

## A RIZOSFERA

Elke J.B.N. Cardoso<sup>(1)</sup> & Sueli S. Freitas<sup>(2)</sup>

### INTRODUÇÃO

Em 1904, Hiltner (33), um pesquisador alemão, usou pela primeira vez o termo "rizosfera", definindo-o como a região do solo sob influência das raízes. O solo rizosférico tem características bem diferentes das do solo distante das raízes. Assim, num solo em pousio, os microrganismos dependem da incorporação de matéria orgânica como fonte de energia para seu desenvolvimento. Já na rizosfera há maior concentração de nutrientes orgânicos provindos das raízes, que favorecem, e muito, o crescimento de microrganismos (Figura 1); todavia, em solos argilosos essa influência se limita a cerca de 2 mm em torno das raízes (49), podendo ser mais abrangente em solos arenosos ou desérticos. O tamanho da rizosfera também é função da morfologia da raiz.

De maneira geral, o número de microrganismos na rizosfera (R) é muito maior que o de microrganismos no solo não-rizosférico (S) (34; 64), resultando, em outras palavras, que, geralmente, a relação R:S é maior que 1. Como exemplo, pode-se citar o trabalho de Rouatt et al. (58), em que os autores apresentam, para bactérias, fungos e actinomicetos, relações R:S de, respectivamente, 23:1, 12:1 e 7:1.

### NUTRIENTES ORGÂNICOS DA RIZOSFERA

As maiores fontes de carbono e nitrogênio para os microrganismos rizosféricos são, de modo geral, as células que se descamam das raízes e os

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

<sup>(2)</sup> Seção de Microbiologia do Solo - IAC - Campinas/SP.

exsudatos radiculares solúveis (26). Verificou-se que, em cada período de vegetação de milho, chegam ao solo 1.250 m<sup>3</sup> de exsudatos radiculares por hectare (28).

As raízes consistem de um meristema apical que produz células da coifa, na direção do ápice, e células que se tornam o verdadeiro "corpo" da raiz.

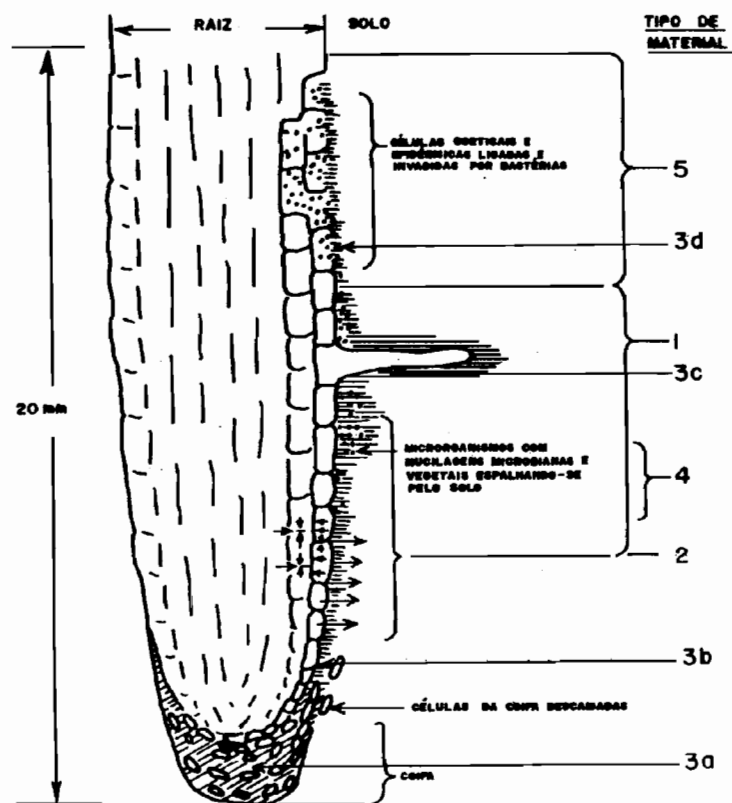


Figura 1. Diagrama de uma raiz mostrando as origens do material orgânico na rizosfera (seg. Rovira et al., 1979 (61): 1) exsudatos; 2) secreções; 3) mucilagens: a) secretadas pelos corpúsculos de Golgi, na coifa; b) hidrolisados de polissacarídeos da parede celular primária entre as células epidérmicas e células da coifa descaamadas; c) secretadas pelas células epidérmicas que ainda têm somente paredes primárias (inclui mucilagem secretada através dos pêlos radiculares); d) mucilagem produzida pela degradação bacteriana da parede externa de células mortas da epiderme; 4) mucigel; 5) lisados. Reimpressão da figura 1, Rovira et al. (61), com permissão da Academic Press.

Estas últimas diferenciar-se-ão em cilindro central, córtex e epiderme. As células da coifa descaam-se continuamente, num processo que é muito importante na manutenção do efeito rizosférico. O cilindro central compreende os elementos vasculares, o periciclo e a endoderme. A endoderme é uma camada compacta de células, com partes suberizadas e/ou lignificadas, constituindo proteção contra alguns fitopatógenos. Fungos micorrízicos não a penetram, restringindo sua colonização à região do córtex (Capítulos 19, 20 e 21).

Os pêlos radiculares, com paredes finas e muito numerosos, cumprem função de absorção de água e nutrientes. Funcionam somente por alguns dias ou semanas e depois são rapidamente colonizados por microrganismos. A penetração de *Rhizobium* normalmente se dá através dos pêlos radiculares (Capítulo 9).

As mais variadas substâncias são liberadas pelas raízes (Quadro 1), dividindo-se em exsudatos e lisados radiculares, mucigel, resíduos de paredes celulares e células vegetais intactas (47). A quantidade de exsudatos e lisados radiculares (47) e a espessura da camada de mucilagem ou mucigel (48) são menores em condições estéreis. Aliás, graças à microscopia eletrônica, sabe-se que apenas cerca de 5 a 10% da superfície radicular são habitados.

Quadro 1. Principais componentes detectados em exsudatos de raízes de diferentes plantas (Curl & True-love (15))

| Espécie de composto                | Compostos de exsudatos                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   |
|------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Açúcares                           | Glucose, frutose, sacarose, maltose, galactose, ramnose, ribose, xilose, arabinose, rafinose, oligossacarídeo                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            |
| Compostos aminados                 | Asparagina, $\alpha$ -alanina, glutamina, ácido aspártico, leucina/isoleucina, serina, ácido aminobutírico, glicina, cistina/cisteína, metionina, fenilalanina, triosina, treonina, lisina, prolina, triptofano, $\beta$ -alanina, arginina, homoserina, cistationina                                                                                                                                                                                                    |
| Ácidos orgânicos                   | Tartárico, oxálico, cítrico, málico, acético, propiônico, butírico, succínico, fumárico, glicólico, valérico, malônico                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   |
| Ácidos graxos e esteróis           | Palmítico, esteárico, oléico, linoléico, linolênico, colesterol, campesterol, estigmaesterol, sitosterol                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |
| Fatores de crescimento             | Biotina, tiamina, niacina, pantotenato, colina, inositol, piridoxina, ácido p-amino-benzóico, ácido n-metil nicotínico                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   |
| Nucleotídeos, flavononas e enzimas | Flavonona, adenina, guanina, uridina/citidina, fosfatase, invertase, amilase, protease, poligalacturonase                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                |
| Compostos miscelâneos              | Auxinas, escopoletina, substâncias fluorescentes, ácido hidrocianico, glicosídeos, saponina, compostos orgânicos de fósforo, fatores de encimamento ou eclosão de nematóides, atraentes de nematóides, estimulantes do crescimento micelial de fungos, inibidores do crescimento micelial, atraentes de zoósporos, estimulantes e inibidores da germinação de esporos e esclerócios, estimulantes e inibidores bacterianos, estimulantes da germinação de ervas daninhas |

Há inúmeros fatores, além da presença de microrganismos, que afetam a exsudação radicular. O principal deles é a injúria (2), sendo que até mesmo a abrasão causada pelas partículas do solo durante o crescimento das raízes estimula a exsudação. Praticamente tudo o que afeta o crescimento vegetal, de forma negativa ou positiva, afeta a exsudação de substâncias orgânicas pelas raízes. Assim, a quantidade e a qualidade dos exsudatos são afetadas pela luz (56; 60), alterando-se inclusive a susceptibilidade das plantas a patógenos (30), pela temperatura (29), pela oxigenação (37) e umidade do solo (15). Em qualquer dos casos, sempre que as raízes forem submetidas a tal estresse em que ocorra morte de algumas delas, poderão ser liberados produtos originários da autólise das células mortas, o que não se constituirá em verdadeira exsudação. Na falta de oxigênio e presença de exsudatos radiculares, ocorre desnitrificação, que é favorecida em anaerobiose (24).

Também a espécie e a idade da planta afetam a exsudação em quantidade e qualidade. Por exemplo, leguminosas são as plantas que maior estímulo causam à rizosfera (25), já se tendo encontrado maior número de bactérias em rizosfera de trevo vermelho que de gramineas (57).

A exsudação de compostos orgânicos pelas raízes é maior logo no início do crescimento das plantas (59; 60), ocorrendo intensamente assim que as sementes se embebem em água (29). Parkinson et al. (55) observaram que raízes jovens são colonizadas inicialmente por um grupo variado de fungos do solo, os quais, depois de alguns dias, são substituídos por uma microbiota mais restrita, que permanece a mesma até a senescência das raízes. Essas observações estão de acordo com as de Starkey (64), bem mais antigas, segundo as quais o efeito rizosférico atingiria o clímax na época da floração e frutificação, para declinar posteriormente, com a senescência das raízes.

O valor de pH rizosférico é alterado de maneiras variáveis. Dependendo das formas iônicas absorvidas pelas raízes, se cátions ou ânions, será excretado  $\text{HCO}_3^-$  ou  $\text{H}^+$ , para preservar a neutralidade elétrica (27).

De maneira geral e considerando-se que o nitrogênio seja absorvido como nitrato, as plantas absorvem mais ânions do que cátions do solo, resultando em maior excreção de  $\text{HCO}_3^-$  e em valores mais altos de pH na rizosfera que no solo circunjacente (52). Já se observaram, entretanto, valores de pH rizosféricos 2,4 unidades menores que no solo não rizosférico (32). Valores de pH podem influenciar grandemente a comunidade microbiana rizosférica, tanto de forma direta como indireta, pela alteração nos padrões de exsudação radicular; além disso, se o valor de pH for muito baixo, pode injuriar as raízes (38).

Na rizosfera também pode ocorrer intemperização do material do solo, alterando-se a sua composição mineralógica (62).

## EFEITO DA RIZOSFERA NA MICROBIOTA DO SOLO

Quase todos os grupos de microrganismos são afetados pela rizosfera, direta ou indiretamente.

Entre as bactérias, as gram-negativas são mais favorecidas que as gram-positivas e as formas não esporuladas mais do que as esporuladas. Três gêneros são predominantes: *Pseudomonas*, *Achromobacter* e *Agrobacterium* (18), sendo que essa predominância poderia ser explicada pela maior taxa de multiplicação ou menor tempo de geração. Foi verificado que, para *Pseudomonas*, na rizosfera este valor era de 5,2 horas, enquanto que, para *Bacillus*, era de 39 horas. As mesmas bactérias, no solo, apresentam tempos de geração de 77 e 100 horas respectivamente.

Outros fatores de predominância podem ser a capacidade de produzir substâncias inibidoras, como acontece em *Pseudomonas*, ou, ainda, estas sobressaírem pela maior facilidade de identificação. As bactérias anaeróbias também são estimuladas na rizosfera, devido às baixas tensões de  $\text{O}_2$  resultantes da intensa atividade respiratória radicular e microbiana (46).

O alto número de bactérias pode estimular a atividade predadora de protozoários. Já se observou que a presença de amebas aumentou a taxa de mineralização de nitrogênio, porque aqueles organismos excretavam substâncias com relação C/N menor que a das bactérias que consumiam (20).

Os fungos, de um modo geral, não são muito afetados pela rizosfera, com relação ao número de propágulos. Entretanto, seria desejável fazer-se uma estimativa da biomassa fúngica na rizosfera em comparação com a do solo. Fungos que apresentam uma interação direta com a raiz, como, por exemplo, fungos micorrízicos e patogênicos, sem dúvida são estimulados e tanto seu crescimento, geralmente filamentoso, quanto fenômenos como quimiotaxia e quimiotrofia positiva dão-lhes vantagens para uma colonização rápida. Qualitativamente, os fungos mais estimulados na rizosfera são *Fusarium* e *Cylindrocarpus*, seguidos por *Mucor*, *Rhizopus*, *Penicillium*, *Rhizoctonia*, *Phoma* e *Gliocladium*. Muitos esporos de fungos no solo são comumente dormentes, mas conseguem germinar na rizosfera.

Entre os actinomicetos, os gêneros que predominam na rizosfera são *Nocardia* e *Streptomyces* (25). Em geral, os actinomicetos são menos favorecidos do que as bactérias e os fungos, pois são organismos de crescimento lento e pouco competitivos, não conseguindo dominar em substratos orgânicos nos quais outros microrganismos se instalam mais rapidamente.

As algas, por serem microrganismos fotolitotróficos, dificilmente são favorecidas pela presença de nutrientes orgânicos na rizosfera, o que justifica os baixos valores R:S normalmente encontrados para estes organismos.

## A RIZOSFERA E A NUTRIÇÃO VEGETAL

Para serem absorvidos pelas raízes os nutrientes devem atravessar a rizosfera, uma vez que se movem do solo para as raízes, por difusão e fluxo de massa. A taxa de absorção de nutrientes pela planta depende da demanda imposta pelas raízes ao solo na superfície radicular, do tamanho do sistema radicular e da mobilidade do nutriente no solo (53). Assim, a zona de depleção de nutrientes em torno das raízes varia para cada íon considerado.

É natural, pois, que os microrganismos também tenham influência sobre a nutrição vegetal, além do já comentado processo de desnitrificação. A mineralização de todos os nutrientes, como, por exemplo, o nitrogênio e o fósforo, pode ser estimulada na rizosfera. Outras maneiras pelas quais os microrganismos afetam a nutrição mineral das plantas são a imobilização microbiana de N e de P e a dissolução de fosfatos insolúveis (1) (Capítulos 8, 17 e 18).

Quando se trata da nutrição fosfática de plantas, é impossível esquecer-se das micorrizas. Os fungos micorrízicos invadem a região cortical da raiz e apresentam longas hifas externas que se estendem por grande volume do solo, servindo como ampliadores do sistema radicular, absorvendo e translocando, para a planta, os íons fosfato e outros íons de baixa mobilidade que se encontram fora do alcance da raiz (11,44,50) (ver capítulos 19, 20 e 21).

Outro mecanismo que já pôde ser demonstrado é aquele em que determinadas bactérias retêm certos nutrientes em suas gomas ou cápsulas extracelulares (até 20 vezes a quantidade absorvida pelas células), resultando na prevenção da entrada livre do elemento nas raízes (15).

Finalmente, determinados microrganismos podem afetar a morfologia da raiz, com isso influenciando a absorção de nutrientes. Há relatos de efeitos de encurtamentos da raiz e falta de desenvolvimento de pêlos radiculares em resposta à exposição a suspensões microbianas pesadas. Entretanto, também já foi observada a formação de "raízes proteóides", que são densos aglomerados de raízes, os quais só aparecem em solos naturais não-esterilizados e teriam uma maior capacidade absorptiva (15).

## ECOFISIOLOGIA DA RIZOSFERA

Embora se tenham muitas informações precisas sobre a morfologia da parte aérea dos vegetais, nosso conhecimento da morfologia das raízes ainda é extremamente rudimentar e seu estudo sistemático é difícil por ser inacessível à observação direta (13). E, se sabemos tão pouco a respeito da própria morfologia radicular, há de se convir que muito menos ainda sabemos sobre as interações complexas que ocorrem entre as raízes e seu ambiente físico, químico e biológico,

especialmente com relação à microbiota da rizosfera, onde vamos encontrar maior concentração e atividade dos microrganismos do solo. É nesse microcosmo palpitante de vida que se desenrolam constante e concomitantemente os mais variados e complexos fenômenos resultantes da atividade fisiológica de inúmeros seres vivos e da ação de uns sobre os outros.

As interações ecofisiológicas que podem ocorrer a nível de rizosfera podem ser assim divididas:

1. interações raiz - solo (fatores físicos e químicos);
2. interações entre raízes de diferentes populações numa comunidade vegetal;
3. interações entre os microrganismos e a vegetação;
4. interações microbiota - solo;
5. interações de populações microbianas entre si;
6. interações com comunidades de animais.

Aquilo que observamos como crescimento ou produção vegetal é resultado da soma de todos esses fatores e interações, favorecendo ou prejudicando a plena expressão do potencial genético da planta.

Devido a essa grande complexidade, aliada à dificuldade metodológica nessa região subterrânea, os estudos sinecológicos da rizosfera, isto é, estudos que abrangem todo o ecossistema ao mesmo tempo, são quase impossíveis e de difícil interpretação. Lança-se mão, por isso, de estudos autecológicos, com populações isoladas, para se obterem informações sobre alguns aspectos de interações simples. Contudo, à medida que tais conhecimentos são adquiridos, torna-se obrigatória a sua verificação em condições naturais, sob a influência conjunta de inúmeros fatores modificadores.

No presente capítulo iremos abordar alguns aspectos de interações dos grupos 3 e 5, fazendo menção dos outros somente em alguns casos que auxiliem na interpretação de fenômenos microbiológicos.

## INTERAÇÕES ENTRE A MICROBIOTA E A VEGETAÇÃO

Da mesma forma como a parte aérea das plantas evoluiu concomitantemente a uma fauna polinizadora, predadora ou dispersora de sementes e a uma microbiota simbiótica e parasítica, ocorreu uma seleção natural dos microrganismos mais adaptados para se multiplicarem e reproduzirem em rizosferas e/ou raízes de diferentes plantas.

A presença de nutrientes orgânicos exsudados por raízes (aproximadamente 20% da biomassa total das plantas) proporciona nichos atrativos para a maioria dos microrganismos quimiorganotróficos oportunistas que podem explorá-los (59). Esses nichos são seletivos, de tal forma que apenas um número limitado de espécies microbianas predomina num determinado substrato, num certo momento. As interações raiz-microrganismos podem ocorrer em vários níveis: desde associações puramente comensais, passando pelas associações proto-cooperativas e amensalísticas, até às verdadeiras simbioses (antagônicas ou não).

Em alguns casos, um saprófita é meramente beneficiado pela presença dos exsudatos radiculares. Com frequência, porém, microrganismos rizosféricos produzem substâncias que agem diretamente na permeabilidade da membrana celular da raiz, induzindo uma maior exsudação. Outros, ainda, liberam compostos análogos a hormônios vegetais, vitaminas ou toxinas, que podem ser absorvidos e translocados pelas plantas, influenciando o seu desenvolvimento. Entre estes, encontram-se as assim chamadas rizobactérias promotoras do crescimento vegetal (9). Nesse grupo, os gêneros que mais se destacam são *Pseudomonas* (especialmente *P. fluorescens* e *P. putida* que se enquadram entre os mais ativos colonizadores da rizosfera e do rizoplane), *Azotobacter*, *Clostridium*, *Bacillus*, etc.. Entretanto, mesmo entre isolados de *Pseudomonas* spp. de rizosfera podem ser encontrados alguns que produzem substâncias tóxicas que deprimem o crescimento vegetal (65). Estes casos podem ser enquadrados sob a denominação de alelopatia, fenômeno bastante conhecido na interação de diferentes espécies de plantas. Aqui também devem ser mencionados alguns microrganismos necrotróficos, ou seja, aqueles que produzem toxinas não-específicas ou enzimas degradadoras as quais destroem o tecido vegetal antes da colonização. A fisiologia desses microrganismos necrotróficos, embora sejam patogênicos, é semelhante à de saprófitas, uma vez que não apresentam as características de parasitas; distinguem-se, ainda, por baixa especificidade para hospedeiros. Alguns patógenos de vegetais, como as *Erwinias* da podridão mole, algumas *Pseudomonas* ou o fungo *Sclerotium rolfsii* podem aqui ser incluídos.

Na rizosfera de determinadas plantas também parece ocorrer uma seletividade favorável a alguns tipos de bactérias fixadoras de nitrogênio. Assim, a rizosfera e o rizoplane de *Paspalum notatum* são, via de regra, colonizados extensivamente pela bactéria *Azotobacter paspali* (17). A associação de *Azospirillum* com raízes de certas gramíneas (cereais e forrageiras) também já vem sendo bastante estudada. Neste caso, os parceiros vivem lado a lado sem a formação de estruturas especiais. Entretanto, acredita-se que haja uma troca de metabólitos entre as raízes e as bactérias (54), ainda que não se conheça, até agora, o suficiente sobre a genética de *Azospirillum* para fazer qualquer afirmação categórica acerca da maior ou menor interação com a planta. Se considerarmos os simples saprófitas comensais como os mais primitivos na escala evolutiva, passaremos por diversos graus de maior ou menor interação, até chegarmos ao parasitismo verdadeiro, que

se caracteriza pelo uso direto de nutrientes não excretados por células vivas. O parasita pode ser definido como aquele que consegue superar as barreiras físicas da planta e inativar ou evitar os mecanismos de defesa pré-existentes e induzidos. Mesmo dentre os parasitas, podemos reconhecer vários estágios evolutivos, desde os parasitas fracos e ocasionais até os parasitas obrigatórios, os quais apresentam um contato íntimo com as células do hospedeiro e são normalmente muito específicos.

Assim, hoje em dia, em microrganismos fitopatogênicos, sabe-se que há quatro tipos de genes, que normalmente não são encontrados em saprófitas, cuja função distingue os parasitas dos saprófitas (23). Estes genes seriam os de parasitismo (permitem a colonização de plantas vivas); de expressão de sintomas; de amplitude de hospedeiros; e de avirulência ou especificidade racial. Já em 1946, Flor (21) propôs o mecanismo da relação gene-para-gene entre hospedeiros e patógenos.

E o que seriam os simbioses de vegetais, senão parasitas extremamente refinados, aqueles que chegaram a tal grau de evolução, que, embora parasitando a planta, não lhe causam danos mas benefícios? (16)

Mencionemos o caso de *Rhizobium* e de *Bradyrhizobium*, bactérias simbioses de leguminosas que induzem a formação de nódulos fixadores de nitrogênio em seus hospedeiros. Se não houver expressão dos genes responsáveis pela fixação propriamente dita, essas bactérias não passam de simples parasitas que debilitam seus hospedeiros através do desvio de energia. Os mecanismos genéticos complementares nas plantas e nessas bactérias, que possibilitam a seqüência das várias etapas de pré-infecção, colonização, nodulação e função nodular, já são razoavelmente bem conhecidos (Quadro 2). É interessante constatar que vários genes requeridos para parasitismo e amplitude de hospedeiros em *Rhizobium* são similares àqueles presentes em *Agrobacterium*, uma bactéria patogênica em plantas e classificada na família *Rhizobiaceae*, juntamente com os rizóbios.

Outro exemplo que ilustra uma simbiose muito significativa para a grande maioria das plantas é a micorriza. Neste caso, os estudos em sua maioria ainda se restringem a aspectos gerais do efeito da micorriza na planta. Ainda há grande deficiência de informações sobre a ecofisiologia da interação raiz-fungo micorrízico e um total desconhecimento dos genes que governam os processos de reconhecimento, infecção e colonização da raiz, bem como da manutenção e eficiência absorviva da micorriza. Entretanto, mesmo neste caso, observam-se aspectos característicos da co-evolução entre os sistemas radiculares e fungos micorrízicos vesículo-arbusculares. Assim, de uma maneira geral, as plantas que apresentam raízes de maiores diâmetros, pouco ramificadas e com pelos absorventes escassos, são mais micotróficas (i.e., dependentes da micorriza), do que aquelas cujos sistemas radiculares são mais extensos, abundantemente ramificados ou fasciculados e/ou que produzem pelos radiculares longos e abundantes

(7, 14). Isto demonstra que as estratégias adaptativas usadas por diferentes espécies vegetais são profundamente influenciadas pelas interações com microrganismos.

Em habitats florestais em geral, apenas 10 a 20% da biomassa vegetal está abaixo do solo; já em savanas áridas ou nos nossos cerrados podemos encontrar até 90% de biomassa subterrânea. Embora essas diferenças sejam geneticamente controladas, é interessante notar que tal proporção pode ser afetada pela presença de micorriza. Já se observou diversas vezes que uma mesma planta com micorriza apresenta um sistema radicular proporcionalmente menor do que sem a micorriza (11,31). Isso corresponde a dizer que a micorriza contribui para uma economia de energia da planta que tem que ser utilizada na busca de nutrientes, permitindo a inversão dessa energia na produtividade da biomassa aérea.

Ainda, fungos micorrízicos podem colonizar, ao mesmo tempo, raízes de diferentes plantas que crescem em vizinhança, formando "pontes de hifas" de uma raiz a outra. Através desse mecanismo poderia haver troca de nutrientes, por exemplo, entre gramíneas e leguminosas consorciadas (12,22,36,51).

Sabe-se, ainda, que, em pastos consorciados de gramíneas e leguminosas, freqüentemente o estabelecimento destas últimas é prejudicado, porque suas raízes não conseguem competir na absorção radicular com as de gramíneas.

Quadro 2. Estádios do desenvolvimento nodular e a codificação genética no *Rhizobium* que induz as diferentes fases

| Estádio                                          | Código genético |
|--------------------------------------------------|-----------------|
| 1. Pré-infecção                                  |                 |
| a) Colonização da raiz                           | roc             |
| b) Adesão à raiz                                 | roa             |
| c) Ramificação de pêlos absorventes              | hab             |
| d) Enrolamento de pêlos absorventes              | hac             |
| 2. Infecção e formação de nódulos                |                 |
| e) Infecção da raiz                              | inf             |
| f) Iniciação nodular                             | noi             |
| g) Liberação das bactérias do cordão de infecção | bar             |
| h) Desenvolvimento de bacteróides                | bad             |
| 3. Função nodular                                |                 |
| i) Fixação (redução de $N_2$ a $NH_4^+$ )        | nif             |
| j) Funções complementares                        | cof             |
| k) Persistência da função nodular                | nop             |

Entretanto, havendo a simbiose dupla da leguminosa com estirpes eficientes de *Rhizobium* e de fungo micorrízico, essa desvantagem desaparece, tornando ambas as populações vegetais parceiros equivalentes de uma comunidade (4,6).

## INTERAÇÕES DE POPULAÇÕES MICROBIANAS ENTRE SI

Além das interações diretas da microbiota rizosférica com a raiz, algumas das quais foram mencionadas acima, também ocorre uma interação direta ou indireta (através da raiz) entre diferentes populações da comunidade microbiana. Assim, os mecanismos de competição e de amensalismo microbianos são muito explorados nos programas de controle biológico de fitopatógenos do solo. Através da modificação de certos parâmetros ambientes (incorporação de vários tipos de matéria orgânica, calagem, acidificação, adubação mineral com determinados compostos, irrigação, drenagem, etc.), podem ser criadas condições que favoreçam microrganismos antagonistas a diferentes patógenos. A inoculação de sementes ou a infestação do solo com microrganismos antagonistas também podem resultar num controle eficiente, desde que o habitat rizosférico permita seu estabelecimento e manutenção. Pode, ainda, ocorrer o caso de variedades de plantas que são resistentes a certas doenças por meio da modificação genética de seus exsudatos radiculares, tornando-os impróprios ao desenvolvimento dos patógenos em questão (10,45,66).

Obviamente, os fenômenos de antagonismo não se restringem aos patógenos. Como exemplo, observa-se que *Rhizobium* está sujeito a tais ações durante o processo de sua multiplicação na rizosfera da planta hospedeira. Já se observou nodulação deficiente de leguminosas devido a baixo potencial de inóculo de *Rhizobium*, causado pelo parasitismo de bacteriófagos ou de *Bdellovibrio*, pela predação de protozoários ou pela produção de antibióticos por actinomicetos, cujas populações se multiplicaram intensivamente após a calagem do solo (ver capítulos 15 e 16).

Por outro lado, interações positivas e sinérgicas, conhecidas pelos nomes de comensalismo, protocooperação ou mutualismo são também de ocorrência freqüente na rizosfera. Geralmente, as espécies bacterianas auxotróficas para vitaminas (43) que se estabelecem em rizosferas, fazem-no como comensais de outras espécies, produtoras dessas vitaminas. Certas bactérias, tais como *Pseudomonas* ou *Rhizobium*, propiciam a infecção e colonização de raízes por fungos micorrízicos vesículo-arbusculares, provavelmente através de sua atuação direta na raiz, excretando substâncias que modificam a permeabilidade da membrana celular (5). A germinação de esporos de fungos micorrízicos-VA e o crescimento dos tubos germinativos podem ser favorecidos pela presença de outros microrganismos (3).

## APLICAÇÕES FUTURAS

Embora se tenham dado apenas algumas pinceladas em aspectos relevantes da ecofisiologia da rizosfera, parece oportuno apontar que as fronteiras do conhecimento estão avançando rapidamente nesse campo interdisciplinar. As perspectivas para o futuro são promissoras do ponto de vista biotecnológico.

Já sabemos que é possível alterar qualitativamente a microbiota rizosférica, desde que feito com rizobactérias, sendo que as promotoras do crescimento vegetal podem agir através de vários mecanismos, ou seja: a) antibiose pela excreção de antibióticos; b) por meio da produção de sideróforos que quelam o ferro e, através disso, inibem o crescimento de certos componentes da microbiota, incluindo patógenos; c) pela produção de substâncias análogas a auxinas ou citoquininas; e d) pela solubilização de fosfatos (8,19,35,39,40,41,42).

Na literatura, podem ser encontrados diversos relatos de solos condutivos a determinadas doenças, os quais se tornaram supressivos após a inoculação de rizobactérias selecionadas ou através de práticas que favoreciam a colonização de raízes por tais bactérias (63).

Maiores informações sobre as propriedades e a constituição genética desses colonizadores radiculares levarão ao desenvolvimento de inoculantes microbianos de baixo custo. A consideração de aspectos biotecnológicos, tais como alta concentração e eficiência, aliados a um longo período de armazenamento e facilidade de aplicação, poderia resultar em inoculantes de efeito revolucionário na agricultura.

Para alcançar essa meta, bem como manipular outros aspectos da microbiologia da rizosfera, é preciso que ocorra também uma interação simbiótica entre microbiologistas do solo, fitopatologistas, fisiologistas e nutricionistas de plantas, bioquímicos e geneticistas.

## LITERATURA CITADA

1. ALEXANDER, M. Introduction to soil microbiology. New York, John Wiley, 2. ed., 1977. 472p.
2. AYERS, W.A. & THORNTON, R.H. Exudation of amino acids by intact and damaged roots of wheat and peas. Pl. Soil, Hague, 28:193-207, 1968.
3. AZCÓN-AGUILAR, C. & BAREA, J.M. Effect of soil microorganisms on formation of vesicular-arbuscular mycorrhizas. Trans. Br. Mycol. Soc., London, 84:536-537, 1985.
4. AZCÓN-AGUILAR, C.; BAREA, J.M.; AZCON, R. & DIAZ-RODRIGUEZ, R.M. Time course of N<sub>2</sub>-fixation (<sup>15</sup>N) in the field by clover growing alone or in mixture with

ryegrass to improve pasture productivity, and inoculated with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. New Phytol., Oxford, 112:399-404, 1989.

5. BAREA, J.M. & AZCÓN-AGUILAR, C. Mycorrhizas and their significance in nodulating nitrogen-fixing plants. Adv. Agron., New York, 36:1-54, 1983.
6. BAREA, J.M.; AZCÓN, R. & AZCÓN-AGUILAR, C. Estimation of N<sub>2</sub>-fixation by clover and N-transfer from clover to ryegrass by using <sup>15</sup>N in a time-course experiment under field conditions and study of some related mycorrhizal implications. New Phytol., Oxford, 1988. (no prelo).
7. BAYLIS, G.T.S. The magnolioid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived from it. In: SANDERS, F.E.; MOSSE, B. & TINKER, P.B., eds. Endomycorrhizas, London, Academic Press. 1975. p.373-390.
8. BROWN, M.E.; JACKSON, R.M. & BURLINGHAM, S.K. Effects produced on tomato plants, *Lycopersicon esculentum*, by seed and root treatment with gibberellic acid and indolyl-3-acetic acid. J. Exp. Bot., London, 19:544-552, 1968.
9. BURR, T.J. & CAESAR, A. Beneficial Plant Bacteria. CRC Crit. Rev. Plant Sci., Boca Raton, 2(1):1-20, 1985.
10. CARDOSO, E.J.B.N. Contribuição ao estudo do controle biológico da murcha de *Fusarium oxysporum* & *phaseoli* (Schelecht) Kendr. & Syd. em *Phaseolus vulgaris* L. Piracicaba, SP, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", 1968. 58p. (Dissertação de Mestrado).
11. CARDOSO, E.J.B.N. Efeito de micorriza vesículo-arbuscular e fosfato-de-rocha na simbiose soja - *Rhizobium*. R. bras. Ci. Solo, Campinas, 9:125-130, 1985.
12. CHIARIELLO, N.; HICKMAN, J.C. & MOONEY, H.A. Endomycorrhizal role for interspecific transfer of phosphorus in a community of annual plants. Science, Washington, 217:941-943, 1982.
13. CODY, M.L. Roots in Plant Ecology. Tree, 1:76-78, 1986.
14. CRUSH, J.P. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. VII. Growth and nodulation of some herbage legumes. New Phytol., Oxford, 73:743-749, 1974.
15. CURL, E.A. & TRUELOVE, B. The rhizosphere. Berlin, Springer-Verlag, 1985. 288p.
16. DJORDJEVIC, M.A.; GABRIEL, D.W. & ROLFE, B.G. *Rhizobium* - the refined parasite of legumes. Annu. Rev. Phytopathol., Palo Alto, 25:145-68, 1987.
17. D'OBBEREINER, J. & DAY, J.M. Nitrogen fixation in the rhizosphere of tropical grasses. In: STEWART, W.D.P. ed. Nitrogen fixation by free-living microorganisms. Cambridge, Cambridge Univ. Press, 1975. p.39-55.
18. DOMMERGUES, Y. & MANGENOT, F. Écologie microbienne du sol. Paris, Masson et Cie, ed., 1970. 796p.

19. EKLUND, E. Secondary effects of some pseudomonads in the rhizoplane of peat grown cucumber plants. *Acta Agric. Scand.*, Estocolmo, 17:1-57, 1970.
20. ELLIOTT, E.T. & COLEMAN, D.C.; COLE, C.V. The influence of amoebae on the uptake of nitrogen by plants in gnotobiotic soil. In: HARLEY, J.L. & R.S. RUSSEL eds. *The soil-root interface*. New York, Academic Press, 1979. p.221.
21. FLOR, H.H. Genetics of pathogenicity in *Melospira lini*. *J. Agric. Res.*, Washington, 73:335-57, 1946.
22. FRANCIS, R.; FINLAY, R.D. & READ, D.J. Vesicular-arbuscular mycorrhiza in natural vegetation systems. IV. Transfer of nutrients in intra-specific combinations of host plants. *New Phytol.*, Oxford, 102:103-111, 1986.
23. GABRIEL, D.W. Specificity and gene function in plant - pathogen interactions. *Am. Soc. Microbiol. News*, Washington, 52:19-25, 1986.
24. GARCIA, J.L. Effet rhizosphere du riz sur la dénitrification. *Soil Biol. Biochem.*, Oxford, 7:139-141, 1975.
25. GRAY, T.R.G. & WILLIAMS, S.T. *Soil micro-organisms*. Edinburgh, Oliver & Boyd, 1971. 240 p.
26. GRIFFIN, G.J.; HALE, M.G. & SHAY, F.J. Nature and quantity of sloughed organic matter produced by roots of axenic peanut plants. *Soil Biol. Biochem.*, Oxford, 8:29-32, 1976.
27. GRINSTED, M.J.; HEDLEY, M.J.; WHITE, R.E. & NYE, P.H. Plant induced changes in the rhizosphere of rapeseedlings. pH change and the increase in P concentration in the soil solution. *New Phytol.*, Oxford, 91:19-29, 1982.
28. GUCKERT, A.; BREISCH, H. & REISINGER, O. Interface sol-racine. I. Étude au microscope électronique des relations mucigel - argile - microorganismes. *Soil Biol. Biochem.*, Oxford, 7:241-250, 1975.
29. HALE, M.G. & MOORE, L.D. Factors affecting root exudations. II. 1970-1978. *Adv. Agron.*, New York, 31:93-124, 1979.
30. HARLEY, J.L. & WAID, J.S. The effect of light upon the roots of beech and its surface population. *Pl. Soil*, Hague, 7:96-112, 1955.
31. HAYMAN, D.S. & MOSSE, B. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. I. Growth of *Endogone* - inoculated plants in phosphate deficient soils. *New Phytol.*, Oxford, 70:19-27, 1971.
32. HEDLEY, M.J.; NYE & P.H.; WHITE, R.E. Plant-induced changes in the rhizosphere of rape (*Brassica napus* var. Emerald) seedlings. II. Origin of the pH change. *New Phytol.*, Oxford, 91:31-44, 1982.

33. HILTNER, L. Über neuere Erfahrungen und Probleme auf dem Gebiet der Bodenbakteriologie unter besonderer Berücksichtigung der Gründüngung und Brache. *Arb. Deut. Landwirtsch. Ges.*, 98:59-78, 1904.
34. KATZNELSON, H. & ROUATT, J.W. Manometric studies on rhizosphere and non-rhizosphere soil. *Can. J. Microbiol.*, Ottawa, 3(5):673-678, 1957.
35. KAVIMANDAN, S.K. & GAUR, A.C. Effect of seed inoculation with *Pseudomonas* sp. on phosphate uptake and yield in maize. *Curr. Sci.*, Bangalore, 40:439-440, 1971.
36. KESSEL, C. van; SINGLETON, P.W. & HOBEN, H.J. Enhanced N-transfer from a soybean to maize by vesicular-arbuscular mycorrhizal (VAM) fungi. *Plant Physiol.*, Bethesda, 79:562-563, 1985.
37. KIRKHAM, M.B. Soil-oxygen and plant-root interaction: an electrical analog study. *Pl. Soil*, Hague, 100(1-3):11-19, 1987.
38. KIRLEW, P.W. & BOULDIN, D.R. Chemical properties of the rhizosphere in an acid subsoil. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, Madison, 51(1):128-132, 1987.
39. KLOEPPER, J.W. Effect of seed piece inoculation with plant growth promoting rhizobacteria on populations of *Erwinia carotovora* on potato roots and daughter tubers. *Phytopathology*, St Paul, 73:217-219, 1983.
40. KLOEPPER, J.W.; LEONG, J.; TEINTZ, M. & SCHROTH, M.N. Enhanced plant growth by siderophores produced by plant growth promoting rhizobacteria. *Nature*, London, 286:885-886, 1980a.
41. KLOEPPER, J.W.; LEONG, J.; TEINTZ, M. & SCHROTH, M.N. *Pseudomonas* siderophores: a mechanism explaining disease suppressive soils. *Curr. Microbiol.*, New York, 4:317-320, 1980b.
42. KLOEPPER, J.W. & SCHROTH, M.N. Relationship of in vitro antibiosis of plant growth-promoting rhizobacteria to plant growth and the displacement of root microflora. *Phytopathology*, St Paul, 71:1020-1024, 1981.
43. LOCHHEAD, A.G. & CHASE, F.E. Qualitative studies of soil microorganisms. V. Nutritional requirements of the predominant bacterial flora. *Soil Sci.*, Baltimore, 55:185-195, 1943.
44. LOPES, E.S.; OLIVEIRA, E.; NEPTUNE, A.L.L. & MORAES, F.R.P. Efeito da inoculação do cafeeiro com diferentes espécies de fungos micorrízicos vesicular-arbusculares. *R. bras. Ci. Solo.*, Campinas, 7:137-141, 1983.
45. LYDA, S.D. Alleviating Pathogen Stress. In: ARKIN, G.F. & TAYLOR, H.M. eds. *Modifying the root environment to reduce crop stress*. Am. Soc. Agricul. Engineers, Michigan, 1981. p.195-216.
46. LYNCH, J.M. Interactions between bacteria and plants in the root environment. In: RHODES - ROBERTS, M. & SKINNER, F.A. eds. *Bacteria and Plants*. New York, Academic Press, 1982. p. 123.

47. MARTIN, J.K. Factors influencing the loss of organic carbon from wheat roots. *Soil Biol. Biochem.*, Oxford, 9:1-7, 1977.
48. McLAREN, A.D. Contribution to a discussion on the root region of plants. In: GRAY, T.R.G. & D. PARKINSON eds. *The ecology of soil bacteria*. Liverpool, Liverpool University Press, 1968. p. 434.
49. MERCKX, R.; VANGINKEL, J.; SINNAEVE, J. & CREMERS, A. Plant-induced changes in the rhizosphere of maize and wheat. I. Production and turnover of root-derived material in the rhizosphere of maize and wheat. *Pl. Soil*, Hague, 96(1):85-94, 1986.
50. MOSSE, B. Advances in the study of vesicular-arbuscular mycorrhiza. *Annu. Rev. Phytopathol.*, St. Paul, 11:171-196, 1973.
51. NEWMAN, E.I. & RITZ, K. Evidence on the pathway of phosphorus transfer between vesicular-arbuscular mycorrhizal plants. *New Phytol.*, Oxford, 104:77-87, 1986.
52. NYE, P.H. Processes in the root environment. *J. Soil Sci.*, London, 19:205-215, 1968.
53. NYE, P.H. Soil properties controlling the supply of nutrients to root surface. In: HARLEY, J.R. & R.S. RUSSEL eds. *The soil-root interface*. London, Academic Press, p. 39-49, 1979.
54. OKON, Y. Response of cereal and forage grasses to inoculation with  $N_2$ -fixing bacteria. In: VEEGER, C. & NEWTON, W.E. eds. *Advances in nitrogen fixation research*. Hague, Nijhoff/Junk, 1984. p. 303-309.
55. PARKINSON, D.; TAYLOR, G.S. & PEARSON, R. Studies on fungi in the root region. I. The development of fungi on young roots. *Pl. Soil*, Hague, 19:332-349, 1963.
56. ROUATT, J.W. & KATZNELSON, H. Influence of light on bacterial flora of roots. *Nature*, London, 186:659-660, 1960.
57. ROUATT, J.W. & KATZNELSON, H. A study of the bacteria on the root surface and in the rhizosphere of crop plants. *J. Appl. Bact.*, London, 24:164-171, 1961.
58. ROUATT, J.W.; KATZNELSON, H. & PAYNE, T.M.B. Statistical evaluation of the rhizosphere effect. *Proc. Soil Sci. Soc. Am.*, Madison, 24:271-273, 1960.
59. ROVIRA, A.D. Plant root excretion in relation to the rhizosphere effect. II. A study of the properties of root exudate and its effect on the growth of micro-organisms isolated from rhizosphere and control soil. *Pl. Soil*, Hague, 7:195-208, 1956.
60. ROVIRA, A.D. Root excretions in relation to the rhizosphere effect. IV. Influence of plant species, age of plant, temperature and calcium nutrition on exudation. *Pl. Soil*, Hague, 11:53-64, 1959.
61. ROVIRA, A.D. Note on terminology: origin, nature and nomenclature of the organic materials in the rhizosphere. In: HARLEY, J.L. & R.S. RUSSEL eds. *The soil-root interface*. London, Academic Press, 1979. p. 1-4.

62. SARKAR, A.M.; JENKINS, D.A. & JONES, R.G.W. Modifications to mechanical and mineralogical composition of soil within the rhizosphere. In: HARLEY, J.L. & R.S. RUSSEL eds. *The soil-root interface*. London, Academic Press, 1979. p. 125-136.
63. SCHROTH, M.N. & HANCOCK, J.G. Disease-suppressive soil and root-colonizing bacteria. *Science*, Washington, 216:1376-1381, 1982.
64. STARKEY, R.L. Some influences of the development of higher plants upon the micro-organisms in the soil. II. Influence of the stage of plant growth upon abundance of organisms. *Soil Sci.*, Baltimore, 27:355-378, 1929.
65. SUSLOW, T.V. & SCHROTH, M.N. Role of deleterious rhizobacteria as minor pathogens in reducing crop growth. *Phytopathology*, St. Paul, 72:111-115, 1982.
66. TOLEDO, A.C.D. & CARDOSO, E.J.B.N. Efeito da microflora natural e de suplementações do solo no controle biológico do "bakanae" do arroz. *Summa Phytopathol.* Piracicaba, 1:81-86, 1975.