto de satisfazer toda biota, devido à dificuldade de movimentação gasosa nos pequenos poros, baixa difusão de O_2 em meio líquido e microambientes em que os

microrganismos estão situados. Daí, um solo suficientemente aerado para o crescimento vegetal não tem, necessariamente, um ótimo teor de O_2 para a microbiota (4).

Pouca aeração, por outro lado, é consequência de má drenagem e encharcamento. Tendo os poros pequenos maior capacidade de retenção de água que os grandes, os solos pesados são mais sujeitos à má drenagem, havendo mau suprimento de O_2 , redução da velocidade de muitas transformações e inibição completa de alguns processos. Nesse ambiente, novos processos aparecem, alguns prejudiciais ao desenvolvimento das plantas, como, por exemplo, a liberação de H_2 ou CH_4 , o aparecimento de inibidores orgânicos e acúmulos de íons sulfetos de ferro e manganês (3).

A água do solo contém sais inorgânicos em alta diluição, exceto em zonas áridas, onde podem ocorrer maiores concentrações. Uma concentração adequada de nutrientes é importante para os organismos podendo, através da lixiviação, tornarem-se escassos o nitrogênio, potássio, magnésio, enxofre e cálcio, havendo no entanto, pouco efeito sobre o fósforo e a matéria orgânica. A marcha e a amplitude dessas perdas são reguladas pela precipitação, cobertura vegetal e textura do solo (12).

Num solo hidromórfico, de um modo geral, ocorre um desaparecimento da microbiota composta por fungos e actinomicetos. As cianofícias e bactérias anaeróbias se beneficiam desse ambiente.

A umidade condiciona a atividade celulolítica. Valores de umidade menores que 50 ou 60%, numa alternância de umidade e dessecação, favorecem as formas filamentosas; valores mais altos dão vantagens aos organismos unicelulares. Com uma umidade de 20% ainda aparecem os actinomicetos, com 60%, aparecem espécies unicamente celulolíticas e com 70% aparecem os fungos. Para a atividade lignolítica, de responsabilidade principalmente fúngica, as umidades requeridas são altas (70%) para os agentes de podridão branca.

O pF ótimo para nitrificação se situa entre 1,0 e 2,0, o que indica que esse processo é afetado por fortes umidades que reduzem as trocas gasosas. Existe concordância em aceitar que valores de pF de 1,7 (tensões de 0,05 bars) reduzem sensivelmente a nitrificação.

A amonificação parece ser tolerante no plano da umidade, podendo existir atividade até valores de pF da ordem de 5,4 a 5,6, considerados elevados.

Quanto à mineralização das formas orgânicas dos elementos do solo, esta ocorre preferencialmente com valores de umidade próximas a 0,33 bars, sendo a oxidação favorecida por tensões de 0,03 a 0,06 bars, enquanto que a redução ocorre em condições contrárias, com menor teor de O_2 .

A solubilização de fosfatos se beneficia em condições hidromórficas porque aumentam os teores de ácidos orgânicos, aumentando também a solubili-

zação de fosfatos férricos por resíduos vegetais que são decompostos em anaerobiose. A mineralização do fósforo orgânico é fortemente estimulada pela anaerobiose para alguns tipos de solos, sendo favorecida pela alternância de seca e umidade.

Quando os teores de O_2 no solo são inferiores a 4% e 8%, há indução de processos anaeróbios, principalmente em microssítios onde a difusão gasosa é lenta. Estes valores variam em função do tipo de solo. Teores médios de O_2 favorecem processos como a fixação biológica de nitrogênio, a humificação microaerófila e a imobilização de nitrogênio. Baixas tensões de O_2 , assim como as tensões muito altas (1), diminuem a produção de nitratos.

TEMPERATURA

A temperatura do solo é função da relação entre a quantidade de energia calorífica absorvida e perdida, sendo que o primeiro fator depende da cobertura vegetal, tipo de solo, umidade, etc. A temperatura do solo sofre variações diárias e sazonais, com marcada influência nos horizontes superficiais, portanto, nas regiões de maior atividade microbiana. Desta maneira, várias pesquisas têm demonstrado a existência de uma estreita correlação entre atividade biológica medida pela respiração ou liberação de CO_2 e a temperatura do solo medida "in situ".

O estudo dos efeitos da temperatura na microbiota telúrica deve ser abordado em dois aspectos fundamentais: um referindo-se a temperaturas ótimas, mínimas e máximas, determinando a atividade bioquímica e a taxa de crescimento; o outro referindo-se a temperaturas letais.

Cada espécie microbiana é caracterizada por uma faixa de temperatura ótima de crescimento que permite definir quatro tipos de microrganismos: 1) *Mesófilos*: com temperaturas ótimas entre $25^{\circ}C$ e $40^{\circ}C$, com limites mínimos e máximos de $15^{\circ}C$ e $42^{\circ}C$, respectivamente. A este grupo pertence a maioria das bactérias, actinomicetos e fungos que vivem no solo. Para estes últimos, a temperatura de crescimento é da ordem de $26^{\circ}C$ e a de esporulação é superior a $30^{\circ}C$. As algas, sendo muito sensíveis às variações de temperatura, variam suas exigências de uma espécie para outra; 2) *Psicrófilos*: onde a temperatura ótima de crescimento é inferior a $20^{\circ}C$, portanto com aptidão de se desenvolver a baixas temperaturas. A máxima não supera temperatura acima de $35^{\circ}C$. Pertencem a este grupo os bastonetes gram-negativos; 3) *Termófilos*: apresentando a taxa de crescimento máximo a $45^{\circ}C$, sendo a mínima da ordem de $35^{\circ}C$ a $40^{\circ}C$. Não são muito abundantes nos solos, dependendo do teor de matéria orgânica. Pertencem a este grupo, os microrganismos que crescem em pilhas de compostagem e; 4) *Termófilos facultativos*: desenvolvem-se bem numa ampla faixa de temperatura, variando desde $28^{\circ}C$ até $56^{\circ}C$ (5).

Quanto aos processos de atividade biológica, a celulólise ocorre em larga amplitude de temperatura, desde $5^{\circ}C$ até $65^{\circ}C$. Nesta última situação se enquadra a atividade anaeróbica de bactérias e alguns actinomicetos e fungos.

A lignólise é um processo predominantemente mesofílico, com a temperatura ótima raramente ultrapassando $30^{\circ}C$. Os agentes da podridão branca preferem temperaturas mais elevadas, com um ótimo nível acima de $35^{\circ}C$, porém, são muito resistentes a baixas temperaturas ($-20^{\circ}C$) e até estimulados pela ação do frio em curtos períodos. Populações termófilas crescendo entre $57^{\circ}C$ e $60^{\circ}C$ seriam as responsáveis pela pequena distribuição da lignina (11%) em poucos meses.

A nitrificação é estimulada por uma elevação conveniente de temperatura, sendo porém, capaz de ocorrer tanto em baixas como em altas temperaturas, embora não existam nitrificadores termófilos. A temperatura de atividade mínima é menor para *Nitrosomonas* do que para *Nitrobacter*, sendo que esta última fica inativa em extremos menores que $5^{\circ}C$ e maiores que $40^{\circ}C$.

Para a desnitrificação, a temperatura ótima é muito elevada, situando-se entre $60^{\circ}C$ e $65^{\circ}C$. Em temperaturas baixas produz-se mais N_2O , enquanto que as altas temperaturas favorecem a redução de N_2O a N_2 .

O efeito da temperatura no rizóbio varia em função da espécie e do sistema fixador, sendo muito complexo em, provavelmente, todos os estádios desde a infecção da bactéria na raiz da planta até o funcionamento dos nódulos.

Os microrganismos envolvidos no ciclo do fósforo, responsáveis pela mineralização do P orgânico, são favorecidos pelas temperaturas altas ($40^{\circ}C$ até $50^{\circ}C$) tanto para regiões tropicais como temperadas. A solubilização de fosfatos naturais não apresenta exigências de temperatura, provavelmente devido ao grande número de espécies microbianas implicadas nesse processo (2).

A mineralização de enxofre orgânico é favorecida por temperaturas que aumentam progressivamente até $35^{\circ}C$, sendo discreta à temperatura inferior a $10^{\circ}C$. A oxidação do S no solo, porém, é muito sensível à baixa temperatura: a $4^{\circ}C$ é quase insignificante enquanto que a $23^{\circ}C$ é muito ativa (16).

pH

O Brasil possui grande parte de sua área representada por solos ácidos, 9 que apresentam geralmente concentrações inadequadas de certos nutrientes ou elementos, resultando em problemas nutricionais para as plantas. O principal efeito da acidez do solo está na concentração de íons hidrogênio, na deficiência de cálcio, fósforo e molibdênio e quantidades excessivas de alumínio e manganês (10).

A inibição do crescimento microbiano em valores de pH considerados desfavoráveis, resulta não só do efeito direto da elevada concentração de H^+ ou OH^- , mas também da influência indireta do pH na penetração nas células microbianas de compostos tóxicos presentes no meio.

A ação do pH sobre os organismos do solo depende de sua tolerância a esse fator. Distinguem-se quatro categorias de organismos segundo Dommergues e Mangenot (5): 1) *Indiferentes*: crescem numa faixa ampla de valores de pH. É o caso de numerosas bactérias que apresentam crescimento satisfatório entre valores de pH 6,0 a 9,0. Para os fungos os valores variam entre pH 2,0 a 8,0; 2) *Neutrófilos*: preferem pH próximo à neutralidade até ligeiramente alcalino. Numerosos actinomicetos não apresentam crescimento em valores de pH inferiores a 5,5. As cianobactérias e diatomáceas preferem ambientes neutros ou um pouco alcalinos, sendo que, com valores de pH menores que 6,0, a atividade tende a desaparecer; 3) *Acidófilos*: são os que preferem ambientes francamente ácidos; 4) *Basófilos*: não suportam valores de pH inferiores a 8,0.

Quanto às atividades bioquímicas de importância no solo, vinculadas aos ciclos de transformação dos elementos, observa-se que a celulólise é mais ativa em solos alcalinos, sendo que o pH do solo exerce uma profunda influência na composição da microbiota celulolítica. As bactérias aeróbias são mais tolerantes à acidez, sendo sua distribuição no solo mais ampla que a das bactérias aeróbias. As micobactérias são as mais sensíveis à acidez e os actinomicetos celulolíticos aparecem nos valores de pH entre 4,6 e 9,5. Os basidiomicetos degradadores do complexo lignocelulósico são, em geral, acidófilos e outros mais ou menos indiferentes. Já a lignólise se desenvolve em condições de pH baixo por ser de responsabilidade eminentemente fúngica.

Nas transformações bioquímicas do nitrogênio no solo, a nitrificação é considerada exigente em valores de pH próximos à neutralidade. Este fato pode explicar o efeito espetacular da calagem, existindo, porém, situações em que espécies nitrificadoras são tolerantes a valores de pH mais baixos, até pH 4,0. A amonificação é muito menos sensível a mudanças do pH, o que se explica pela heterogeneidade dos tipos microbianos que compõem este grupo fisiológico. A tolerância à acidez é responsável pelo acúmulo de nitrogênio amoniacal (NH_4^+) em solos ácidos onde não ocorre nitrificação. Porém, em solos ácidos, a mineralização do nitrogênio orgânico é mais lenta, porque a microbiota responsável nestas condições está restrita a escassos grupos.

A desnitrificação é favorecida por condições neutrófilas, sendo seu valor ótimo de pH entre 7,0 e 8,6. Existem registros de tolerância à acidez desde 5,0 até um máximo de pH 10,5. Em valores de pH 7,0, o N_2O é pouco abundante, porque é facilmente reduzido a N_2 , fato que não ocorre em valores menores que 6,0, onde a redução de N_2O é fortemente inibida (1).

A microbiota solubilizadora de fósforo é indiferente às mudanças do pH, enquanto que os processos de mineralização se apresentam como mais sensíveis à acidez do solo do que a mineralização do nitrogênio e do carbono da matéria orgânica. Uma elevação do pH do solo induz a uma aceleração do processo oxidativo, sendo que os valores mais favoráveis estão compreendidos entre 6,0 e 7,0 (2).

A oxidação biológica do enxofre tanto como do manganês é favorecida pela neutralidade, observando-se resposta à calagem, quando os valores de pH aumentam de 5,0 até 7,5. Ressalta-se que o *Thiobacillus thiooxidans* tolera valores de pH 1,5 a 2,0. Os processos redutores podem ocorrer em uma larga faixa de pH, indo desde 5,0 até 9,0 e, de um modo geral, outros fatores do solo são mais determinantes que o pH para a sua ocorrência (5).

SALINIDADE E PRESSÃO OSMÓTICA

Quando certos elementos minerais atingem um teor anormalmente elevado no solo, eles inibem parcial ou totalmente a microbiota telúrica (7).

O excesso de sais solúveis afeta milhões de km^2 de terras potencialmente úteis no mundo, e o potencial agrícola dessas terras geralmente não é limitado pela falta de radiação solar ou temperatura, podendo, se bem manejadas, tornarem-se produtivas (13).

As medidas de salinidade do solo são comumente feitas determinando-se a condutividade elétrica (EC) em S/m ou a pressão osmótica equivalente em bars na solução de saturação do solo.

Os solos salinos são classificados em dois grandes grupos: 1) Solos salinos (15% Na, teor em sais 0,4 S/m e pH 8,5); 2) Solos sódicos (15% Na, teor em sais 0,4 S/m e pH entre 8,5 e 10,0) (4).

A complexidade do efeito da salinidade do solo sobre os organismos é tal, que se torna difícil tirar conclusões a partir dos escassos trabalhos publicados nesta área.

De um modo geral, estes solos constituem um meio desfavorável para a maioria dos organismos telúricos em razão da presença dos íons tóxicos, do pH muito elevado, da estrutura compacta e da tensão osmótica muitas vezes elevada.

Os organismos mais sensíveis são os fungos, com exceção dos gêneros *Penicillium* e *Aspergillus* que resistem a teores elevados de NaCl de até 10 a 20%. As algas apresentam uma sensibilidade muito variável, sendo que altos teores eliminam a maioria das Diatomáceas e provocam pouco efeito nas cianobactérias do gênero *Anabaena*. A adição em meio livre de nitrogênio de 10 meq/l

de NaCl em cultura de *Azolla mexicana* estimula o crescimento com relação ao controle, sem NaCl. Adições de 50 meq/l promoveram diminuição (14%) na produção de matéria seca, reduzindo o N fixado e o teor deste nutriente na *Azolla*. Sais como KCl, MgCl₂, CaCl₂, Na₂SO₄ e MgSO₄ reduzem mais severamente que o NaCl (18).

Nas bactérias, a resistência a altas pressões osmóticas varia consideravelmente de uma espécie para outra e também dentro de uma mesma espécie. *Azotobacter* resiste muito mais à salinidade, inclusive em relação a maioria das plantas cultivadas. Os valores a partir dos quais as bactérias não se multiplicam mais, ou morrem, variam de 2 a 5%, sendo, porém, a capacidade de fixação de N₂ reduzida a valores bem menores que esses limites. A capacidade de fixação de N₂ das estirpes de rizóbio mais tolerantes está limitada a partir de 0.2 a 1.5% (14;15).

A simbiose com *Rhizobium* é afetada de forma deletéria tanto em solos salinos como em solos sódicos, desde a proliferação do rizóbio na rizosfera, à infecção da raiz e ao funcionamento do nódulo. Os estudos dirigidos para estabelecer os efeitos dos sais no crescimento do *Rhizobium* em cultura têm demonstrado que são precisos altos níveis para inibir o crescimento da bactéria em meio de cultura. Comparando-se a sensibilidade da bactéria e da planta, foi demonstrado que as bactérias conseguem sobreviver em níveis salinos inibitórios para o hospedeiro. Não se deve assumir que não existam problemas para a simbiose, uma vez que tem sido constatada diminuição na sobrevivência, sendo a nodulação muito mais sensível às condições de salinidade que o sistema radicular, pelo menos para soja, que demonstrou um grande atraso na nodulação afetando sobremaneira a produção (11).

De todos os processos biológicos, a nitrificação é certamente o mais sensível à influência tóxica da salinidade. Em função do tipo e da natureza dos sais, o limite de toxicidade situa-se ao redor de 0,02% para NaCl; 0,2%, para Na₂CO₃ ou NaHCO₃; e 1%, para Na₂SO₄.

A redução de sulfatos em solos salinos com altos valores de pH é particularmente favorecida, já que esta reação precisa de condições anaeróbicas, além de SO₄²⁻ e matéria orgânica (4).

LUZ

O efeito da luz sobre os microrganismos se exerce diretamente para aqueles presentes na superfície do solo, ou indiretamente, através das plantas, para aqueles que habitam as camadas mais profundas do solo, na região de influência rizosférica ou em simbiose com os as raízes (ver capítulo 4). Estes últimos dependem diretamente dos produtos fotossintetizados que a planta destina à raiz, seja diretamente ou como exsudatos.

As algas, as cianobactérias e as bactérias fotossintetizadoras precisam de luz e CO₂ para se desenvolverem normalmente. A exigência de CO₂ pode ser satisfeita sem dificuldades, porém a luz só é disponível na superfície do solo. Este fato restringe o crescimento desses microrganismos verticalmente até os primeiros 10 ou 15 mm de profundidade de solo (onde os raios de luz ainda podem penetrar), quando vivendo em condições fotolitotróficas.

Para as cianofíceas, a luz é indispensável também para a fixação de N₂. Existem algumas evidências de que, na presença de açúcares, as cianobactérias se desenvolvem no escuro por pouco tempo, porém, nessas condições, elas não fixam N₂.

EFEITO DOS MICRORGANISMOS NAS PROPRIEDADES FÍSICAS E QUÍMICAS DO SOLO

A atividade que os microrganismos desempenham nos solos está intimamente relacionada com a própria formação dos solos, sua fertilidade, estrutura e condições de sanidade, através dos processos de redução, oxidação, produção de enzimas e liberação de produtos metabólicos que provocam modificações importantes nas propriedades do solo, tais como o pH, estrutura, temperatura, etc.

MODIFICAÇÕES DO pH

a) Acidificação

Existem processos microbiológicos que são acidificantes como a nitrificação, sulfoxidação e, de menor importância, a produção de ácido carbônico resultante da reação do CO₂, liberado pela respiração, com a água.

O poder tampão do solo, a intensidade de reação de nitrificação e a natureza e a quantidade de substrato amoniacal, são fatores que condicionam a alteração do pH pelo processo de nitrificação. De um modo geral, as alterações se dão a níveis de microssítios, sem serem percebidas nas determinações de pH do solo como um todo (17).

A sulfoxidação libera H₂SO₄ e depende do teor de enxofre reduzido presente no solo, além da produção de H₂CO₃ pela reação do CO₂ com a água. A figura 2 mostra a acidificação resultante da sulfoxidação em um solo alcalino enriquecido com S elemental. Outros microrganismos, principalmente leveduras do gênero *Lipomyces* e várias espécies de *Clostridium*, produzem grandes quantidades de ácidos orgânicos tais como fórmico, acético, butírico, láctico, oxálico e succínico em condições anaeróbicas. Estes ácidos, além de serem agentes acidificantes a nível de rizosfera são muito importantes na solubilização de fosfatos e como agentes complexantes de íons metálicos.

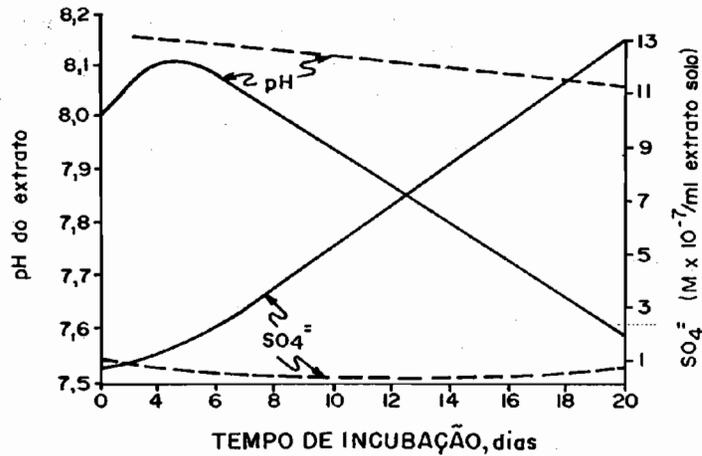


Figura 2. Acidificação resultante da sulfoxidação em um solo alcalino enriquecido com S elementar. As curvas pontilhadas correspondem à testemunha não enriquecida de S.

b) Alcalinização

A alcalinização de origem microbiana ocorre como resultado da incorporação no solo, de compostos nitrogenados orgânicos de baixa C/N como é o caso de uréia, cianamida cálcica, farinha de alfafa, etc. O aumento de pH ocorre devido à acumulação de NH_3 no solo e é mantido em função da quantidade de produto incorporado. Dependendo de que a microbiota nitrificante seja ou não inibida pelo pH elevado e da presença excessiva de NH_3^{3+} , a elevação ocorrida permanecerá por mais tempo. A figura 3 ilustra o fenômeno de alteração de pH de acordo com a adição dos diferentes compostos nitrogenados.

MODIFICAÇÕES NA ATMOSFERA DO SOLO

A atmosfera do solo apresenta variações na sua composição, quando comparada com a atmosfera livre. A intensificação das atividades microbianas, como produto da incorporação de adubos verdes, restos vegetais, etc., promove incrementos na concentração de CO_2 que pode atingir até 30% em volume. Paralelamente, há um consumo de O_2 disponível que, nas situações mais drásticas, conduz à ocorrência de anaerobiose, a qual pode ser agravada, quando acompanhada por outros fatores, como alta umidade e compactação (10).

Junto à produção de CO_2 , há aumento de N_2 , N_2O , H_2 , CH_4 e H_2S dos processos anaeróbicos resultantes, sendo que este último é tóxico quando fica livre (1).

Tanto em microssítios, como a nível de rizosfera, essas reações induzem modificações importantes que limitam o desenvolvimento de outros microrganismos mais exigentes em condições aeróbicas. Este aspecto tem sido considerado de relevância para o caso de *Rhizobium* quando introduzido com leguminosas forrageiras perenes ou anuais para pastagens. Nestas condições, a bactéria precisa de aerobiose para sobreviver e persistir nas sucessivas estações de crescimento.

ALTERAÇÕES NA TEMPERATURA DO SOLO

Muitas das reações bioquímicas de responsabilidade microbiana são em parte, exotérmicas, produzindo calor que pode promover elevação da temperatura local. Esta modificação está em função direta da quantidade de substrato disponível para essas reações exotérmicas.

Essas reações normalmente não modificam sensivelmente a temperatura do solo, porém, em alguns habitats ou microssítios privilegiados, como são a rizosfera ou sítios de acúmulo de substratos metabolizáveis, o calor produzido pelas reações pode ter relevância na difusão dos gases, do vapor d'água e até beneficiando outros processos relacionados.

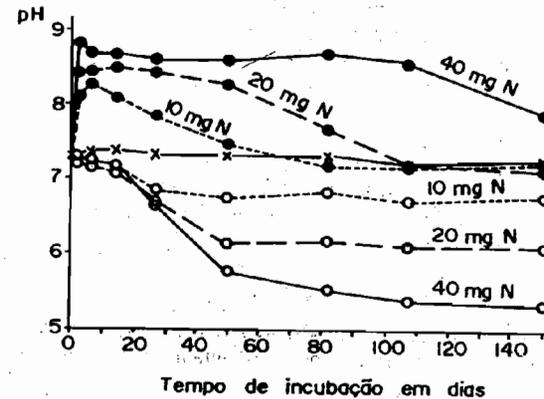


Figura 3. Aplicações de sulfato de amônio (O) e cianamida cálcica (●) induzem à acidificação e alcalinização do solo, respectivamente. Cada dose é expressa em mg de N por 100g de solo.

Na situação particular da compostagem, a elevação da temperatura ou termogênese microbiana é a expressão máxima das reações exotérmicas desenvolvidas por microrganismos predominantemente termófilos. As temperaturas atingidas superam os 50^o C, eliminando todo tipo de microrganismo mesofílico (5).

MODIFICAÇÕES NA ESTRUTURA DO SOLO

Devido ao tamanho semelhante dos microrganismos, principalmente das células bacterianas com as partículas de argila (mais ou menos 2 μ m), existe a possibilidade de existência de adesão ou ligação das partículas de argila às células microbianas. A natureza dessa adesão é principalmente química e mediada por substâncias cimentantes do tipo das gomas ou mucilagens (8). A figura 4 ilustra a distribuição dos microrganismos entre os microssítios e partículas do solo.

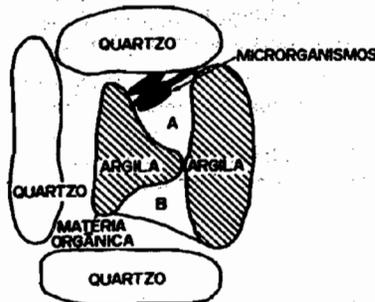


Figura 4. Modelo de agregado de solo com a presença de microrganismos (8).

A taxa de adesão dos microrganismos do solo às partículas minerais é, às vezes, considerável, podendo atingir até 90% da população. Isso dependerá da natureza do microrganismo sendo as bactérias gram-positivas mais facilmente adsorvidas, e da granulometria das argilas, onde a montmorilonita é mais eficiente que a caulinita. O diâmetro das partículas influi na adesão, de modo que, quanto menor o diâmetro, maior a adesão.

Os polissacarídeos produzidos por microrganismos também interagem com as partículas de argila, tendo influência na estabilização dos agregados dos solos.

Um solo com ótimo tamanho de agregados promove boas condições para o crescimento das plantas, particularmente para a penetração de raízes e a

emergência de caules jovens. Neste tipo de solo, os poros são adequadamente grandes para permitir rápida penetração de água de chuva, drenagem e retenção moderadas, apresentando, portanto boa umidade e boa aeração. Não há formação de crostas, são resistentes à erosão e são geralmente os mais recomendados para as práticas agrícolas.

A agregação depende não só da natureza e origem da substância cimentante, como também das condições do solo. Por exemplo, no hidromórfico permanente, há maior estabilidade e por mais tempo, porque a degradação microbiana da matéria orgânica é mais lenta. A calagem aumenta não só a estabilidade da estrutura pela maior floculação da argila, como também pelas condições favorecedoras ao desenvolvimento de uma microbiota agregante (9).

A vegetação exerce sobre a estrutura do solo um efeito direto e indireto, cuja importância está em função da sua perenidade e composição florística. O efeito mais marcante estaria numa pastagem permanente, onde a microbiota telúrica adquire características quase totalmente rizosféricas e as condições de agregação se tornam ideais. A rizosfera de gramíneas, principalmente, é mais rica em microrganismos capsulados sintetizadores de gomas. Seu crescimento radicular, aliás de tipo fibroso, favorece a redistribuição dos produtos formados no perfil do solo (6).

A figura 5 ilustra como todas essas variáveis podem interagir e atuar na formação dos agregados do solo.

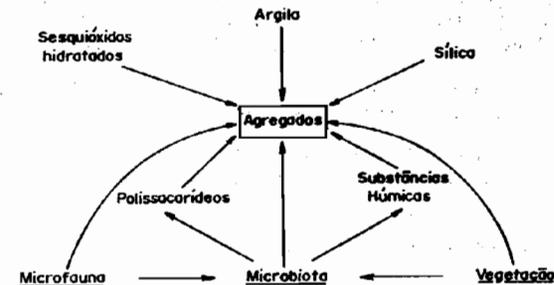


Figura 5. A gênese de agregados do solo e a interação dos agentes biológicos e não biológicos (5).

LITERATURA CITADA

1. ALEXANDER, M. Introduction to Soil Microbiology, 2.ed., New York, John Wiley & Sons, 1977. 467p.

2. ANDERSON, G. Assessing organic phosphorus. In: KWASANCH, F. SAMPLE, E. & KAMPRATH, E.J. eds. The Role of Phosphorus in agriculture, Am. Soc. Agron., 1980. p.411-431.
3. BAVER, L.D.; GARDNER, W.H & GARDNER, W.R. Soil physics, New York, John Wiley & Sons, 1972. 498p.
4. BUCKMAN, H.O. & BRADY, N.C. Natureza e propriedades dos solos. Rio de Janeiro, Livraria Freitas Bastos S.A., 1976. 594p.
5. DOMMERGUES, Y. & MANGENOT, F. Écologie microbienne du sol, Paris, Masson et Cia., 1970. 766p.
6. ESTEY, R.H. Roots, rhizomes and rhizophaga. In: LOHN PERSSON ed., Soil organisms as components of ecosystems. 1976. 614p.
7. FLOWERS, T.J.; TROKE, P.F. & YEO, A.R. The mechanism of salt tolerance in halophytes. Annu. Rev. Pl. Physiol., 28:21-24, 1977.
8. GREENWOOD, D.J. In: GRAY, T. & PARKINSON, D., eds. The Ecology of soil bacteria. Liverpool Univ. Press, 1968. p.138-157.
9. HEPPEL, C.M. Extracellular polysaccharides of soil bacteria. In: WALKER, N., ed. Soil Microbiology. A Critical review. London, Butterworth, 1976. 262:93-111.
10. MONIZ, A.C. Elementos de pedologia. Rio de Janeiro, Livros Técnicos e Científicos, 1975. 459p.
11. PARKER, C.A.; TRINICK, M.R. & CHATEL, D.L. Rhizobia as soil and rhizosphere inhabitants. In: HARDY, R.W.F. & GIBSON, A.H. eds. A Treatise on dinitrogen fixation, New York, John Wiley & Sons, 1977. v.4. p.311-352.
12. PARKINSON, D. Soil microorganisms and plant root. In: BURGESS, A. & RAW, F. eds. Soil biology, London, Academic Press, 1967.
13. SINGLETON, P.W.; EL-SWAIFY, S.A. & BOHLOOL, B.B. Effect of salinity on *rhizobium* growth and survival. Appl. Env. Microbiol., Baltimore, 44:884-890, 1982.
14. SPRENT, J.I. The effects of water stress on nitrogen-fixing root nodules. III. Effects of osmotically applied stress. New Phytol., Oxford, 21:451-460, 1972.
15. SPRENT, J.I. The effects of water stress on nitrogen-fixing root nodules. IV. Effects on whole plants of *Vicia faba* and *Glycine max*. New Phytol., Oxford, 21:603-611, 1972.
16. TABATABAI, M.A. Sulfur in agriculture. Madison, Wisconsin, Am. Soc. of Agronomy Inc., Crop Sci. Soc. of Am., Soil Sci. Soc. of Am. Publisher, 1986. 758p.
17. WALKER, N. Nitrification and nitrifying bacteria. In: WALKER, N. ed. Soil microbiology. A Critical review. London, Butterworths, 1975. 262p.
18. WATANABE, I. & CHOLITKUL, W. Nitrogen fixation in acid sulphate paddy soils. Tropical Agric. Res. Ser., Trinidad, 5:219-226, 1982.

O CICLO DO CARBONO NO SOLO

Carlos C. Cerri⁽¹⁾, Francis Andreux⁽²⁾ & Brigitte P. Eduardo⁽¹⁾

INTRODUÇÃO

O carbono mineral na forma de gás carbônico é fixado através da fotossíntese pelas plantas verdes na forma de carboidratos, lignina, proteínas, lipídeos e outros compostos orgânicos. Com a senescência e morte dos órgãos vegetais aéreos, principalmente folhas e galhos, e a produção racinar, esse carbono orgânico é colocado em contato com o solo. Esses resíduos vegetais, assim como os de origem animal, não se acumulam indefinidamente no solo; com o tempo, todos se decompõem em gás carbônico e água. Se isto não ocorresse, uma fração resistente poderia agora estar cobrindo a superfície da Terra.

Os principais responsáveis por essa decomposição são os microorganismos do solo, cuja massa ou biomassa microbiana está permanentemente em renovação. Em áreas geologicamente estáveis, com superfícies cobertas por longo tempo com um mesmo tipo de vegetação, o solo apresenta uma condição de equilíbrio dinâmico onde as perdas anuais de matéria orgânica são balanceadas pelas entradas anuais. Esse processo é descrito como reciclagem ou "turnover", e para o carbono é definido como o fluxo através do conteúdo total de carbono de uma dada amostra de solo (9). O tempo de reciclagem é portanto a quantidade de carbono no solo ou parte dele, relativo a entrada anual deste elemento no sistema.

CONSTITUINTES ORGÂNICOS DO SOLO

Nos ecossistemas naturais, o carbono orgânico é incorporado ao solo por duas vias principais. A primeira é a via epígea e refere-se aos aportes

⁽¹⁾ CENA/USP, Caixa Postal 96, CEP 13400 Piracicaba, SP.

⁽²⁾ Convênio ORSTOM/CNPq - CENA/USP, Caixa Postal 96, CEP 13400 Piracicaba, SP.