



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO PIAUÍ  
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS  
PROGRAMA DE POS-GRADUAÇÃO EM GENÉTICA E MELHORAMENTO  
MESTRADO EM GENÉTICA E MELHORAMENTO**

**JAILSON DO NASCIMENTO SILVA**

**COMUNIDADES DE MICROORGANISMOS PROMOTORES DE CRESCIMENTO DE  
PLANTAS EM SOLOS DE CERRADO NATIVO**

**ORIENTADOR:  
Dr. SÉRGIO EMÍLIO DOS SANTOS VALENTE**

Teresina  
2021

**JAILSON DO NASCIMENTO SILVA**

**COMUNIDADES DE MICROORGANISMOS PROMOTORES DE CRESCIMENTO DE  
PLANTAS EM SOLOS DE CERRADO NATIVO**

Orientador:

Professor Dr. Sérgio Emílio dos Santos  
Valente

Co-orientador:

Professor Dr. Ademir Sérgio Ferreira de  
Araújo

Dissertação apresentada à Universidade Federal do Piauí como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Genética e Melhoramento, área de concentração em Genética e Melhoramento, para obtenção do título de “Mestre”.

**TERESINA  
2021**

FICHA CATALOGRÁFICA  
Universidade Federal do Piauí  
Biblioteca Setorial do Centro de Ciências Agrárias  
Serviço de Processos Técnicos

**S586c** Silva, Jailson do Nascimento

Comunidades de microrganismos promotores de crescimento de plantas em solos de cerrado nativo. / Jailson do Nascimento Silva. -- 2021.

59 f.: il.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Piauí, Centro de Ciência Agrárias, Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento, Teresina, 2021.

“Orientador: Prof. Dr. Sérgio Emílio dos Santos Valente”

“Co-orientador: Prof. Dr. Ademir Sérgio Ferreira de Araújo”

1. Comunidades bacterianas 2. PGRP 3. Propriedades do solo 4.16SrRNA  
I. Valente, Sérgio Emílio dos Santos II. Araújo, Ademir Sérgio Ferreira de. III.  
Título.

**CDD 631.46**

# COMUNIDADES DE MICRORGANISMOS PROMOTORES DE CRESCIMENTO DE PLANTAS EM SOLOS DE CERRADO NATIVO

JAILSON DO NASCIMENTO SILVA

Licenciado em Ciências Biológicas

Aprovada em 30/08/2021

## Comissão Julgadora:

 Documento assinado digitalmente  
Arthur Prudêncio de Araújo Pereira  
Data: 30/08/2021 18:39:09 (-0300)  
Verifique em <https://verificador.br.br>

---

**Prof. Dr. Arthur Prudêncio de Araújo Pereira - UFC**

 Documento assinado digitalmente  
Jadson Emanuel Lopes Antunes  
Data: 31/08/2021 09:53:20 (-0300)  
Verifique em <https://verificador.br.br>

---

**Prof. Dr. Jadson Emanuel Lopes Antunes - CCA/UFPI**

 Documento assinado digitalmente  
Ademir Sérgio Ferreira de Araújo  
Data: 30/08/2021 17:20:07 (-0300)  
Verifique em <https://verificador.br.br>

---

**Prof. Dr. Ademir Sérgio Ferreira de Araújo - CCA/UFPI**  
**Coordenador**

 Documento assinado digitalmente  
Sergio Emilio dos Santos Valente  
Data: 30/08/2021 12:17:29 (-0300)  
Verifique em <https://verificador.br.br>

---

**Prof. Dr. Sérgio Emilio dos Santos Valente - CCN/UFPI**  
**Orientador**

## **AGRADECIMENTOS**

Ao corpo docente da Universidade Federal do Piauí, em especial ao meu orientador Professor Dr. Sérgio Valente, pela orientação desde os projetos de PIBIC na graduação, até aqui na dissertação de mestrado.

Ao meu co-orientador Professor Dr. Ademir Araujo, pela orientação no desenvolvimento da pesquisa, na escrita da dissertação e nas várias ideias e sugestões que tanto me ajudaram a concluir a dissertação. Ao professor Dr. Jadson Antunes pelas valiosas sugestões fundamentais para a melhoria da escrita da minha dissertação; e ao Laboratório de Solos da Universidade Federal do Piauí pela oportunidade de ter acompanhado algumas práticas que me ajudaram a entender a parte geral da minha pesquisa.

À importante parceria do laboratório de Recursos Genéticos e Melhoramento de planta (RGMP) em especial à Professora Dra. Ângela Lopes e à Dra. Verônica Silva pela orientação e atenção que me foi dada durante o curso de mestrado.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pelo apoio financeiro durante os meses que fui bolsista.

À direção geral do Instituto Federal do Piauí Campus Valença, por ter flexibilizado meus horários de trabalho para que eu pudesse desenvolver as atividades do mestrado.

## RESUMO

JAILSON DO NASCIMENTO SILVA. **Comunidades de microrganismos promotores de crescimento de plantas em solos de Cerrado nativo.** Total de páginas: 59. Universidade Federal do Piauí, Teresina, 2021.

O Cerrado brasileiro é considerado um importante *hotspot* de biodiversidade, formado por diferentes fitofisionomias ao longo das quais há diferenças nas propriedades químicas do solo e nas comunidades microbianas. Entretanto, não se sabe se essas variações nos parâmetros do solo ao longo dessas áreas influenciam as comunidades de fungos micorrízicos arbusculares e as comunidades de rizobactérias promotoras de crescimento de plantas (PGPR). Desse modo, amostras de solo foram coletadas em diferentes fitofisionomias do Cerrado pertencentes ao Campo graminoide, Cerrado *stricto sensu* e Cerradão. As comunidades de FMA e PGPR foram avaliadas pelo sequenciamento do gene 18S rRNA e 16S rRNA, respectivamente. Dentre os microrganismos promotores de Crescimento de plantas, *Glomus* e *Bacillus* foram os gêneros mais abundantes de fungos e bactérias, respectivamente. A análise de redundância agrupou as fitofisionomias em diferentes grupos indicando diferenças nas comunidades microbianas nessas áreas. O Campo graminoide apresentou os valores mais discrepantes das propriedades do solo em relação às outras áreas, principalmente quanto aos valores de pH e temperatura como observado no agrupamento da análise de redundância diferindo as comunidades dessa área em relação as outras. Este estudo mostrou que uma melhor compreensão das comunidades de fungos micorrízicos arbusculares e de bactérias promotoras de crescimento de plantas do Cerrado pode ajudar a delinear estratégias para a conservação do solo e das plantas de forma mais eficiente, garantindo a sustentabilidade deste sistema.

**Palavras-chave:** Comunidades bacterianas, PGPR, propriedades do solo, 16S rRNA.

## ABSTRACT

JAILSON DO NASCIMENTO SILVA. **Communities of plant growth promoting microorganisms in native Cerrado soils.** Total of pages: 59. Universidade Federal do Piauí, Teresina, 2021.

The Brazilian Cerrado is considered an important biodiversity *hotspot*, formed by different phytophysiognomies along which there are differences in soil chemical properties and microbial communities. However, it is not known whether these variations in soil parameters along these areas influence the arbuscular mycorrhizal fungi and plant growth promoting rhizobacterial communities (PGPR). Thus, soil samples were collected in different Cerrado physiognomic forms belonging to Campo graminoide, Cerrado *stricto sensu* and Cerradão. The AMF and PGPR communities were evaluated by 18S rRNA and 16S rRNA gene sequencing, respectively. Among the plant growth promoting microorganisms, *Glomus* and *Bacillus* were the most abundant genera of fungi and bacteria, respectively. Redundancy analysis grouped the phytophysiognomies in different groups indicating differences in microbial communities in these areas. The Graminoid field presented the most discrepant values of soil properties in relation to the other areas, mainly regarding pH and temperature values as observed in the redundancy analysis grouping differentiating the communities of this area in relation to the others. This study showed that a better understanding of the communities of arbuscular mycorrhizal fungi and plant growth promoting bacteria in the Cerrado can help to outline strategies for soil and plant conservation more efficiently, ensuring the sustainability of this system.

**Keywords:** Bacterial communities, PGPR, soil properties, 16S rRNA.

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1:** Gradiente de vegetação de Cerrado nativo do Parque Nacional de Sete Cidades, Piauí, Brasil. CG – Campo graminoide; CSS – Cerrado *stricto sensu*; CD – Cerradão. ....26
- Figura 2:** (A) Composição e abundância das comunidades bacterianas em nível de gênero. Os filos bacterianos com abundância relativa menor a 1% foram agrupados para formar a categoria “Outros”. (B) Abundância diferencial de sequências afiliadas a gêneros bacterianos em solos com um gradiente de vegetação do Cerrado baseado na metagenômica do gene rRNA 16S. Os valores P foram calculados com base no teste t de Welch bilateral corrigido usando Benjamini-Hochberg FDR. ....31
- Figura 3:** Estrutura e diversidade de comunidades bacterianas ao longo de três gradientes de vegetação de Cerrado nativo do Piauí baseado no gene rRNA 16S. (A) Análise de Redundância (RDA) associando a estrutura das comunidades bacterianas às propriedades químicas do solo. (B) Diversidade e riqueza das comunidades bacterianas em nível de OTUs.....34
- Figura 4:** Mapa de calor dos coeficientes de correlação de classificação de Spearman entre os gêneros bacterianos e os fatores do solo. Apenas as correlações significativas ( $P < 0,05$ ) são mostradas. O gradiente de cor e o tamanho do círculo são proporcionais ao peso da correlação. As correlações positivas são mostradas em azul e as negativas em vermelho. ....35
- Figura 5:** Análise de rede de co-ocorrência das comunidades bacterianas em solos de diferentes fitofisionomias do Cerrado baseada no gene rRNA 16S. Uma conexão representa correlação SparCC com magnitude  $> 0,7$  (correlação positiva - bordas cinzas) ou  $< - 0,7$  (correlação negativa - bordas vermelhas) e estatisticamente significativa ( $P \leq 0,01$ ). Cada nó representa *taxa* no nível OTU e o tamanho do nó é proporcional ao número de conexões (ou seja, grau). A cor dos nós é baseada na centralidade entre as entrelinhas, onde cores mais escuras indicam valores mais altos. Os nós em forma de triângulo se referem a grupos PGPB e as formas de círculo se referem a grupos não-PGPB.....37

**Figura 6:** Estrutura e diversidade de comunidades de fungos micorrízicos arbusculares ao longo de três gradientes de vegetação de Cerrado nativo do Piauí baseado no gene rRNA 18S. (A) Análise de Redundância (RDA) associando a estrutura das comunidades de fungos às propriedades químicas do solo. (B) Diversidade e riqueza das comunidades bacterianas em nível de OTUs. ....41

**Figura 7:** *Heatmap* dos coeficientes de correlação de classificação de Spearman entre os grupos de fungos micorrízicos arbusculares e os fatores do solo. Apenas correlações significativas ( $P < 0,05$ ) são mostradas. O gradiente de cor e o tamanho do círculo são proporcionais ao peso da correlação. A correlação positiva é mostrada em azul e negativa em vermelho.....43

Figura 8: (A) Composição e abundância das comunidades de fungos micorrízicos arbusculares. Os grupos de fungos com abundância relativa menor que 1% foram agrupados para formar a categoria “Outros”. (B) Abundância diferencial de sequências afiliadas a grupos de fungos em solos com um gradiente de vegetação do Cerrado baseado na metagenômica do gene rRNA 16S. Os valores P foram calculados com base no teste t de Welch bilateral corrigido usando Benjamini-Hochberg FDR. ....45

## LISTA DE TABELAS

<b>Tabela 1:</b> Características da vegetação do Cerrado nativo no estado do Piauí .....	27
<b>Tabela 2:</b> Média das propriedades químicas do solo ao longo de um gradiente de Cerrado nativo do Piauí, Nordeste do Brasil. ....	30
<b>Tabela 3:</b> Correlações e propriedades topológicas de redes de microbiomas em solos do Cerrado nativo do Piauí. ....	37
<b>Tabela 4:</b> OTUs com uma maior centralidade de intermediação e número de correlações para cada tratamento. ....	40

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	<b>12</b>
<b>2</b>	<b>OBJETIVOS</b> .....	<b>14</b>
2.1	Objetivo geral .....	14
2.2	Objetivos Específicos .....	14
<b>3</b>	<b>REVISÃO DE LITERATURA</b> .....	<b>15</b>
3.1	Cerrado .....	15
3.2	Rizobactérias promotoras de crescimento de plantas (PGPR) .....	18
3.3	Fungos micorrízicos arbusculares.....	20
3.4	Fatores bióticos e abióticos influenciando as comunidades de microrganismos do solo.....	22
<b>4</b>	<b>METODOLOGIA</b> .....	<b>26</b>
4.1	Área de estudo .....	26
4.2	Análise química do solo .....	27
4.3	Preparação da biblioteca.....	28
4.4	Análise dos dados.....	28
<b>5</b>	<b>RESULTADOS E DISCUSSÃO</b> .....	<b>30</b>
5.1	Parâmetros químicos do solo.....	30
5.2	Comunidades de rizobactérias promotoras de crescimento de plantas .....	31
5.3	Comunidades de FMA promotores de crescimento de plantas.....	41
<b>6</b>	<b>CONCLUSÕES</b> .....	<b>47</b>

## 1 INTRODUÇÃO

O Cerrado é considerado o segundo maior bioma do Brasil, abrangendo 24% do território nacional e apresentando uma grande biodiversidade (COLLI *et al.*, 2020; EITEN, 1972). Esse bioma apresenta alta diversidade de plantas distribuídas basicamente em três principais fitofisionomias: Campo graminoide, Cerrado *stricto sensu* e Cerradão (ARAUJO *et al.*, 2018a; FURLEY *et al.*, 1999). Estudos prévios têm revelado que essas diferenças na fitofisionomia e vegetação do Cerrado influenciam nas propriedades do solo e na estrutura, diversidade e abundância das comunidades microbianas (SANTIAGO *et al.*, 2021; ZENG *et al.*, 2016).

Os microrganismos são influenciados pela vegetação por meio da disponibilidade, qualidade e quantidade de matéria orgânica oriunda da serrapilheira, que torna o ambiente rico em carbono e energia, sendo propício para o desenvolvimento da vida microbiana. Por outro lado, as comunidades microbianas realizam processos biológicos e bioquímicos importantes na manutenção da qualidade do solo e para o crescimento das plantas (KOUR *et al.*, 2020; ZENG *et al.*, 2016).

Dentre os microrganismos que vivem no solo, vários grupos são conhecidos como promotores de crescimento de plantas com destaque para gêneros de fungos micorrízicos arbusculares (FMA) tais como *Glomus*, *Gigaspora*, *Rhizofagus*, *Dentiscutata* e *Diversispora* (FURRAZOLA *et al.*, 2013; GOTO *et al.*, 2013; MELO *et al.*, 2013; PONTES *et al.*, 2013); e bactérias dos gêneros *Agrobacterium*, *Alcaligenes*, *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Bacillus*, *Burkholderia*, *Caulobacter*, *Cellulomonas*, *Chromobacterium*, *Flavobacterium* e *Pseudomonas* (DUY *et al.*, 2016; HASSAN *et al.*, 2019; PATHAK *et al.*, 2017; YADAV *et al.*, 2018).

Os FMA potencializam a absorção de água e nutrientes pelas plantas e estimulam a liberação de fitormônios auxiliando no crescimento vegetal (CHANDRASEKARAN, 2020; PONS *et al.*, 2020). Além disso esses fungos produzem glomalina, uma glicoproteína que atua na agregação e estruturação do solo (BARBOSA *et al.*, 2019). As rizobactérias promotoras de crescimento de plantas (PGPRs) atuam no crescimento das plantas de modo direto, por meio da fixação biológica de nitrogênio, solubilização de fosfato e produção de fitormônio. Também atuam de modo indireto induzindo resistência sistêmica a doenças nas plantas, produção de sideróforos e por

meio do antagonismo a microorganismos fitopatogênicos (LUDUEÑA *et al.*, 2018; QI *et al.*, 2018; SHAMEER e PRASAD, 2018).

Os microrganismos promotores de crescimento de plantas são influenciados por fatores bióticos e abióticos, que funcionam como condutores da distribuição das comunidades microbianas no ambiente (WANG *et al.*, 2020). Uma vez que o Cerrado apresenta diferentes tipos de vegetação, com efeito inclusive sobre as propriedades do solo, estas características podem influenciar o comportamento destes microrganismos (ZENG *et al.*, 2016). De fato, Araujo *et al.* (2017a, b) relataram que as diferenças nas propriedades químicas do solo em diferentes fitofisionomias do Cerrado resultaram em mudanças na estrutura e diversidade das comunidades bacterianas e fúngicas.

Embora estudos prévios tenham mostrado influência das diferentes fitofisionomias do Cerrado sobre as comunidades das bactérias e fungos, esses resultados indicaram mudanças significativas até o nível de filos microbianos, não relatando mudanças a níveis taxonômicos mais baixos. Por outro lado, não há informações sobre a influência das diferentes fitofisionomias sobre os microrganismos promotores de crescimento de plantas.

Desta forma, este estudo hipotetizou que: (1) as comunidades de bactérias e fungos promotores de crescimento de plantas diferem em estrutura, diversidade e composição, em resposta às diferentes fitofisionomias de Cerrado; (2) as diferenças nas propriedades químicas do solo selecionam grupos distintos de fungos e bactérias promotoras de crescimento de plantas. Para responder estas hipóteses, este estudo objetivou analisar as comunidades de FMA e de bactérias promotoras de crescimento de plantas nas diferentes fitofisionomias de Cerrado através do sequenciamento dos genes de 18S e 16S rRNA, respectivamente.

## **2 OBJETIVOS**

### **2.1 Objetivo geral**

Avaliar a estrutura, diversidade e composição das comunidades de microrganismos promotores de crescimento de plantas em solos de diferentes fitofisionomias de Cerrado nativo: Campo graminoide, Cerrado *stricto sensu* e Cerradão.

### **2.2 Objetivos Específicos**

Analisar a estrutura, diversidade e composição das comunidades de rizobactérias promotoras de crescimento de plantas por meio do sequenciamento do gene 16S rRNA;

Analisar a estrutura, diversidade e composição das comunidades de fungos micorrízicos arbusculares por meio do sequenciamento do gene 18S rRNA;

Correlacionar a composição das comunidades microbiana com as propriedades químicas do solo.

### 3 REVISÃO DE LITERATURA

#### 3.1 Cerrado

O Cerrado é o segundo maior bioma do Brasil, com cerca de 2 milhões de km<sup>2</sup>, o que equivale a 24% do território nacional. Localiza-se no planalto central e em parte das regiões Norte e Nordeste do Brasil, sendo considerado um complexo vegetacional de grande heterogeneidade fitofisionômica (BUENO *et al.*, 2018; EITEN, 1972). Este bioma é apontado como grande detentor de diversidade biológica, sendo a formação savânica com maior diversidade vegetal do mundo, especialmente quando se consideram as espécies lenhosas (MEDEIROS e WALTER, 2012).

No Nordeste, o Cerrado está situado principalmente nos estados do Piauí, Maranhão e Bahia. No Piauí, o Cerrado ocupa uma superfície de 12 milhões de hectares, o que corresponde a 46% do estado e a 36,9% do Cerrado nordestino (AGUIAR & MONTEIRO, 2005; MATOS & FELFILI, 2010).

O clima no bioma Cerrado é definido como tropical úmido, com duas estações bem definidas, um inverno seco e um verão úmido (CARDOSO *et al.*, 2015). As plantas do Cerrado possuem adaptações para ambientes secos, com árvores e arbustos de troncos tortuosos; raízes profundas para melhorar a eficiência em absorção de água; casca espessa e cortiça para reduzir a perda de água por evapotranspiração; folhas superficiais endurecidas, coriáceas e brilhantes; e produção de flores e brotos nas estações secas, o que confirma que a vegetação deste bioma foi adaptado a essas condições climáticas (BEUCHLE *et al.*, 2015; FERRI, 2017).

Uma característica marcante da vegetação do Cerrado é que muitas plantas florescem ou produzem folhas novas na época da seca, uma indicação de que as plantas possuem resistência ao estresse hídrico (POLLARD, 2009). Essas variações fitofisionômicas têm influenciado significativamente as propriedades físico-químicas do solo, os fatores reguladores da biomassa e a atividade microbiana em áreas de Cerrado no Brasil (MENDES *et al.*, 2012a; MENDES *et al.*, 2012b).

De modo geral, os solos do Cerrado são caracterizados por apresentar elevada acidez, baixa saturação por bases e elevada saturação por alumínio (WATANABE *et al.*, 2005). No caso específico do Cerrado do Piauí, além das características

mencionadas, a maior parte dos solos apresenta baixos teores de argila e baixa capacidade de troca catiônica (CTC), principalmente em função de baixos teores de matéria orgânica que para estes solos pode representar até 80% da CTC (PACHECO & PETTER, 2011).

Sabe-se que o Cerrado é uma savana tropical, formada principalmente por gramíneas que convivem com arbustos e árvores esparsas contribuindo com grande quantidade e variedade de resíduos no solo (OLIVEIRA *et al.*, 2007; ZENG *et al.*, 2016). Com isso, as comunidades microbianas presentes nos solos do Cerrado variam entre os tipos de vegetação em função das diferenças abióticas, como fertilidade, umidade, pH e temperatura, possuindo normalmente uma maior riqueza e diversidade à medida que aumenta a cobertura vegetal ao longo do gradiente (ARAÚJO *et al.*, 2018b). O Cerrado é um ambiente que naturalmente oferece condições abióticas adversas para o crescimento e desenvolvimento das plantas, apresentando baixos níveis de fosfato e regime limitado de água. Com isso, as plantas dependem diretamente dos microrganismos do solo, como fungos micorrízicos arbusculares e rizobactérias, para resistir a tais condições (PORCEL e RUIZ-LOZANO, 2004; HUNKE *et al.*, 2015; MOURA *et al.*, 2017).

O Cerrado constitui um mosaico vegetacional composto por 11 tipos fitofisionômicos constituídos por formações florestais, savânicas e campestres (OLIVEIRA *et al.*, 2007). Essas formações fitofisionômicas dependem de vários fatores como o clima, fertilidade do solo, teor de alumínio disponível, profundidade do solo e grau de saturação hídrica das camadas superficiais (EITEN, 1994).

Na formação campestre, o Campo graminoide apresenta fitofisionomia predominantemente herbácea com arbustos e subarbustos esparsos. Essa fitofisionomia é encontrada em solos rasos como os neossolos litólicos e cambissolos e eventualmente em solos profundos com baixa fertilidade como os latossolos de textura média e os neossolos quartzênicos (RIBEIRO *et al.*, 1998). Devido à baixa densidade vegetal, os solos do Campo graminoide possuem um menor percentual de matéria orgânica em relação às outras fitofisionomias do Cerrado (ARAÚJO *et al.*, 2012). As espécies de plantas mais frequentes nessa vegetação pertencem às famílias Gramineae, Leguminosae e Amaranthaceae (OLIVEIRA *et al.*, 2007).

O Cerrado *stricto sensu* caracteriza-se por apresentar árvores baixas, inclinadas, tortuosas com ramificações irregulares e geralmente com evidências de queimadas. Sua vegetação possui aspectos xeromórficos, como troncos lenhosos e folhas coriáceas, apresentando dois estratos, o herbáceo-subarbusivo e o arbustivo-arbóreo, com alturas em torno de 5 m e altura do estrato arbóreo entre 8 e 15 m. Os solos do Cerrado *stricto sensu* são da classe latossolo vermelho escuro, latossolo vermelho-amarelo e latossolo roxo, apresentando teores de matéria orgânica de médio a baixo, baixo pH e carência generalizada de nutrientes principalmente fósforo e nitrogênio (OLIVEIRA *et al.*, 2007; RIBEIRO, *et al.*, 1998).

Na formação florestal, o Cerradão apresenta fitofisionomia arbórea com aspecto xeromórfico e plantas com altura que variam de 8 a 15 m (OLIVEIRA *et al.*, 2007; RIZZINI, 1975). Essa fitofisionomia apresenta solos profundos, bem drenados, de média e baixa fertilidade, ligeiramente ácidos, pertencentes às classes latossolos vermelho-escuro, latossolo vermelho-amarelo ou latossolo roxo com teores médios de matéria orgânica nos horizontes superficiais (RIBEIRO, *et al.*, 1998).

A cobertura vegetal das diferentes fitofitofisionomias do Cerrado compartilha espécies em diferentes proporções (SOLÓRZANO *et al.*, 2012). Assim, é comum que os diferentes ecossistemas deste bioma apresentem alta similaridade florística (GOMES *et al.*, 2011). No Cerradão, por exemplo, o fator edáfico tem se mostrado importante na determinação da similaridade florística, ocorrendo mudanças na composição da vegetação conforme a variação da acidez do solo (ARAÚJO *et al.*, 2011; BUENO *et al.*, 2013a; 2013b; RODRIGUES & ARAÚJO, 2013).

Assim, formações vegetais de uma área com propriedades do solo similares tendem a compartilhar boa parte das espécies de plantas, entretanto, à medida que os solos têm suas propriedades químicas alteradas, percebe-se uma mudança na composição da vegetação (ARAÚJO *et al.*, 2011; SOLÓRZANO *et al.*, 2012). Em grande parte, essa variada cobertura vegetal é determinada pelo clima, relevo e os tipos de solos que em suas múltiplas inter-relações, resultam em ambientes ecológicos considerados distintos (MENDES *et al.*, 2012a).

### 3.2 Rizobactérias promotoras de crescimento de plantas (PGPR)

As rizobactérias promotoras de crescimento de plantas (PGPR) são bactérias que colonizam o solo e a rizosfera das plantas, auxiliando direta ou indiretamente o crescimento e desenvolvimento vegetal (ABBASI *et al.*, 2011; KLOEPPER *et al.*, 1980). Essas bactérias formam colônias em torno das raízes das plantas atraídas pela liberação de exsudados radiculares e, em troca, promovem o crescimento da planta (KOUR *et al.*, 2020a; KUMAR *et al.*, 2019; YADAV *et al.*, 2020).

Para uma bactéria ser classificada como PGPR, deve possuir a capacidade de colonizar as raízes, se multiplicar com eficiência e competir com a flora microbiana até expressar suas atividades de promoção/proteção do crescimento vegetal (AHEMAD e KIBRET, 2014). Para atrair esses microrganismos, as plantas liberam aproximadamente 50% de seu fotoassimilado na forma de exsudados radiculares criando um microambiente rico em carbono e energia, propício ao surgimento, desenvolvimento e proliferação da vida microbiana (KOUR *et al.*, 2020a).

As PGPRs usam vários mecanismos diretos que facilitam a absorção de nutrientes e sintetizam ou regulam o estado hormonal das plantas. Também utilizam mecanismos indiretos que influenciam o crescimento das plantas por mecanismos que impedem ou suprimem doenças, além de induzir tolerância ao estresse e resistência sistêmica (ASAD *et al.*, 2019; OROZCO-MOSQUEDA *et al.*, 2018).

Dentre os mecanismos diretos envolvidos na promoção do crescimento das plantas por essas bactérias está a fixação biológica de nitrogênio, solubilização de fosfato, produção de fitormônios e aumento da atividade da enzima ACC desaminase. Como mecanismos indiretos destacam-se o antagonismo a microorganismos fitopatogênicos, a indução de resistência sistêmica a doenças e a produção de sideróforos (AMBROSINI e PASSAGLIA, 2017; LUDUEÑA *et al.*, 2018; PANKIEVICZ *et al.*, 2015; QI *et al.*, 2018;; SHAMEER e PRASAD, 2018). Além disso, as PGPRs podem induzir, nas plantas, tolerância a fatores abióticos como salinidade, seca e a metais pesados (KUMARI *et al.*, 2018; VISHAN *et al.*, 2019).

As PGPRs são geralmente classificadas, de acordo com o grau de associação com as raízes das plantas, em PGPR intracelular (iPGPR) e PGPR extracelular (ePGPR) (KIZHAKEDATHIL e DEVI, 2018; PATEL *et al.*, 2017).

As iPGPRs são geralmente encontradas em estruturas nodulares no interior das células das raízes, como as bactérias dos gêneros *Allorhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Mesorhizobium* e *Rhizobium* que vivem em simbiose com plantas leguminosas e bactérias do gênero *Frankia*, que se associam a plantas não leguminosas (AHEMAD e KIBRET, 2014; RANA *et al.*, 2020; YADAV *et al.*, 2020a).

Já as ePGPRs são localizadas na rizosfera ou no córtex da raiz, como as bactérias dos gêneros *Arthrobacter*, *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Burkholderia*, *Bacillus*, *Caulobacter*, *Erwinia*, *Flavobacterium*, *Micrococcus*, *Pseudomonas* e *Serratia* (GALINDO *et al.*, 2019b; MARTINS *et al.*, 2018; OLIVEIRA *et al.*, 2018; YADAV *et al.*, 2020b). Entretanto, existem rizobactérias que podem se estabelecer tanto no interior como no exterior das células, pertencendo aos dois grupos, como por exemplo as bactérias do gênero *Burkholderia* (GRAY & SMITH, 2005).

As interações entre as plantas e o microbioma são foco de estudos em todo o mundo. Nas últimas décadas, o uso das PGPRs representou um desenvolvimento sustentável, sendo consideradas importantes na agricultura e em processos de remediação ambiental (KUMARI *et al.*, 2019). O uso agroecológico dessas rizobactérias promotoras de crescimento de plantas são de grande importância para a agricultura sustentável devido às suas habilidades em promover o crescimento das plantas e na supressão de patógenos (GALINDO *et al.*, 2018a, b, 2019a, b; MARTINS *et al.*, 2018). Além disso, essas bactérias ganharam atenção mundial nas últimas décadas devido à capacidade de assimilarem nutrientes do solo e de fornecê-los para as plantas, atuarem em mecanismos de defesa, melhorarem a textura do solo e realizarem a secreção de compostos extracelulares, tais como antibióticos, enzimas e hormônios que atuam na regulação de fatores de estresse nas plantas (CHEN *et al.*, 2013).

Dessa forma, essas bactérias aumentam a produtividade das plantas de forma ecológica, sem a utilização de fertilizantes minerais, preservando a saúde do solo e a qualidade dos alimentos (KHATOON *et al.*, 2020).

### 3.3 Fungos micorrízicos arbusculares

Os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) são organismos simbiotes obrigatórios, ou seja, necessitam de um hospedeiro para completar o seu ciclo de vida (BERRUTI *et al.* 2016; GAI *et al.*, 2015). As raízes da maioria das plantas cultivadas e florestais se associam com esses fungos formando micorrizas arbusculares que aumentam a absorção de água e nutrientes além de produzir bioestimulantes, resultando no crescimento e desenvolvimento das plantas (JABER; ENKERLI, 2016; LOPEZ; SWORD, 2015; MARTÍNEZ-MEDINA *et al.*, 2014).

Os FMA pertencem ao filo Glomeromycota e são distribuídos em três classes (Archaeosporomycetes Glomeromycetes e Paraglomeromycetes), cinco ordens (Archaeosporales, Diversisporales, Gigasporales, Glomerales e Paraglomerales), 15 famílias, 38 gêneros e 288 espécies (OEHL *et al.*, 2011; TEDERSOO *et al.*, 2018).

Já Redecker *et al.* (2013) classificaram os FMA como pertencentes a um filo (Glomeromycota), uma classe (Glomeromycetes), quatro ordens (Archaeosporales, Diversisporales, Glomerales e Paraglomerales), 10 famílias e 19 gêneros.

Entretanto, as duas classificações não são necessariamente excludentes, pois há *taxa* comuns. Portanto, deve-se ter cuidado para não considerar uma classificação melhor que a outra por apresentar mais ou menos *taxa* (STURMER *et al.*, 2014).

Registros fósseis sugerem que a interação entre os FMA e as plantas surgiu há cerca de 460 milhões de anos quando as plantas começaram a conquistar os ecossistemas terrestres (SANTANDER *et al.*, 2017). Aproximadamente 80% das plantas, incluindo a maioria das espécies cultivadas e florestais, desenvolveram essa associação micorrízica mutualística, onde os fungos utilizam o carbono sintetizado pela planta hospedeira como energia e as plantas aumentam sua capacidade de absorver água e nutrientes por meio das hifas fúngicas (FRENCH, 2017; ZHANG *et al.*, 2019, ZHU *et al.*, 2020). Essa simbiose melhora a disponibilidade dos recursos do solo e ajuda as plantas a responderem efetivamente às limitações ambientais (BALESTRINI *et al.*, 2018; LENOIR *et al.*, 2016; SHI *et al.*, 2019; TORRES *et al.*, 2018).

Esses fungos são capazes de passar através das células epidérmicas do sistema radicular da planta hospedeira e formar estruturas ramificadas chamadas arbusculos e vesículas. Através desta relação simbiótica, o micélio extrarradicular dos

FMA tem a capacidade de captar e transferir água e nutrientes para a planta hospedeira, proporcionando uma maior resistência contra estresses bióticos e abióticos (HASHIM *et al.*, 2016; POZO *et al.*, 2015).

Nesse sentido, os FMA são capazes de promover o crescimento das plantas de forma direta ou indireta. Na forma direta o fungo aprimora a nutrição das plantas por meio da absorção de minerais essenciais, como fósforo e nitrogênio, além de aumentar a liberação de fitohormônios, como auxinas, etileno e giberilinas e outros compostos voláteis que auxiliam no crescimento vegetal (CHANDRASEKARAN, 2020; PONS *et al.*, 2020; SUDHA *et al.*, 2016).

Na forma indireta, o fungo age como antagonista a fitopatógenos e desenvolve mecanismos de resistência a estresses bióticos e abióticos nas plantas hospedeiras possibilitando um maior desenvolvimento das plantas (BARELLI *et al.*, 2016; DIAGNE *et al.*, 2020). Além disso, as micorrizas são capazes de melhorar as propriedades físico-químicas do solo (WU *et al.*, 2019).

Alguns estudos comprovam o potencial dos FMA em melhorar a qualidade do solo influenciando sua estrutura e textura e, conseqüentemente, a fitossanidade, melhorando o crescimento e desenvolvimento das plantas (THIRKELL *et al.*, 2017; ZOU *et al.*, 2016). Wang *et al.* (2021), em estudos com tomate relataram que a colonização das raízes por FMA melhora o crescimento das plantas em decorrência do aumento na disponibilidade de ácido indolacético (AIA) e citocinina (CTK), além de acarreta na diminuição da concentração de ácido abscísico (ABA).

Por promover o crescimento e desenvolvimento das plantas, as PGPRs e os FMA podem ser usados na produção de biofertilizantes para aumentar a produtividade das culturas de forma sustentável (GALBIATTI *et al.*, 2011). Para isso, é necessário se conhecer a diversidade de bactérias e fungos promotores de crescimento de plantas. Tradicionalmente, os componentes do microbioma das plantas foram caracterizados através do isolamento e cultivo em diferentes condições de crescimento. No entanto, estas técnicas são limitadas ao isolamento em meios de cultura (LAKSMANAN; SELVARAJ; BAIS, 2014).

Dessa forma, o estudo da diversidade dos genomas coletivos dos microrganismos presentes em uma amostra ambiental (metagenômica), vem sendo utilizada no acesso

de toda a comunidade microbiana de uma amostra ambiental sem a necessidade do isolamento e cultivo desses microrganismos em laboratório (BULGARELLI *et al.*, 2013; HANDELSMAN *et al.*, 1998).

### **3.4 Fatores bióticos e abióticos influenciando as comunidades de microrganismos do solo.**

Os microrganismos do solo são os seres mais diversos e abundantes da Terra, porém não são todos os *taxa* de microrganismos que são abundantes no solo, sendo bactérias e fungos geralmente os mais frequentes (LENOIR *et al.*, 2016; SERNA-CHAVEZ *et al.*, 2013). Esses microrganismos desempenham papéis importantes na manutenção de várias funções ecossistêmicas como ciclagem de nutrientes e manutenção da fertilidade do solo, garantindo a regulação e estabilidade desses ecossistemas (DELGADO-BAQUERIZO *et al.*, 2016; MAESTRE *et al.*, 2015; ZENG *et al.*, 2019).

As comunidades de microrganismos do solo são moldadas por vários fatores bióticos e abióticos (WANG *et al.*, 2020). A interação entre esses fatores cria um ambiente propício para o desenvolvimento da vida microbiana (MITCHELL *et al.*, 2012). A composição da vegetação de um determinado ecossistema influencia as comunidades de microrganismos exercendo controle sobre as propriedades edáficas do solo por meio da formação da serrapilheira e da liberação de fotoassimilado na forma de exsudados radiculares (LUO *et al.*, 2019; REN *et al.* 2018; VEZZANI *et al.* 2018). Esse mecanismo ecológico funciona como fonte primária de carbono e energia que garante a formação e manutenção de microbiomas no solo (ZENG *et al.*, 2016; KOUR *et al.*, 2020a). Além disso, as raízes das plantas são importantes fontes adicionais de matéria orgânica no solo, bem como locais de interação entre plantas e microrganismos (BAUDOIN *et al.*, 2003).

O efeito da composição da vegetação nas propriedades físico-químicas do solo vem sendo amplamente estudado (DENG *et al.*, 2014). Zeng *et al.* (2016) encontraram diferenças na estrutura, composição e abundância das comunidades de bactérias em ecossistemas com diferentes coberturas vegetais de tundras, gramíneas, arbustos e árvores, acarretando em variações na composição do substrato e nos teores de carbono orgânico e nutrientes do solo. Li *et al.* (2017), relataram que o conteúdo de

nutrientes do solo tais como N, P, K e carbono orgânico diminuem gradualmente da zona de florestas para pastagens resultando em uma diminuição da diversidade bacteriana. Ao longo desse gradiente de vegetação há também uma diminuição da matéria orgânica e conseqüentemente da atividade microbiana (ARAÚJO *et al.*, 2012).

Diferentes taxa bacterianas podem estar associados a uma determinada espécie de planta ou uma determinada espécie de bactéria pode estar associada a uma espécie de planta específica, dependendo do tipo de solo em questão (BERG *et al.*, 2009; BULGARELLI *et al.*, 2012; SHEN *et al.*, 2013). Portanto, solos em bioma de floresta, de arbustos, ervas e de pastagens abrigam comunidades bacterianas específicas. Entretanto, isso não é observado para alguns grupos de fungos, principalmente os representantes do filo Glomeromycota que se associam a várias espécies de plantas (LEKBERG *et al.*, 2016; LI *et al.*, 2017).

As bactérias pertencentes aos filos Actinobacteria, Planctomycetes e Proteobacteria diferem consideravelmente em ecossistemas com diferentes coberturas vegetais (ZENG *et al.*, 2016). Araujo *et al.* (2017a) identificaram alta abundância de Acidobacteria em formação de pastagens, Proteobacteria em solos com formação vegetal arbustiva e árvores esparsas e uma alta abundância de Actinobacteria e Proteobacteria em solos com formação arbórea.

A variação nas comunidades microbianas ao longo de um gradiente de vegetação está relacionada a alterações das propriedades químicas do solo que variam nas diferentes coberturas vegetais (ARAÚJO *et al.*, 2018b; ZENG *et al.*, 2016). O solo é um ambiente heterogêneo com vários microambientes que comportam diferentes comunidades microbianas mesmo situadas a alguns milímetros de distância (FIERER *et al.*, 2017). Durrer *et al.* (2017) relataram que a substituição de ecossistemas florestais por áreas de campo causa uma homogeneização das condições ambientais do solo, diminuindo a diversidade das comunidades microbiana (BURNS *et al.*, 2015; KURAMAE *et al.*, 2012).

Dentre as principais propriedades do solo que influenciam as comunidades de microrganismos estão a umidade, pH, temperatura, carbono orgânico e os teores de N, P e K (BRU *et al.*, 2011; MORISSEY *et al.*, 2016; OLIVERIO *et al.*, 2017; TIAN *et al.*, 2018). O pH do solo é responsável por uma maior variação das comunidades

bacterianas afetando a estrutura, composição e diversidade de bactérias no solo (SHEN *et al.*, 2013; XIONG *et al.*, 2012). Além disso, as propriedades edáficas do solo influenciam a distribuição geográfica desses microrganismos (RODRIGUEZ-ECHEVERRÍA *et al.*, 2017). Ceola *et al.* (2021) também relataram uma maior influência do pH na estrutura, composição e diversidade das comunidades fúngicas.

A importância do pH do solo como um dos principais fatores na composição de comunidades de fungos e bactérias em ecossistemas terrestres é bem conhecido (CHU *et al.*, 2010; LAUBER *et al.*, 2009; TIAN *et al.*, 2018). Zeng *et al.* (2019) relataram que o mecanismo mais provável pelo qual o pH afeta a composição das comunidades microbianas do solo é através da regulação da disponibilidade de nutrientes.

Em ecossistemas naturais, as mudanças nos fatores climáticos muitas vezes determinam mudanças na vegetação e conseqüentemente nas propriedades do solo afetando indiretamente as comunidades de microrganismos e a ecologia do solo (GAVRICHKOVA *et al.*, 2018; ZHANG *et al.*, 2018). Os principais fatores climáticos que afetam indiretamente as comunidades microbianas são a temperatura e a precipitação (GUO *et al.*, 2018; COWLES *et al.*, 2018).

Alguns estudos vêm analisando padrões de distribuição geográfica de comunidades bacterianas e fúngicas em ecossistemas terrestres (CAPROSO *et al.*, 2011; LIU *et al.*, 2014; OPIK *et al.*, 2013). A distância geográfica é um dos fatores relacionados com a mudanças na composição das comunidades bacterianas (LUO *et al.*, 2019). Zeng *et al.* (2019) relataram que a similaridade das comunidades bacterianas foram significativamente correlacionada com a distância geográfica, revelando que o isolamento espacial afetou a estrutura das comunidades. Em comunidades de FMA, a distância geográfica possui um efeito maior do que o tipo de vegetação e as propriedades do solo (CEOLA *et al.*, 2021).

Um outro fator que influencia na distribuição das comunidades de microrganismos do solo é o gradiente de altitude (YAO *et al.*, 2017; ZHANG *et al.*, 2018). Estudos da diversidade ao longo de um gradiente altitudinal é um dos padrões fundamentais em biogeografia animal e vegetal (CARDELUS *et al.*, 2006; HERZOG *et al.*, 2005). Shen *et al.* (2013) relataram que tanto a diversidade quanto a composição das comunidades bacterianas foram nitidamente diferentes ao longo de um gradiente de altitude. Por

outro lado, Fierer *et al.* (2011) encontraram apenas variação da composição em diferentes altitudes, não encontrando diferenças significativas para a diversidade. Isso sugere que existem outros fatores que influenciam as comunidades bacterianas, como o pH (GRIFFITHS *et al.*, 2011; SHEN *et al.*, 2013).

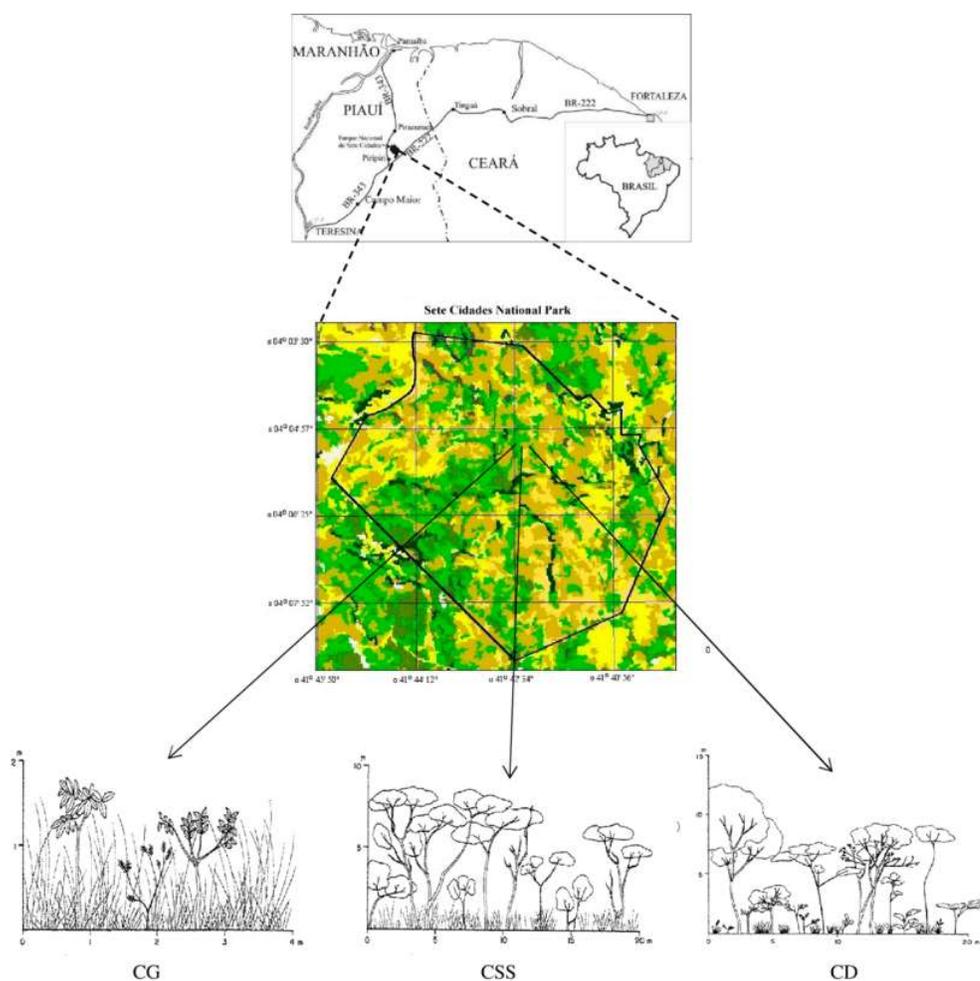
Os estudos de diversidade microbiana foram, por muito tempo, afetados pela impossibilidade de cultivo da maioria dos microrganismos dos solo (CHU *et al.*, 2010). Porém, com o surgimento da biologia molecular e da bioinformática, análises sem precedentes de comunidades microbianas de vários ambientes vêm sendo realizadas (VENTER *et al.*, 2004).

O sequenciamento de última geração é uma tecnologia eficiente em identificar *taxa* de bactérias e fungos por meio do sequenciamento de amplicon do gene de rRNA 16S e 18S, respectivamente (MANZONI *et al.*, 2014; WIEDER *et al.*, 2014). Essas técnicas, conhecidas como técnicas moleculares independentes de cultivo, como a metagenômica, têm tornado possível a caracterização taxonômica e funcional de comunidades microbianas em diferentes ambientes (BULGARELLI *et al.*, 2013). Portanto, o conhecimento da estrutura, diversidade e composição das comunidades microbianas do solo possibilita a identificação de fatores bióticos e abióticos que influenciam na dinâmica dessas comunidades em um determinado ambiente.

## 4 METODOLOGIA

### 4.1 Área de estudo

O estudo foi conduzido em área de Cerrado nativo localizada do município de Piracuruca, no estado do Piauí; Parque Nacional de Sete Cidades (PNSC): 04°02' -08' S e 41°40' -45' W) (Figura 1). A região apresenta clima sub-úmido a úmido com um período de deficiência hídrica e com baixa amplitude térmica. Existem duas estações bem distintas (chuvosa e seca) durante o ano, com temperatura média anual de 25°C. A área possui uma precipitação média anual de 1558 mm, que ocorre principalmente nos meses de fevereiro, março e abril.



**Figura 1:** Gradiente de vegetação de Cerrado nativo do Parque Nacional de Sete Cidades, Piauí, Brasil. CG – Campo gramineoide; CSS – Cerrado *stricto sensu*; CD – Cerradão.

Diferentes áreas de Cerrado foram avaliadas: Campo graminoide, Cerrado *stricto sensu* e Cerradão (Tabela 1). Basicamente, o Campo graminoide é coberto por um contínuo estrato de gramas; Cerrado *stricto sensu* é coberto por gramas, arbustos, árvores baixas e estrato lenhosos e o Cerradão é coberto por um estrato lenhoso com uma densidade variável de arbustos e árvores (COUTINHO, 1978).

**Tabela 1:** Características da vegetação do Cerrado nativo no estado do Piauí (OLIVEIRA *et al.*, 2007).

	Campo graminoide	Cerrado <i>Stricto Sensu</i>	Cerradão
Riqueza de plantas*	4,7	11	17
Diversidade de plantas**	0,2	0,85	1,10
Densidade de plantas***	4,7	27,1	35,0
Vegetação****	a	b	c

\* Espécie/100 m<sup>2</sup>; \*\* H/100 m<sup>2</sup>; \*\*\* indivíduos/100 m<sup>2</sup>; \*\*\*\* espécies de plantas presentes

<sup>a</sup> *Andropogon fastigiatus*; *Aristida longifolia*; *Eragrostis maypurensis*

<sup>b</sup> *Anacardium occidentale*, *Andropogon fastigiatus*; *Aristida longifolia*; *Combretum mellifluum*; *Hymenaea courbaril*; *Lippia origanoides*; *Magonia pubescens*; *Plathymentia reticulata*; *Qualea grandiflora*; *Simarouba versicolor*; *Terminalia fagifolia*; *Vatairea macrocarpa*.

<sup>c</sup> *Anacardium occidentale*; *Aspidosperma discolor*; *Casearia grandiflora*; *Copaifera coriacea*; *Parkia platycephala*; *Piptadenia moniliformis*; *Plathymentia reticulata*; *Qualea parviflora*; *Terminalia fagifolia*; *Thiloa glaucocarpa*.

## 4.2 Análise química do solo

Cada área (Campo graminoide, Cerrado *stricto sensu* e Cerradão) foi dividida em três transectos (replicações) onde as amostras de solos foram coletadas em uma profundidade de 0-20 cm (três pontos por transecto) em março (estação chuvosa) de 2014. Todas as amostras de solos foram imediatamente armazenadas em sacos plásticos, seladas e transportadas em uma caixa de isopor com gelo para o laboratório. As amostras foram peneiradas através de uma tela de 2 mm e homogeneizadas para as análises químicas.

O pH do solo foi determinado em um extrato de solo/água de 1:2,5. Os íons de K<sup>+</sup> diluídos foram extraídos usando o método de extração Mehlich-1 e determinados por calorimetria e fotometria, respectivamente. O carbono orgânico total (TOC) foi

determinado pelo método de combustão úmida usando uma mistura de dicromato de potássio e ácido sulfúrico sob aquecimento (YEOMANS e BREMNER, 1988).

### **4.3 Preparação da biblioteca**

As comunidades microbianas foram acessadas utilizando as bibliotecas de fungos e bactérias de Araújo et al. (2017a, b). A biblioteca bacteriana era composta de 5617 unidades taxonômicas operacionais (OTUs) em nível de gênero, das quais 232 foram identificados na literatura como promotores de crescimento de plantas. Para serem consideradas promotoras de crescimento de plantas, as bactérias devem ser capazes de disponibilizar nutrientes no solo, induzir resistência sistêmica a doenças nas plantas, suprimir patógenos e ser eficiente na colonização da rizosfera e na competição com outras bactérias (ASAD et al., 2019; BACKER et al., 2018; LUDUEÑA et al., 2018). Com base nisso, foram selecionados, da biblioteca bacteriana, somente os gêneros que foram relatados na literatura como promotores de crescimento de plantas e construído uma nova biblioteca composta apenas por gêneros de PGPR.

Para fungos, foi utilizada uma biblioteca de 2271 OTUs das quais 65 foram classificadas como fungos micorrízicos arbusculares pertencentes ao filo Glomeromycota. Os FMA são classificados na literatura como fungos que possuem a capacidade de promover o crescimento de plantas por vários mecanismos diretos e indiretos (CHANDRASEKARAN, 2020; PONS et al., 2020).

### **4.4 Análise dos dados**

Para comparar a estrutura das comunidades de microrganismos promotores de crescimento de plantas entre os três locais e avaliar a influência das propriedades químicas do solo na estrutura das comunidades, usamos a Análise de Redundância (RDA) utilizando Canoco 4.5 (Biometria, Wageningen, Países Baixos). As variáveis ambientais foram transformadas  $\log(x + 1)$  exceto pH. Anteriormente, a função “decorana” foi realizada a fim de escolher o melhor modelo de ordenação, e esta análise apoiou o uso de RDA. Portanto, uma RDA preliminar (função "rda") foi realizada com todas as variáveis ambientais disponíveis: umidade, TOC, N, P, K, CEC e pH. Variáveis ambientais significantes ( $p < 0,05$ ) foram selecionadas com Função “ordistep”, confirmada por “anova.cca ” e então retidas para a RDA final. Para avaliar a

influência das propriedades químicas do solo sobre a comunidade microbiana, usamos a Seleção Avançada (FS) seguida pelo teste de Permutação de Monte Carlo com 1000 permutações aleatórias. As medidas de diversidade (riqueza e Shannon) foram calculadas com o *software* PAST v.4 (HAMMER *et al.*, 2001).

Na determinação da abundância diferencial de grupos bacterianos entre os locais, uma tabela a nível de gênero foi usada como entrada no *software* STAMP (PARKS e BEIKO, 2010). Os valores P foram calculados com base no teste t de dois lados de Welch, e correção usando Benjamini-Hochberg FDR. Além disso, para investigar a correlação dos gêneros bacterianos e grupos de fungos do filo Glomeromycota com as propriedades ambientais, usamos o coeficiente de correlação de classificação de Spearman usando R (R Development Core Team, 2007).

Finalmente, a análise de rede de co-ocorrência foi realizada para avaliar a complexidade das interações entre *taxa* microbiano em cada local. A análise de rede é uma ferramenta útil para investigar potenciais interações entre *taxa* microbiano por meio de padrões de co-ocorrência, ajudando a decifrar a estrutura e complexidade das comunidades por meio da análise de várias propriedades, como a proporção de interações positivas e negativas, identificação de centros e espécies-chave dentro da comunidade, entre outros (BARBERAN *et al.*, 2012). Para isso, a análise de co-ocorrência não aleatória foi realizada usando o módulo Python 'SparCC', uma ferramenta capaz de estimar valores de correlação de composição de dados (FRIEDMAN e ALM, 2012). A fim de diminuir o número de correlações, incluímos apenas as OTUs com mais de 50 sequências, o que representou mais de 95% das sequências totais. Para cada rede, as correlações SparCC foram calculadas e apenas correlações fortes (SparCC > 0,9 ou < 0,9) e altamente significativas ( $P < 0,01$ ) foram selecionadas. Os nós na rede representam *taxa* em nível de gênero, enquanto as bordas representam correlações significativamente positivas ou negativas entre os nós. Os gráficos de rede foram feitos com base em um conjunto de medidas, como número de nós, número de arestas, modularidade, número de comunidades, conectividade média de nós, média do comprimento do caminho, diâmetro e distribuição cumulativa de graus. A visualização da rede e propriedades mensuradas foram calculadas com a plataforma interativa Gephi (BASTIAN e JACOMY, 2009).

## 5 RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 5.1 Parâmetros químicos do solo

A análise das propriedades do solo mostrou um padrão distinto entre Campo graminoide e as outras duas fitofisionomias (Tabela 2). O solo sob Campo graminoide apresentou os menores valores de umidade, temperatura, carbono orgânico total (COT), N, P e pH. A temperatura e o pH foram os parâmetros que diferiram estatisticamente entre as três áreas estudadas. No geral, Cerrado *stricto sensu* e Cerradão foram similares quanto às propriedades químicas do solo.

**Tabela 2:** Média das propriedades químicas do solo ao longo de um gradiente de Cerrado nativo do Piauí, Nordeste do Brasil (ARAUJO *et al.*, 2017).

Área	Umidade (%)	Temperatura (°C)	COT g kg <sup>-1</sup>	N g kg <sup>-1</sup>	pH	P mg kg <sup>-1</sup>	K cmolc kg <sup>-1</sup>	CTC cmolc kg <sup>-1</sup>
CG	7.3 <sup>c</sup>	32.1 <sup>c</sup>	4.3 <sup>c</sup>	0.1 <sup>c</sup>	4.3 <sup>c</sup>	3.9 <sup>c</sup>	1.4 <sup>b</sup>	2.31 <sup>b</sup>
CSS	10.5 <sup>b</sup>	30.5 <sup>b</sup>	8.2 <sup>b</sup>	0.3 <sup>b</sup>	4.7 <sup>a</sup>	4.7 <sup>b</sup>	1.8 <sup>b</sup>	2.11 <sup>b</sup>
CD	11.9 <sup>b</sup>	28.3 <sup>a</sup>	9.1 <sup>b</sup>	0.4 <sup>b</sup>	4.6 <sup>ab</sup>	4.5 <sup>b</sup>	1.6 <sup>b</sup>	2.35 <sup>b</sup>

CG – Campo graminoide; CSS – Cerrado *stricto sensu*; CD – Cerradão.

COT - Carbono orgânico total; CTC - capacidade de troca catiônica.

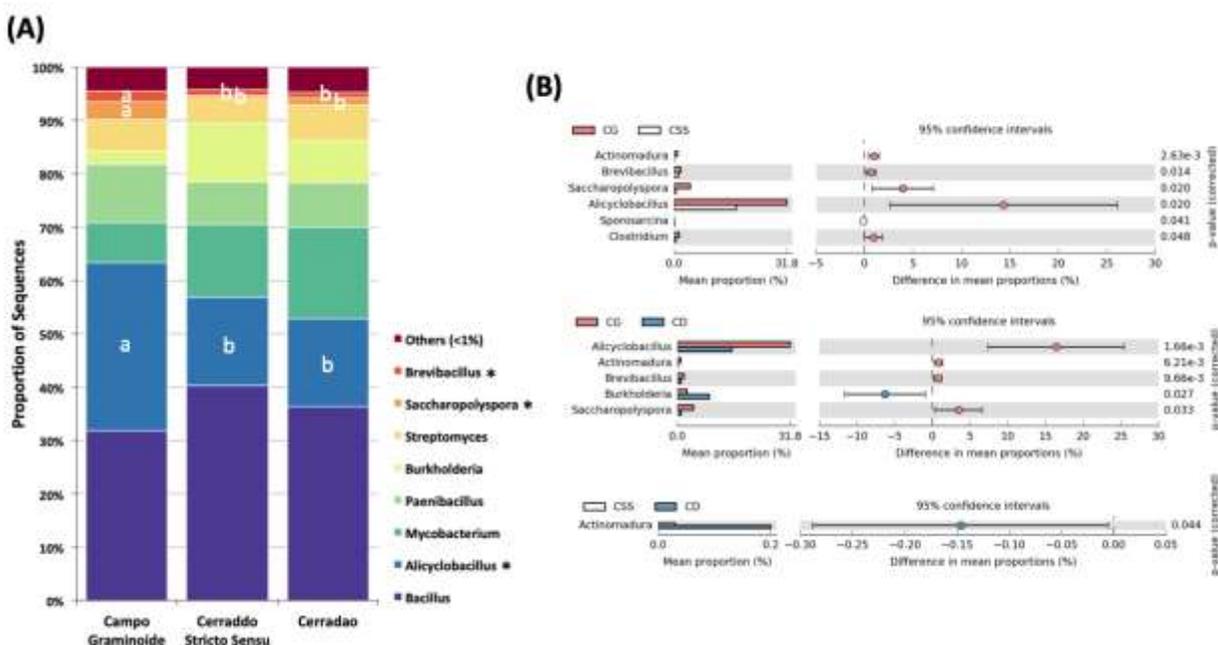
Valores seguidos pela mesma letra em cada coluna não são significativamente diferentes no nível de 5%, conforme determinado pelo teste t de Student.

O tipo de cobertura vegetal de uma determinada área biogeográfica influencia as propriedades químicas do solo (LUO *et al.*, 2019; ZENG *et al.*, 2016). A vegetação do Campo graminoide é formada predominantemente por gramíneas e arbustos esparsos (OLIVEIRA *et al.*, 2007). Li *et al.* (2017), relataram que em solos com formação vegetal de gramíneas as propriedades químicas do solo diferem de áreas com maior densidade de plantas, como observado em regiões florestais, onde a entrada de carbono é muito mais acentuada devido uma maior quantidade e qualidade da serapilheira. Isso é observado nas áreas de Cerrado *stricto sensu* e Cerradão que possuem uma vegetação muito mais densa que o Campo graminoide.

## 5.2 Comunidades de rizobactérias promotoras de crescimento de plantas

Dentre os gêneros de PGPR, *Alicyclobacillus*, *Bacillus*, *Micobacterium* e *Paenibacillus* foram os mais dominantes em todas as fitofisionomias sendo responsáveis por mais de 75% das sequências analisadas (Figura 2A). A abundância relativa dos gêneros *Alicyclobacillus*, *Brevibacillus* e *Saccharopolyspora* no Campo graminoide diferiu significativamente das outras fitofisionomias ( $p < 0.05$ ). Os resultados mostraram ainda um enriquecimento de gêneros bacterianos específicos no Campo graminoide. No Campo graminoide houve um enriquecimento de cinco OTUs com alta abundância de *Alicyclobacillus* e *Saccharopolyspora*. Já no Cerrado *stricto sensu*, houve o enriquecimento de apenas uma OTU do gênero *Sporosarcinas*.

Na comparação entre Campo graminoide e Cerradão, o primeiro enriqueceu quatro OTUs com alta abundância de *Alicyclobacillus* e *Saccharopolyspora*, enquanto o segundo enriqueceu apenas uma única OTU do gênero *Burkholderia*. Na comparação do Cerrado *stricto sensu* e Cerradão, o primeiro enriqueceu uma única OTU do gênero *Actinomadura*, enquanto o segundo não enriqueceu nenhuma OTU bacteriana (Figura 2B).



**Figura 2:** (A) Composição e abundância das comunidades bacterianas em nível de gênero. Os filós bacterianos com abundância relativa menor a 1% foram agrupados para formar a categoria “Outros”. (B)

Abundância diferencial de sequências afiliadas a gêneros bacterianos em solos com um gradiente de vegetação do Cerrado baseado na metagenômica do gene rRNA 16S. Os valores P foram calculados com base no teste t de Welch bilateral corrigido usando Benjamini-Hochberg FDR.

O gênero *Bacillus* é um dos gêneros mais abundantes de PGPRs presentes em solos de vários biomas, inclusive no Cerrado, ocupando vários nichos ecológicos (RAMPELOTTO *et al.*, 2013; SAXENA *et al.*, 2019). As espécies pertencentes a esse gênero são conhecidas por promoverem o crescimento das plantas por vários mecanismos como a fixação biológica de nitrogênio, produção de sideróforos, solubilização de fosfato e biossíntese de fitormônios (EFE, 2020).

Nas três fitofisionomias de Cerrado estudadas, o gênero *Bacillus* foi o mais predominante dentre os gêneros promotores de crescimento de plantas. Araujo *et al.* (2012) estudando as comunidades bacterianas dos solos do Cerrado relataram que o gênero *Bacillus* teve uma baixa abundância representando apenas 0,2% do total das sequências analisadas. Nossos resultados corroboram com os achados de Araujo *et al.* (2021), que identificaram uma maior abundância do gênero *Bacillus* em solos de Cerrado nativo.

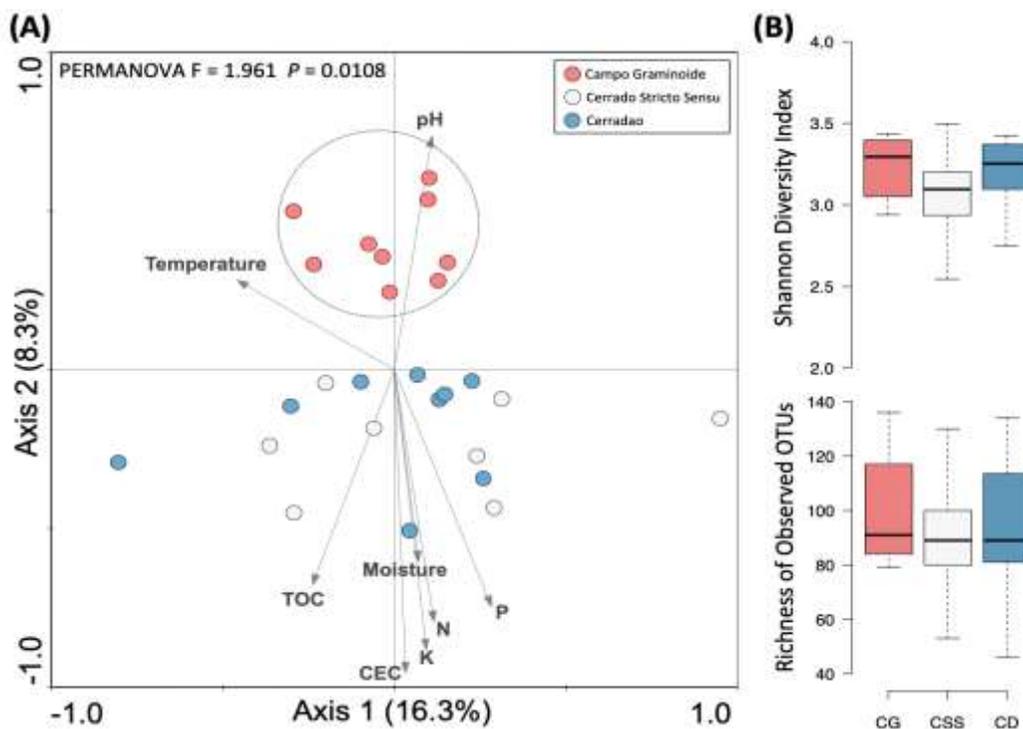
Dotado de uma enorme diversidade genética e metabólica, o gênero *Bacillus* e gêneros derivados (*Alicyclobacillus*, *Brevibacillus* e *Paenibacillus*), desempenham múltiplas funções ecológicas nos ecossistemas do solo desde a ciclagem de nutrientes até a tolerância das plantas a estresses (YADAV *et al.*, 2015). Isso reforça a importância dessas bactérias em solos do Cerrado, tendo em vista que se trata de solos pobres em nutrientes e com elevadas concentrações de Al.

A maior abundância dos gêneros *Alicyclobacillus* e *Saccharopolyspora* no Campo gramineoide sugerem uma maior tolerância dessas bactérias a condições desfavoráveis, uma vez que os solos dessa região possuem pH relativamente baixo, deficiência hídrica e nutricional, principalmente quanto aos teores de fósforo e de matéria orgânica que são mais baixas do que nas outras fitofisionomias (HARTMANN *et al.*, 2014).

A abundância relativa de alguns gêneros de PGPRs tais como *Alicyclobacillus*, *Brevibacillus* e *Saccharopolyspora*, foram similares no Cerrado *stricto sensu* e Cerradão, diferindo no Campo gramineoide. Isso pode estar relacionado à similaridade

entre as propriedades químicas dos solos encontrados no Cerrado *stricto sensu* e Cerradão. Araujo *et al.* (2017a) também encontraram similaridade nas propriedades químicas do solo e da vegetação no Cerrado *stricto sensu* e Cerradão, resultando em comunidades bacterianas semelhantes. O Campo graminoide apresentou diferenças nas propriedades do solo e comunidades bacterianas em relação ao Cerrado *stricto sensu* e Cerradão.

A RDA mostrou as diferenças entre a estrutura da comunidade de PGPR nas diferentes fitofisionomias e relacionou com as propriedades do solo (Figura 3A). A RDA explicou 24,6% da variância total das OTUs bacterianas, das quais 16,3% e 8,3% são exibidas nos eixos 1 e 2 respectivamente. A análise mostrou um agrupamento da comunidade de PGPR encontradas no Campo graminoide em torno das variáveis pH e temperatura, indicando correlação positiva (PERMANOVA  $F = 1.961$ ,  $p = 0,0108$ ). As comunidades de PGPR encontradas no Cerrado *stricto sensu* e Cerradão se correlacionaram positivamente aos teores de umidade, COT, N, P, K e CTC e se correlacionaram negativamente ao pH e temperatura ( $F = 1.961$ ,  $p = 0,0108$ ). A diversidade bacteriana medida pelo índice de Shannon e a riqueza de OTUs não diferiram estatisticamente entre as três fitofisionomias (Figura 3B).



**Figura 3:** Estrutura e diversidade de comunidades bacterianas ao longo de três gradientes de vegetação de Cerrado nativo do Piauí baseado no gene rRNA 16S. (A) Análise de Redundância (RDA) associando a estrutura das comunidades bacterianas às propriedades químicas do solo. (B) Diversidade e riqueza das comunidades bacterianas em nível de OTUs.

Alguns estudos têm relatado que as propriedades edáficas do solo influenciam significativamente as comunidades bacterianas (ARAUJO *et al.*, 2021; TIAN *et al.*, 2018). Neste estudo as propriedades químicas do solo variaram entre Campo graminoide e as outras duas áreas (Cerrado *stricto sensu* e Cerradão), que apresentaram parâmetros semelhantes. Essas diferenças influenciaram na estrutura das comunidades bacterianas entre as áreas, e os principais fatores de distribuição dessas comunidades foram pH e temperatura, que apresentaram correlação positiva com as comunidades bacterianas do Campo graminoide e correlação negativa com as comunidades do Cerrado *stricto sensu* e Cerradão.

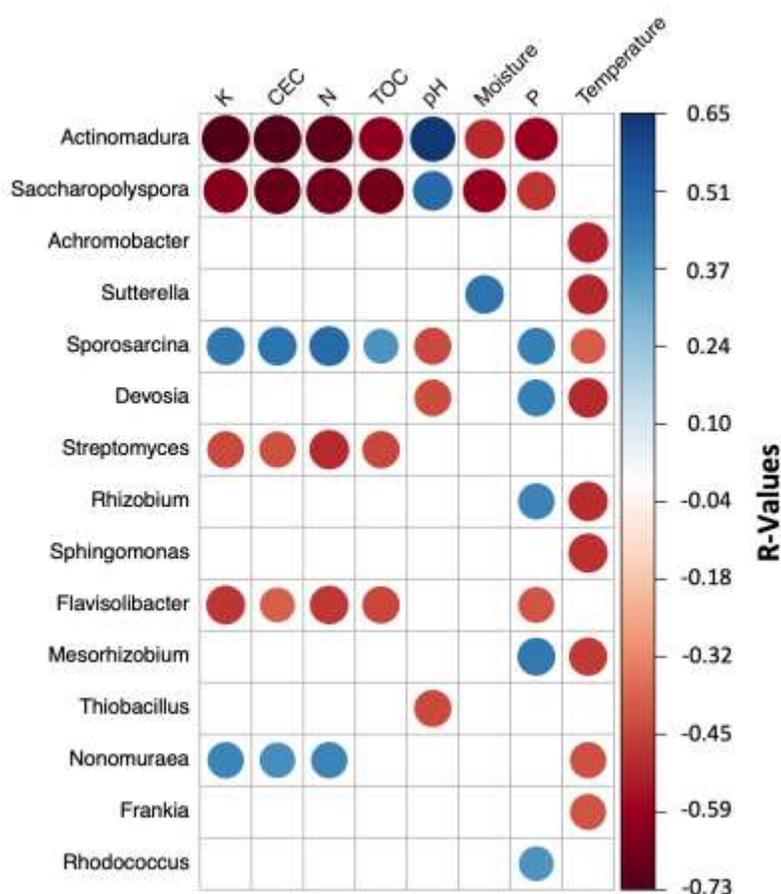
Estudos apontam o pH e a temperatura como os principais fatores de distribuição das comunidades bacterianas no solo (COWLES *et al.*, 2018; XIONG *et al.*, 2012), enquanto outros destacam apenas o pH como o principal fator (CHU *et al.*, 2010; GRIFFITHIS *et al.*, 2011). Além do pH e temperatura, outros fatores edáficos possuem efeitos significativos na estrutura e distribuição das comunidades bacterianas do solo: carbono orgânico total (TOC), capacidade de trocas de cátions (CTC) e teores de umidade, N, P e K (LOPES *et al.*, 2021; LI *et al.*, 2017). As comunidades bacterianas do Cerrado *stricto sensu* e Cerradão tiveram correlação positiva com com TOC, CTC, umidade e teores de N, P e K.

O conteúdo de nutrientes do solo é distinto em regiões com diferentes coberturas vegetal diminuindo gradualmente de zonas de floresta para zonas com menor densidade de plantas, resultando na diminuição da diversidade e riqueza bacteriana (LI *et al.*, 2017). Yang *et al.* (2019) relataram que a riqueza e diversidade bacteriana foram significativamente correlacionadas com a riqueza de plantas, pH do solo e teor de nitrogênio. Entretanto, neste estudo, o índice de diversidade de Shannon e a riqueza de OTUs não apresentaram diferenças significativas entre as áreas.

Portanto, a riqueza e diversidade bacteriana entre os locais não diferiu significativamente, mas a composição das comunidades bacterianas foi significativamente distinta, sugerindo que essas comunidades mudam ao longo de um

gradiente de vegetação, alinhado a vários outros estudos (DENG *et al.*, 2014; LUO *et al.*, 2019; ZENG *et al.*, 2016).

A análise de Spearman avaliou a correlação entre os gêneros bacterianos individuais e as propriedades químicas do solo (Figura 4). Os resultados mostraram que gêneros bacterianos específicos correlacionaram com algum dos parâmetros do solo. Os gêneros *Actinomadura* e *Saccharopolyspora* apresentaram correlação negativa significativa com os teores de N, P, K, CTC, COT e umidade, e tiveram correlação positiva com o pH do solo. Por outro lado, o gênero *Sporosarcina* correlacionou positivamente com os teores de N, P, K, CTC e COT; mas apresentou correlação negativa com o pH. A temperatura foi o único parâmetro analisado que não teve correlação positiva com nenhum gênero bacteriano, apresentando correlação negativa com o maior número de gêneros.



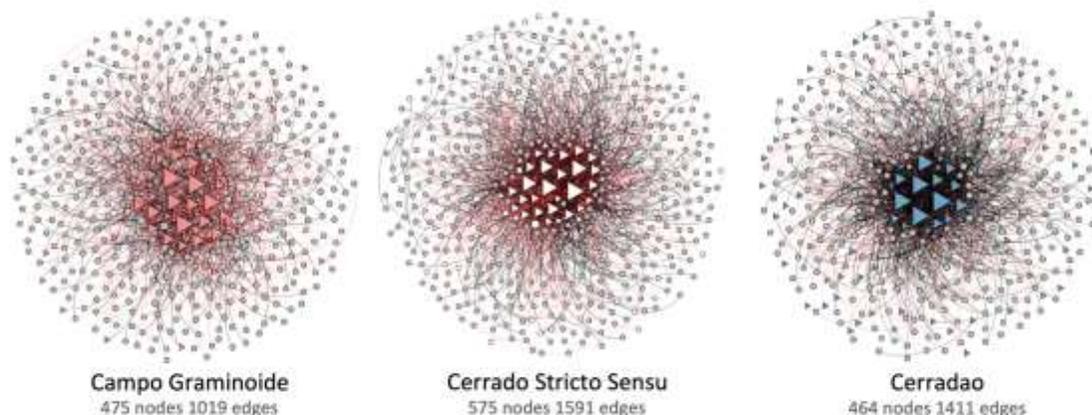
**Figura 4:** Mapa de calor dos coeficientes de correlação de classificação de Spearman entre os gêneros bacterianos e os fatores do solo. Apenas as correlações significativas ( $P < 0,05$ ) são mostradas. O gradiente de cor e o tamanho do círculo são proporcionais ao peso da correlação. As correlações positivas são mostradas em azul e as negativas em vermelho.

Alguns gêneros bacterianos se correlacionaram positivamente com os teores de pH, N, P, K, CTC e COT, indicando relação entre a comunidade bacteriana e a fertilidade do solo, corroborando com estudos prévios (ZHANG et al., 2013; ZENG et al., 2019). Os gêneros *Actinomadura* e *Saccharopolyspora* apresentaram correlação positiva com o pH do solo, enquanto que o gênero *Sporosarcina* correlacionou positivamente aos teores de nutrientes do solo.

*Actinomadura* e *Saccharopolyspora* são gêneros do filo Actinobacteria. Estudos anteriores correlacionaram este filo aos teores de pH do solo, relatando um aumento da diversidade e abundância de Actinobacteria com o aumento do pH (LAUBER et al., 2009; ARAUJO et al., 2020). Sayed et al. (2019) relataram que bactérias do gênero *Saccharopolyspora* são tolerantes a altos valores de pH. Outros estudos afirmam que a maior diversidade de Actinobactérias foi encontrada em solos com pH quase neutro (CHRONÁKOVA et al., 2015). O gênero *Esporosarcina* pertence ao filo Firmicutes, que são bactérias que vivem em ambientes copiotróficos e são frequentemente correlacionadas aos teores de nutrientes do solo (LEF et al., 2015). Nossos resultados correlacionaram positivamente o gênero *Esporosarcina* aos teores de N, P, K, CTC e COT e, negativamente, ao pH do solo.

Portanto, o pH do solo influencia fortemente as comunidades bacterianas em um ecossistema, atuando como um filtro ambiental, selecionando grupos microbianos específicos e regulando a diversidade e a composição das comunidades de microrganismos (WANG et al., 2019). Neste estudo identificamos correlações positivas e negativas tanto do pH quanto dos teores de nutrientes do solo a gêneros bacterianos específicos confirmando a importância desses fatores nas comunidades microbianas.

A comparação da complexidade das conexões dentro do microbioma bacteriano de cada local foi realizada por meio da análise de rede de co-ocorrência das comunidades bacterianas em solos de diferentes fitofisionomias do Cerrado baseada no gene rRNA 16S (Figura 5).



**Figura 5:** Análise de rede de co-ocorrência das comunidades bacterianas em solos de diferentes fitofisionomias do Cerrado baseada no gene rRNA 16S. Uma conexão representa correlação SparCC com magnitude  $> 0,7$  (correlação positiva - bordas cinzas) ou  $< - 0,7$  (correlação negativa - bordas vermelhas) e estatisticamente significativa ( $P \leq 0,01$ ). Cada nó representa taxa no nível OTU e o tamanho do nó é proporcional ao número de conexões (ou seja, grau). A cor dos nós é baseada na centralidade entre as entrelinhas, onde cores mais escuras indicam valores mais altos. Os nós em forma de triângulo se referem a grupos PGPB e as formas de círculo se referem a grupos não-PGPB.

Cada local apresentou diferentes complexidades das comunidades bacterianas. Em geral, o microbioma do Cerrado *stricto sensu* apresentou uma maior complexidade com 575 nós, 1591 correlações, grau médio de 5,534 e coeficiente de agrupamento de 0,437. Já o Cerradão apresentou 464 nós, 1411 correlações, grau médio de 6,08 e coeficiente de agrupamento de 0,356; enquanto que o Campo graminoide apresentou uma menor complexidade com 475 nós, 1019 correlações, grau médio de 4,291 e coeficiente de agrupamento de 0,298, além de possuir uma maior proporção (50%) de correlações negativas (Tabela 2).

**Tabela 3:** Correlações e propriedades topológicas de redes de microbiomas em solos do Cerrado nativo do Piauí.

Propriedades das redes	CG	CSS	CD
Número de nós <sup>a</sup>	475	575	464
Número de correlações <sup>b</sup>	1019	1591	1411
Correlações positivas <sup>c</sup>	512 (50%)	831 (52%)	1069 (75%)
Correlações negativas <sup>d</sup>	507 (50%)	760 (48%)	342 (25%)
Correlações pgpr-pgpr	97 (10%)	94 (6%)	48 (3%)

Correlações pgpr-bac	922 (90%)	1497 (94%)	1363 (97%)
Modularidade <sup>e</sup>	18,4	5,55	0,45
Número de comunidades <sup>f</sup>	161	174	133
Diâmetro da rede <sup>g</sup>	12	9	9
Comprimento médio da rede <sup>h</sup>	4,202	3,501	3,29
Grau médio <sup>i</sup>	4,291	5,534	6,08
Coeficiente de agrupamento <sup>j</sup>	0,298	0,437	0,356

<sup>a</sup>Táxon microbiano (em nível de gênero) com pelo menos uma correlação significativa ( $P < 0,01$ ) e forte ( $\text{SparCC} > 0,7$  ou  $< -0,7$ );

<sup>b</sup>Número de conexões / correlações obtidas pela análise SparCC; correlação positiva cSparCC ( $> 0,7$  com  $P < 0,01$ );

<sup>d</sup>SparCC correlação negativa ( $< -0,7$  com  $P < 0,01$ );

<sup>e</sup>A capacidade dos nós de formar comunidades altamente conectadas, ou seja, uma estrutura com alta densidade de conexões entre nós (inferida por Gephi);

<sup>f</sup>A comunidade é definida como um grupo de nós densamente conectados internamente (Gephi);

<sup>g</sup>A maior distância entre os nós da rede, medida em número de arestas (Gephi);

<sup>h</sup>Distância média da rede entre todos os pares de nós ou o comprimento médio de todas as bordas da rede (Gephi);

<sup>i</sup>O número médio de conexões por nó da rede, ou seja, a conectividade do nó (Gephi);

<sup>j</sup>Como os nós estão embutidos em sua vizinhança e o grau em que eles tendem a se agrupar (Gephi).

CG – Campo graminoide; CSS – Cerrado *stricto sensu*; CD – Cerradão.

A análise de rede é uma ferramenta amplamente utilizada para analisar as conexões entre as comunidades microbianas do solo e dessa forma auxiliar na compreensão da complexidade das interações entre os microrganismos (YANG *et al.*, 2019). De acordo com as propriedades topológicas das redes calculadas para cada área, o microbioma do Cerrado *stricto sensu* apresentou uma comunidade bacteriana mais conectada, seguido por Cerradão e Campo graminoide.

Alta complexidade das interações de microrganismos foram observadas em solos com baixo conteúdo de nutrientes e submetidos a condições estressantes, que resultaram em um aumento da diversidade taxonômica e funcional, refletindo em uma rede ecológica mais complexa (MENDES *et al.*, 2017; GOSS-SOUZA *et al.*, 2017).

As plantas também podem definir o contexto ambiental para a ocorrência de interações microbianas. Os nutrientes disponibilizados no solo por meio da cobertura vegetal (C, N, P, K e matéria orgânica), desempenham papéis importantes na competição por recursos e nas interações entre espécies de microrganismos (SCHLATTER *et al.*, 2015). Dessa forma, a dinâmica nas comunidades de plantas

modifica as interações entre os microrganismos modificando a atividade funcional dos ecossistemas. Nossos resultados corroboram com esses dados pois, diferentes interações entre os microrganismos foram observadas nas três áreas estudadas, que possuem cobertura vegetal distintas, e diferentes teores de nutrientes.

Os solos do Cerrado *stricto sensu* e Cerradão possuem uma maior disponibilidade de nutrientes, maior umidade e menor temperatura em relação ao Campo graminoide, sugerindo condições menos estressantes. Entretanto, essas duas áreas exibiram uma maior complexidade das interações microbianas. Isso pode estar relacionado ao fato das PGPRs estarem envolvidas na disponibilidades de nutrientes no solo fazendo com que exista uma maior interação entre esses microrganismos.

Portanto, a maior complexidade das redes de de PGPRs nessas duas áreas é mais provável devido a uma combinação de fertilidade aumentada e mais equilibrada, bem como devido a interações sinérgicas promovidas por essas comunidade bacterianas. Yang et al. (2019) relataram que quanto mais conectadas as comunidades microbianas maior sua estabilidade nos ecossistemas e maior a capacidade de se adaptar a diferentes nichos proporcionando resistência a condições ambientais extremas.

A análise de rede também é um meio de inferir taxa-chave de comunidades microbianas (BARBERÁN *et al.*, 2012). As espécies chaves, em cada rede, foram identificadas com base na centralidade de intermediação (Tabela 3). Alguns gêneros foram comuns entre as áreas, como por exemplo *Bacillus* e *Micobacterium* enquanto outros foram específicos de cada área. No Campo graminoide a maioria das espécies chaves pertencem ao filo Actinobacteria (*Mycobacterium*) e Firmicutes (*Bacillus* e *Alicyclobacillus*). No Cerrado *stricto sensu*, as cinco principais espécies pertenceram aos filios Actinobacteria (*Mycobacterium*), Firmicutes (*Bacillus*) e Proteobacteria (*Burkholderia*). Já no Cerradão as cinco principais espécies foram afiliadas a Actinobacteria (*Mycobacterium* e *Streptomyces*) e Firmicutes (*Bacillus* e *Alicyclobacillus*).

**Tabela 4:** OTUs com uma maior centralidade de intermediação e número de correlações para cada tratamento.

Tratamento	ID OTU	Filo	Classificação mais baixa	Centralidade de intermediação <sup>a</sup>	Grau <sup>b</sup>
<b>CG</b>	OTU_637852715	Actinobacteria	<i>Mycobacterium</i>	17522.29323	58
	OTU_242117276	Firmicutes	<i>Bacillus</i>	15868.73381	48
	OTU_234165521	Firmicutes	<i>Alicyclobacillus</i>	15296.68935	56
	OTU_257842558	Firmicutes	<i>Alicyclobacillus</i>	11183.36179	37
	OTU_31467091	Actinobacteria	<i>Mycobacterium</i>	9999.635422	27
<b>CSS</b>	OTU_971570708	Proteobacteria	<i>Burkholderia</i>	28829.63285	126
	OTU_637852715	Actinobacteria	<i>Mycobacterium</i>	21729.54065	111
	OTU_506404304	Actinobacteria	<i>Mycobacterium</i>	21108.92621	99
	OTU_96731243	Proteobacteria	<i>Burkholderia</i>	20764.45355	107
	OTU_357110945	Firmicutes	<i>Bacillus</i>	13983.3022	55
<b>CD</b>	OTU_637852715	Actinobacteria	<i>Mycobacterium</i>	27205.57429	124
	OTU_868196891	Firmicutes	<i>Bacillus</i>	17342.54526	137
	OTU_72357913	Firmicutes	<i>Alicyclobacillus</i>	16669.69985	120
	OTU_74526241	Actinobacteria	<i>Streptomyces</i>	11315.60023	127
	OTU_242117276	Firmicutes	<i>Bacillus</i>	6910.954788	108

<sup>a</sup>A fração de casos em que um nó está no caminho mais curto entre todos os outros pares de nós, interpretados como espécies-chave.

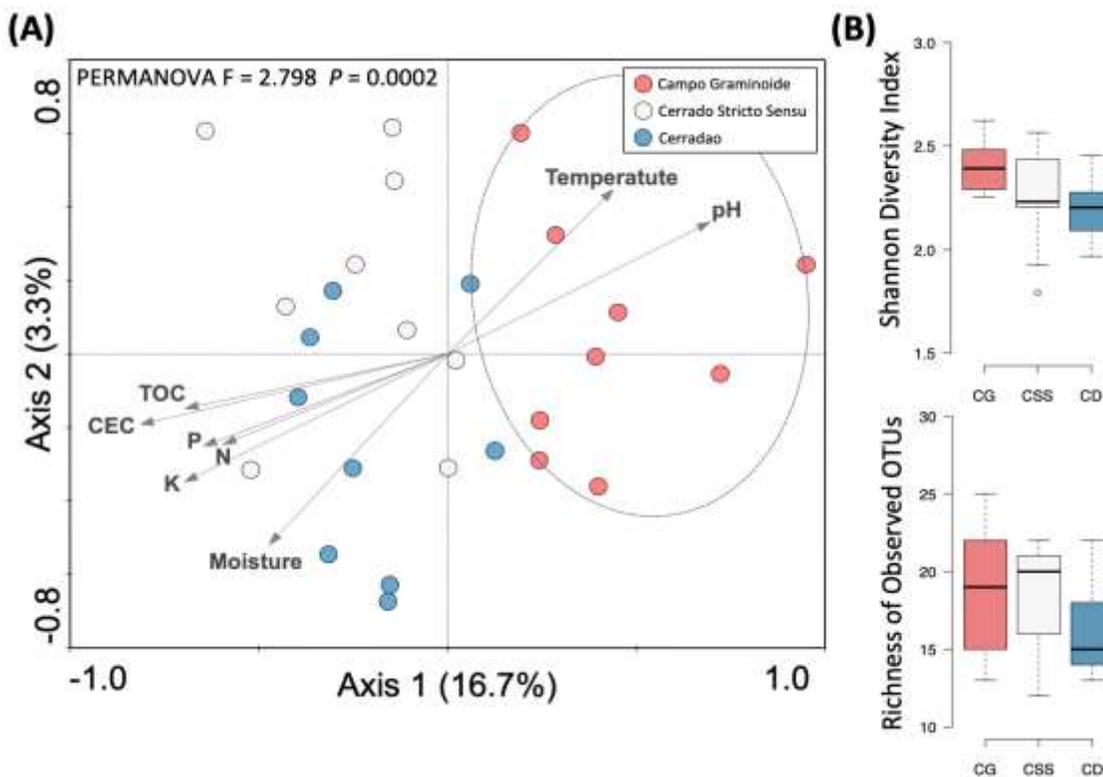
<sup>b</sup>Número de conexões / correlações obtidas pela análise SparCC.

CG – Campo graminoide; CSS – Cerrado *stricto sensu*; CD – Cerradão.

*Taxa-chave* são definidos como *taxa* ou nós altamente conectados que, individualmente ou em grupo, influenciam a estrutura e funcionamento do microbioma independentemente de sua abundância no espaço ou no tempo (BANERJEE *et al.*, 2018). *Bacillus* possui uma alta abundância em todas as áreas estudadas e *Streptomyces* possui baixa abundância em solos do Cerradão. Entretanto, ambos são *taxa-chave* em solos do Cerrado nativo desempenhando funções importantes nesse ecossistema.

### 5.3 Comunidades de FMA promotores de crescimento de plantas

Quando se procedeu com as análises de RDA, comparando-se os efeitos das variáveis ambientais na estrutura das comunidades fúngicas, observou-se resultados semelhantes às comunidades bacterianas nas amostras do Campo graminoide (Figura 6A). O agrupamento das amostras do Campo graminoide revelou uma influência das variáveis temperatura e pH do solo na estruturação das comunidades de FMA ( $F = 2.798$ ,  $p = 0.0002$ ). Por outro lado, as amostras do Campo graminoide correlacionaram negativamente às variáveis umidade, TOC, N, P, K e CEC. Detectou-se uma correlação positiva entre as amostras de Cerradão e as variáveis umidade, TOC, N, P, K e CEC e, uma correlação negativa, entre pH e temperatura. Já nas amostras do Cerrado *stricto sensu* é possível perceber uma área de transição entre Campo graminoide e Cerradão. A diversidade e a riqueza das comunidades fúngicas não diferiram entre as três fitofisionomias (Figura 6B).



**Figura 6:** Estrutura e diversidade de comunidades de fungos micorrízicos arbusculares ao longo de três gradientes de vegetação de Cerrado nativo do Piauí baseado no gene rRNA 18S. (A) Análise de Redundância (RDA) associando a estrutura das comunidades de fungos às propriedades químicas do solo. (B) Diversidade e riqueza das comunidades bacterianas em nível de OTUs.

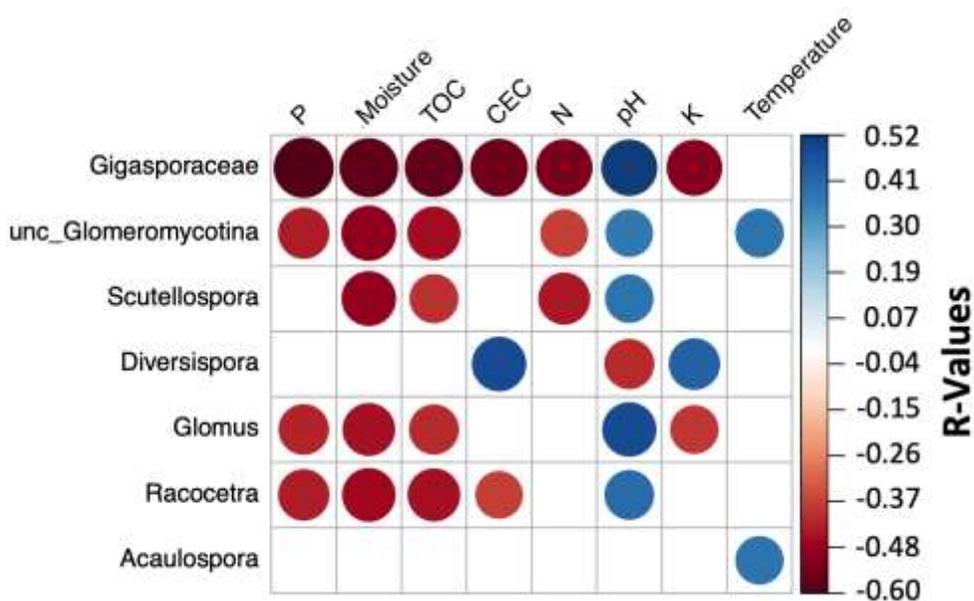
Assim como as comunidades bacterianas, as comunidades de FMA são fortemente influenciadas pela combinação das propriedades químicas do solo e tipo de vegetação (MENDONÇA *et al.*, 2020; SUN *et al.*, 2019). Rodriguez-Echeverría *et al.* (2017) relataram que o tipo de vegetação foi o principal fator na estrutura das comunidades de FMA, embora outros fatores também tenham influenciado as propriedades do solo como o pH e teores de carbono orgânico do solo e nitrogênio.

O pH do solo influenciou significativamente a estrutura das comunidades fúngicas, correlacionando positivamente com as comunidades do Campo graminoide e negativamente com as comunidades do Cerrado *stricto sensu* e Cerradão. Essas áreas possuem um gradiente de vegetação que diferem em tipos e abundância de espécies, com o Campo graminoide apresentando uma maior diferença em relação às outras duas áreas, com uma maior predominância de gramíneas. Além disso, os solos do Campo graminoide apresentaram parâmetros mais discrepantes com menores teores de umidade, TOC, N, pH e P, enquanto apresentaram maiores temperatura em comparação com Cerrado *stricto sensu* e Cerradão. Isso pode explicar as diferenças nas estruturas das comunidades entre essas áreas.

Uma maior riqueza e diversidade vegetal contribui para o aumento da diversidade microbiana do solo por meio do fornecimento de fontes heterogêneas de nutrientes para os microrganismos (SUN *et al.*, 2019). O Campo graminoide é dominado por espécies de gramíneas que pouco contribui para o aumento expressivo dos conteúdos de nutrientes e matéria orgânica no solo.

Por outro lado, Cerrado *stricto sensu* e Cerradão apresentam uma maior riqueza e diversidade de plantas, fornecendo uma variedade de exsudados radiculares, contribuindo com uma maior deposição de serapilheira fornecendo diferentes nichos e condições ambientais para o aumento da diversidade microbiana (EISENHAUER *et al.*, 2011; LIU *et al.*, 2020). No entanto, nossos resultados permitiram inferir que essas diferenças nas comunidades de plantas não resultaram em mudanças significativas na riqueza e diversidade de FMA em diferentes fitofisionomias do Cerrado. Os resultados foram discordantes dos encontrados por Araujo *et al.* (2017b) que relataram diferenças nas comunidades fúngicas entre Campo graminoide, Cerrado *stricto sensu* e Cerradão.

As análises de correlação da classificação de Spearman mostraram que grupos específicos de fungos correlacionaram com algum dos parâmetros específicos do solo (Figura 7). O pH apresentou correlação positiva com um maior número de grupos: *Gigasporaceae*, *unc\_Glomeromycotina*, *Scutellospora*, *Glomus* e *Racocetra*; porém apresentou correlação negativa com *Diversispora*. Esses grupos desenvolveram correlação negativa com a maioria dos outros parâmetros. A família *Gigasporaceae* correlacionou significativamente de forma negativa com os teores de N, P, K, TOC, CEC e umidade. A temperatura foi o parâmetro que se correlacionou com um menor número de grupos, apresentando correlação positiva com *unc\_Glomeromycotina* e *Acaulospora*.



**Figura 7:** *Heatmap* dos coeficientes de correlação de classificação de Spearman entre os grupos de fungos micorrízicos arbusculares e os fatores do solo. Apenas correlações significativas ( $P < 0,05$ ) são mostradas. O gradiente de cor e o tamanho do círculo são proporcionais ao peso da correlação. A correlação positiva é mostrada em azul e negativa em vermelho.

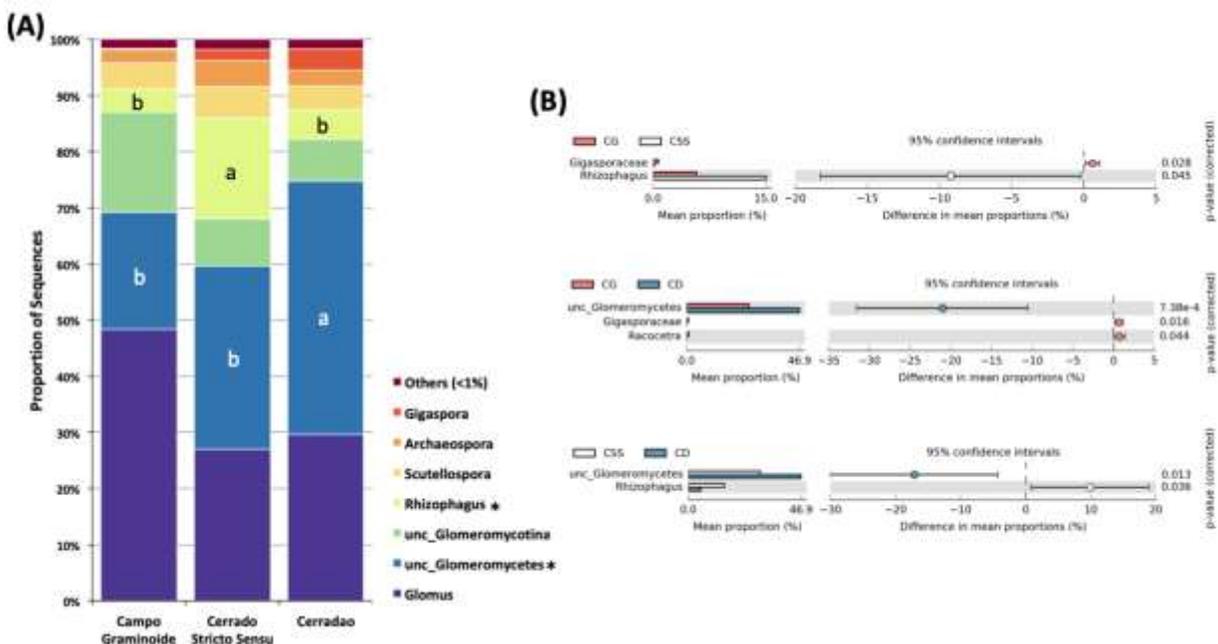
A temperatura e o pH foram os principais parâmetros do solo que influenciaram a estrutura das comunidades de FMA no Campo graminoide. De fato, ambos esses fatores são bem relatados como principais moduladores das comunidades microbianas do solo (CEOLA *et al.*, 2021; QI *et al.*, 2018; SHEN *et al.*, 2013; WANG *et al.*, 2019). Além disso, a temperatura leva a uma mudança nas reações químicas promovidas por

enzimas extracelulares e o pH regula a disponibilidade de nutrientes do solo (NOTTINGHAM *et al.*, 2016; ZENG *et al.*, 2019).

As comunidades de FMA são altamente sensíveis à umidade do solo, apresentando um maior número de correlações negativas. Zhong *et al.* (2019) estudando uma espécie de capim (*Achnatherum inebrians*) demonstraram que houve correlação entre umidade do solo e as comunidades de FMA, relatando que alterações nos níveis de água do solo impactou negativamente a diversidade e riqueza das comunidades associadas a rizosfera. Estudos apontam que tanto a seca como o excesso de umidade alteram as comunidades de FMA devido a mudanças nas propriedades químicas do solo principalmente quanto aos teores de N, P, K e valores de pH (DEEPIKA e KOTHAMASI, 2015; SANTOS-MENDELÍN *et al.*, 2017; ZHONG *et al.*, 2019). A baixa umidade e a alta temperatura do solo na área do Campo graminoide, podem reduzir o potencial das comunidade microbianas em fornecer nutrientes para o solo com prejuízos à nutrição das plantas (ARAUJO *et al.*, 2018b).

Além disso, Castro *et al.* (2016) demonstraram que mudanças na estrutura das comunidades microbianas estão relacionadas aos conteúdos de água do solo e padrões sazonais no Cerrado central brasileiro. Um aumento na umidade do solo pode melhorar a formação de biofilmes bacterianos que modulam a presença de micorrizas (GUENNOC *et al.*, 2018), sugerindo que as comunidades bacterianas podem estar associada às comunidades de FMA em sistemas do Cerrado.

Os grupos de fungos dominantes nos três locais foram *Glomus*, *Glomeromycetes*, *Glomeromycotina* e *Rhizophagus* correspondendo a mais de 80% das sequências analisadas (Figura 8A). A abundância relativa de *Glomeromycetes* no Cerradão diferiu significativamente do Campo graminoide e Cerrado *stricto sensu* ( $p < 0.05$ ), enquanto que a abundância de *Rhizophagus* no Cerrado *stricto sensu* diferiu significativamente do Campo graminoide e Cerradão ( $p < 0.05$ ). A abundância das OTUs foi comparada entre os locais para avaliar a influência de cada um nas comunidades fúngicas (Figura 8B).



**Figura 8:** (A) Composição e abundância das comunidades de fungos micorrízicos arbusculares. Os grupos de fungos com abundância relativa menor que 1% foram agrupados para formar a categoria “Outros”. (B) Abundância diferencial de sequências afiliadas a grupos de fungos em solos com um gradiente de vegetação do Cerrado baseado na metagenômica do gene rRNA 16S. Os valores P foram calculados com base no teste t de Welch bilateral corrigido usando Benjamini-Hochberg FDR.

Na comparação entre Campo graminoide e Cerrado *stricto sensu* percebeu-se que cada um dos locais enriqueceu apenas uma única OTU fúngica da família Gigasporaceae e do gênero *Rhizophagus*, respectivamente. Na comparação entre Campo graminoide e Cerradao, o primeiro enriqueceu duas OTUs, uma da família Gigasporaceae e outra do gênero *Racocetra*. Finalmente, na comparação entre Cerrado *stricto sensu* e Cerradao, cada um dos locais enriqueceu uma OTU pertencente à classe Glomeromycocetes e ao gênero *Rhizophagus*, respectivamente.

A composição das comunidades de FMA muda significativamente em diferentes tipos de vegetação devido às mudanças nas propriedades do solo ao longo desse gradiente (RODRIGUEZ-ECHEVERRÍA *et al.*, 2017; WANG *et al.*, 2019). O gênero *Glomus* é um dos mais abundantes gêneros de FMA, sendo dominante em todos os tipo de vegetação (CEOLA *et al.*, 2021). De fato, esse gênero foi o grupo mais abundante encontrado nas diferentes fitofitofisionomias do Cerrado e corrobora com estudos anteriores (DUARTE *et al.*, 2019; JUNIOR *et al.*, 2020). Isso pode ser explicado pela alta adaptação do gênero *Glomus* a uma ampla variedade de condições

ambientais e também por sua alta infectividade em comparação com outros FMA (TURRINI e GIOVANNETTI, 2012). O gênero *Glomus* também acarreta na redução da fitotoxicidade decorrente do estresse por alumínio em solos ácidos (SEGUEL et al., 2013).

Além do gênero *Glomus*, outros grupos também foram dominantes nas três fitofisionomias do Cerrado como Glomeromycetes, Glomeromycotina e *Rhizophagus*. Por outro lado, os gêneros *Scutellospora*, *Archaeospora* e *Gigaspora* tiveram baixa abundância nos solos do Cerrado não diferindo estatisticamente entre as áreas. A diferença de abundância entre esses grupos pode estar associada à diferença na vegetação entre as fitofisionomias e também na variação dos parâmetros do solo selecionando grupos mais adaptados a essas variações ambientais. Estes resultados corroboram com estudos anteriores que relataram alterações na abundância de gêneros de FMA em diferentes fitofisionomias de Cerrado nativo (JUNIOR et al., 2020).

## 6 CONCLUSÕES

As diferentes condições do solo encontradas nas três fitofisionomias do Cerrado influenciaram a estrutura, diversidade e composição das comunidades de rizobactérias promotoras de crescimento de plantas e das comunidades de fungos micorrízicos arbusculares. As mudanças nas comunidades desses microrganismos esteve associada a alterações nos parâmetros do solo como pH, temperatura, umidade e teores de N, P, K, CTC e COT ao longo do gradiente de vegetação.

Os baixos teores de nutrientes, acidez do pH e temperaturas elevadas do solo no Campo graminoide resultaram em diferenças na estrutura das comunidades, quando comparada ao Cerrado *stricto sensu* e Cerradão. Diferenças nas propriedades do solo e na vegetação selecionaram grupos específicos a cada região.

O gênero *Bacillus*, para bactérias, e *Glomus*, para fungos, foram abundantes nas três fitofitofisionomias, sugerindo que esses gêneros são bem adaptados a diferentes condições de fertilidade do solo.

Esses dados fornecem uma melhor compreensão das comunidades de bactérias e fungos promotores de crescimento de plantas ao longo de diferentes tipos de vegetação e condições do solo no Cerrado nativo do Piauí, disponibilizando informações importantes para estratégias de conservação desses ecossistemas.

Estudos abordando a interação entre fungos micorrízicos arbusculares e bactérias promotoras de crescimento de plantas podem aumentar nossos conhecimentos sobre a dinâmica das comunidades de microrganismos no Cerrado, tal como entender as funções ecossistêmicas desses microrganismos principalmente quanto aos mecanismos de promoção de crescimento de plantas. O entendimento da estrutura, composição e diversidade dessas comunidades, tal como sua função nos solos de Cerrado nativo, pode ajudar a estabelecer estratégias de conservação desse bioma.

## REFERÊNCIAS

- ABBASI, M. K. *et al.* Isolation of plant growth promoting rhizobacteria from wheat rhizosphere and their effect on improving growth, yield and nutrient uptake of plants. **Plant Biosystems**, v. 145, p.159-168. 2011.
- AGUIAR, T. J. A., and MONTEIRO, M. S. L. Modelo agrícola e desenvolvimento sustentável: A ocupação do cerrado piauiense. **Ambiente e Sociedade**, v. 8, p. 1-18. 2005.
- AHEMAD, M., and KIBRET, M. Mechanisms and applications of plant growth promoting rhizobacteria: Current perspective. **Journal of King Saud University - Science**, v. 26, p. 1-20. 2014.
- AMBROSINI, A., and PASSAGLIA, L. M. P. Plant growth–promoting bacteria (PGPB): isolation and screening of PGP activities. **Current Protocols in Plant Biology**, v. 2, p. 190-209. 2017.
- ARAUJO, A. S. F. *et al.* Distinct bacterial communities across a gradient of vegetation from a preserved Brazilian Cerrado. **Antonie van Leeuwenhoek**. v. 110, p. 457-469. 2017a.
- ARAUJO, A. S. F. *et al.* Fungal diversity in soils across a gradient of preserved Brazilian Cerrado. **Journal of Microbiology**, v. 55, p. 273-279. 2017b.
- ARAUJO, A. S. F. *et al.* Protist species richness and soil microbiome complexity increase towards climax vegetation in the Brazilian Cerrado. **Communications Biology**, v. 1, 135, 2018a.
- ARAUJO, A. S. F. *et al.* Archaea diversity in vegetation gradients from the Brazilian Cerrado. **Brazilian Journal of Microbiology**, v. 49, p. 522-528, 2018b.
- ARAUJO, A. S. F. *et al.* Distinct taxonomic composition of soil bacterial community across a native gradient of Cerrado-Ecotone-Caatinga. **Applied Soil Ecology**, v. 161, p. 1-9. 2021.
- ARAUJO, F. J. *et al.* Characterization of Soil Bacterial Assemblies in Brazilian Savanna-Like Vegetation Reveals Acidobacteria Dominance. **Microbial Ecology**, v. 64, p. 760-770. 2012.
- ARAÚJO, G. M. *et al.* Structure and floristics of the arboreal component of a Dystrophic Cerradão and comparison with other Cerradões in Central Brazil. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 3, p. 401-418, 2011.
- ARAÚJO, M. L. S. *et al.* Spatiotemporal dynamics of soybean crop in the Matopiba region, Brazil (1990–2015). **Land use policy**, v. 80, p. 57-67. 2019.
- ARAUJO, R. *et al.* Biogeography and emerging significance of Actinobacteria in Australia and Northern Antarctica soils. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 146. 2020.
- ASAD, S. A. *et al.* Integrated phytobial heavy metal remediation strategies for a sustainable clean environment - A review. **Chemosphere**. v. 217, p. 925-941. 2019.
- BACKER, R. *et al.* Plant Growth-Promoting Rhizobacteria: Context, Mechanisms of Action, and Roadmap to Commercialization of Biostimulants for Sustainable Agriculture. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, p. 1-17. 2018.
- BALESTRINI, R. *et al.* Improvement of plant performance under water deficit with the employment of biological and chemical priming agentes. **Journal of Agriculture Science**, v. 156, p. 680-688. 2018.

- BANERJEE, S. *et al.* Keystone *taxa* as drivers of microbiome structure and functioning. **Nature Reviews Microbiology**, v. 16, p. 567-76. 2018.
- BARBERÁN, A. *et al.* Using network analysis to explore co-occurrence patterns in soil microbial communities. **ISME Journal**, v. 6, p. 343-51. 2012.
- BARBOSA, M. V. *et al.* Do different arbuscular mycorrhizal fungi affect the formation and stability of soil aggregates? **Science and Agrotecnology**, v. p. 1-9. 2019.
- BARELLI, L. *et al.* Fungi with multifunctional lifestyles: endophytic insect pathogenic fungi. **Plant Molecular Biology**, v. 90, p. 657-664, 2016.
- BARROS, T. H. *et al.* Influence of sugarcane genotype and soil moisture level on the arbuscular mycorrhizal fungi community. **Sugar Tech**, v. 21, 505-513. 2019.
- BASTIAN, M. H. S. and JACOMY, M. **Gephi: an open-source software for exploring and manipulating networks**. International AAAI Conference on Weblogs and Social Media: San Jose, CA, USA. 2009.
- BAUDOIN, E. *et al.* Impact of artificial root exudates on the bacterial community structure in bulk soil and maize rhizosphere. **Soil Biology and Biochemistry**. v. 35, p.1183-92. 2003.
- BERRUTI, A. *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi as natural biofertilizers: let's benefit from past successes. **Frontiers in Microbiology**, 6. 2016.
- BERG, G. *et al.* Plant species and soil type cooperatively shape the structure and function of microbial communities in the rhizosphere. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 68, p. 1-13. 2009.
- BEUCHLE, R. *et al.* Land cover changes in the Brazilian Cerrado and Caatinga biomes from 1990 to 2010 based on a systematic remote sensing sampling approach. **Applied Geography**, v. 58, 116-127. 2015.
- BRU, D. *et al.* Determinants of the distribution of nitrogen-cycling microbial communities at the landscape scale. **ISME Journal**, v. 5, p.532-542. 2011.
- BUENO, M. L. *et al.* A study in an area of transition between Seasonally Dry Tropical Forest and Mesotrophic Cerradão, in Mato Grosso do Sul, Southwestern Brazil. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 70, p. 469-486. 2013a.
- BUENO, M. L. *et al.* Influence of edaphic factors on the floristic composition of an area of cerradão in the Brazilian central-west. **Acta Botanica Brasilica**. v. 27, n. 2, p. 445-455. 2013b.
- BUENO, M. L. *et al.* The environmental triangle of the Cerrado Domain: ecological factors driving shifts in tree species composition between forests and savannas. **Journal of Ecology**, p. 1-12. 2018
- BULGARELLI, D. *et al.* Structure and functions of the bacterial microbiota of plants. **Annual Review of Plant Biology**. v. 64, p. 807-838. 2013.
- BULGARELLI, D. *et al.* Revealing structure and assembly cues for *Arabidopsis* root-inhabiting bacterial microbiota. **Nature**. v. 488, p. 91-95. 2012.
- BURNS, K. N. *et al.* Vineyard soil bacterial diversity and composition revealed by 16S rRNA genes: differentiation by geographic features. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 91, p. 232-247. 2015.

- CARDELUS, C. L. *et al.* Vascular epiphyte distribution patterns, explaining the midelevation richness peak. **Journal of Ecology**, v. 94, p. 144-156. 2006.
- CARDOSO, M. R. D. *et al.* Classificação climática de Köppen-Geiger para o estado de Goiás e o Distrito Federal. **Acta Geográfica**, v. 8, p. 40-55. 2015.
- CASTRO, A. P. *et al.* Microbial diversity in cerrado biome (neotropical savanna) soils. **PloS One**, v. 11, p. 1-16. 2016.
- CEOLA, G. *et al.* Biogeographic Patterns of Arbuscular Mycorrhizal Fungal Communities Along a Land-Use Intensification Gradient in the Subtropical Atlantic Forest Biome. **Microbiol Ecology**, v. 81, p. 1-20. 2021.
- CHANDRASEKARAN, M. A Meta-Analytical Approach on Arbuscular Mycorrhizal Fungi Inoculation Efficiency on Plant Growth and Nutrient Uptake. **Agriculture**, v. 10, p. 370-382. 2020.
- CHEN, Y. *et al.* Biocontrol of tomato wilt disease by *Bacillus subtilis* isolates from natural environments depends on conserved genes mediating biofilm formation. **Environmental Microbiology**, v. 15, p. 848-864. 2013.
- CHRONÁKOVA, A. *et al.* Response of archaeal and bacterial soil communities to changes associated with outdoor cattle overwintering. **PLoS One**, v. 10, p. 1-22. 2015.
- CHU, H. *et al.* Soil bacterial diversity in the Arctic is not fundamentally different from that found in other biomes. **Environmetal Microbiology**, v. 12, p. 2998-3006. 2010.
- COLLI, G. R. *et al.* Biodiversity and conservation of the Cerrado: recent advances and old challenges. **Biodiversity and Conservation**, v. 29, p. 1465-1475. 2020.
- COUTINHO, L. M. O conceito de cerrado. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 1, p. 17-23. 1978.
- COWLES, J. *et al.* Effects of increased temperature on plant communities depend on landscape location and precipitation. **Ecology and Evolution**, v. 8, p. 5267-5278. 2018.
- DEEPIKA, S., and KOTHAMASI, D. Soil moisture-a regulator of arbuscular mycorrhizal fungal community assembly and symbiotic phosphorus uptake. **Mycorrhiza**, v. 25, p. 67-75. 2015.
- DELGADO-BAQUERIZO, M. *et al.* Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. **Nature Communications**, v. 28, p.1-8. 2016.
- DENG, L. *et al.* Land use conversion and changing soil carbon stocks in China's 'Grain-for-Green' Program: a synthesis. **Global Change Biology**, v. 20, p. 3544-3556. 2014.
- DIAGNE, N. *et al.* Roles of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Plant Growth and Performance: Importance in Biotic and Abiotic Stressed Regulation. **Diversity**, v. 12, p. 370. 2020.
- DUARTE, L. M. *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungal communities in soils under three phytophysognomies of the Brazilian atlantic forest. **Acta Botanica Brasilica**, v. 33, p. 50-60. 2019.
- DURRER, A. *et al.* The drivers underlying biogeographical patterns of bacterial communities in soils under sugarcane cultivation. **Applied Soil Ecology**, v. 110, p. 12-20. 2017.
- DUY, M. *et al.* Influence of cellulomonas Flavigena, Azospirillum sp. And Psudomonas sp. on rice growth and yield grown in submerged soil amended in rice straw. **Recent Trends PGPR Res. Sust. Crop Product**, v. 1, p. 238-242. 2016.

- EFE, D. Potential Plant Growth-Promoting Bacteria with Heavy Metal Resistance. **Curr Microbiol**, v. 77, p. 3861-3868. 2020.
- EISENHAUER, N. *et al.* Plant diversity surpasses plant functional groups and plant productivity as driver of soil biota in the long term. **PloS One**, v. 6, p. 1-11. 2011.
- EITEN, G. The Cerrado vegetation of Brazil. **Botanical review**. v. 38, p. 201-341. 1972.
- EITEN, G. Vegetação do Cerrado In: PINTO, M.N. Coord. **Cerrado: caracterização, ocupação e perspectivas**. 2.ed. Brasília: UnB/ SEMATEC, p.9-65. 1994.
- FERRI, M. G. Os cerrados, um grupo de formas de vegetação semelhantes às savanas. **Revista do Serviço Público**, v. 40, p. 57-62. 2017.
- FIERER, N. *et al.* Microbes do not follow the elevational diversity patterns of plants and animals. **Ecology**, v. 92, p. 797-804. 2011.
- FIERER, N. Embracing the unknown: disentangling the complexities of the soil microbiome. **Nature Reviews Microbiology**, v. 15, p. 579-590. 2017.
- FRENCH, K. E. Engineering mycorrhizal symbioses to alter plant metabolism and improve crop health. **Frontiers in Microbiology**, v. 8, p. 1-8. 2017.
- FRIEDMAN J. and ALM, E. J. Inferring correlation networks from genomic survey data. **Plos Computational Biology**, v. 8, p. 1-11. 2012.
- FURRAZOLA, E. *et al.* *Acaulospora herrerae* a new pitted species in the Glomeromycetes from Cuba and Brazil. *Nova Hedwigia*. v. 97, p. 401-413. 2013.
- FURLEY, P. A. *et al.* The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. **Global Ecology Biogeography**, v. 8, p. 223-241. 1999.
- GAI, J. *et al.* Infectivity and community composition of arbuscular mycorrhizal fungi from different soil depths in intensively managed agricultural ecosystems. **Journal of Soils and Sediments**. v. 15, p. 1200-1211. 2015.
- GALBIATTI, J. A. *et al.* Development of bean with the use of mineral fertilization and biofertilizer. **Engenharia Agrícola**, v. 31, p.167-177. 2011.
- GALINDO, F. S. *et al.* Technical and economic viability of corn with *Azospirillum brasilense* associated with acidity correctives and nitrogen. **Journal of Agricultural Science**, v. 10, p. 213-227. 2018a.
- GALINDO, F. S. *et al.* Nitrogen rates associated with the inoculation of *Azospirillum brasilense* and application of Si: effects on micronutrients and silicone concentration in irrigated corn. **Open Agriculture**, v. 3, p. 510-523. 2018b.
- GALINDO, F. S. *et al.* Assessing forms of application of *Azospirillum brasilense* associated with silicon use on wheat. **Agronomy**, v. 9, p. 1-17. 2019a.
- GALINDO, F. S. *et al.* Maize yield response to nitrogen rates and sources associated with *Azospirillum brasilense*. **Agronomy Journal**, v. 111, p. 1985-1997. 2019b.
- GAVRICHKOVA, O. *et al.* Effects of rain shortage on carbon allocation, pools and fluxes in a Mediterranean shrub ecosystem - a C-13 labelling field study. **Science of the Total Environment**, v. 627, p. 1242-1252. 2018.

- GOMES, L. *et al.* Comparações florísticas e estruturais entre duas comunidades lenhosas de cerrado típico e cerrado rupestre, Mato Grosso, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 25, p. 865-875. 2011.
- GOSS-SOUZA, D. *et al.* Soil microbial community dynamics and assembly under long-term land use change. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 93, p. 1-13. 2017.
- GOTO, B. T. *et al.* *Septoglomus titan*, a new fungus in the Glomeraceae (Glomeromycetes) from Bahia, Brazil. *Mycotaxon*. v. 124, p. 101-109. 2013a.
- GRAY, E. and SMITH, D. Intracellular and extracellular PGPR: Commonalities and distinctions in the plant bacterium signaling processes. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 37, p. 395-412. 2005.
- GRIFFITHS, R. I. *et al.* The bacterial biogeography of British soils. **Environmental Microbiology**, v. 13, p.1642-1654. 2011.
- GUENNOG, C. M. *et al.* Bacterial biofilm formation on the hyphae of ectomycorrhizal fungi: a widespread ability under controls? **FEMS Microbiology Ecology**, v. 94, p. 1-14. 2018.
- GUO, X. *et al.* Climate warming leads to divergent succession of grassland microbial communities. **Nature Clim Change**, v. 8, p. 813-818. 2018.
- HAMMER, O. *et al.* Past: Paleontological statistics software package for education and data analysis. **Paleotologia Electronica**, v. 4, p. 1-9, 2001.
- HANDELSMAN, J. *et al.* Molecular biological access to the chemistry of unknown soil microbes: a new frontier for natural products. **Chemistry & Biology**, v. 15, p. 245-249, 1998.
- HARTMANN, M. *et al.* Resistance and resilience of the forest soil microbiome to logging-associated compaction. **ISME Journal**, v. 8, p. 226-244. 2014.
- HASHEM, A. *et al.* The interaction between arbuscular mycorrhizal fungi and endophytic bacteria enhances plant growth of *Acacia gerrardii* under salt stress. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, p. 1-15. 2016.
- HASSAN, M. K. *et al.* Pectin-Rich Amendment Enhances Soybean Growth Promotion and Nodulation Mediated by *Bacillus velezensis* Strains. **Plants**, v. 8, p. 120. 2019.
- HERZOG, S. K. *et al.* The elevational gradient in Andean Bird species richness at the local scale, a foothill peak and a high-elevation plateau. **Ecography**, v. 28, p. 209-222. 2005.
- HUNKE, P. *et al.* The Brazilian Cerrado: assessment of water and soil degradation in catchments under intensive agricultural use. **Ecohydrology**, v. 8, p. 1154-1180. 2015.
- JABER, L. R., and ENKERLI, J. Effect of seed treatment duration on growth and colonization of *Vicia faba* by endophytic *Beauveria bassiana* and *Metarhizium brunneum*. **Biological control**, New York, v. 103, p. 187-195, 2016.
- JUNIOR, W. G. V. *et al.* Seasonal Variation in Mycorrhizal Community of Different Cerrado Phytophysiomes. **Frontiers in Microbiology**, v. 11, p. 1-9. 2020.
- KHATOON, Z. *et al.* Unlocking the potential of plant growth-promoting rhizobacteria on soil health and the sustainability of agricultural systems. **Journal of Environmental Management**, v. 273, p. 1-20. 2020.
- KIZHAKEDATHIL, M. P. J. and DEVI, C. S. Rhizospheric bacteria isolated from the agricultural fields of Kolathur, Tamilnadu promotes plant growth in mustard plants. **Biocatalysis and Agricultural Biotechnology**, v. 16, p. 293-302. 2018.

- KLOPPER, J. W. *et al.* Effects of rhizosphere colonization by plant growthpromoting rhizobacteria on potato plant development and yield. **Ecology and Epidemiology**, v. 70, p.1078-1082, 1980.
- KOUR, D. *et al.* Microbe-mediated alleviation of drought stress and acquisition of phosphorus in great millet (*Sorghum bicolor* L.) by drought-adaptive and phosphorus-solubilizing microbes. **Biocatalysis and Agricultural Biotechnology**, v. 23, 101501. 2020.
- KUMAR, V. *et al.* Molecular approaches for combating multiple abiotic stresses in crops of arid and semi-arid region. In: Singh, S.P., Upadhyay, S.K., Pandey, A., Kumar, S. (Eds.), *Molecular Approaches in Plant Biology and Environmental Challenges*. **Springer, Singapore**. p. 149-170. 2019.
- KUMARI, P. *et al.* Characterization of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) isolated from the rhizosphere of *Vigna radiata* (mung bean). **Biocatalysis and Agricultural Biotechnology**, v. 16, p. 155-162. 2018.
- KUMARI, B. *et al.* Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR): Modern Prospects for Sustainable. **Agriculture**, v. 2, p. 109-127. 2019.
- KURAMAE, E. *et al.* Soil characteristics more strongly influence soil bacterial communities than land-use type. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 79, p.12-24. 2012.
- LAKSMANAN, V.; SELVARAJ, G.; BAIS, H. P. functional soil microbiome: belowground solutions to na aboveground problem. **Plant Physiology**, v. 166, p. 689-700. 2014.
- LAUBER, C. L. *et al.* Pyrosequencing-based assessment of soil pH as a predictor of soil bacterial community structure at the continental scale. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 75, p. 5111-5120. 2009.
- LEF, J. W. *et al.* Consistent responses of soil microbial communities to elevated nutrient inputs in grasslands across the globe. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United states of America**, v. 112, p. 10967-10972. 2015.
- LEKBERG, Y. *et al.* What drives differences in arbuscular mycorrhizal fungal communities among plant species? **Fungal Ecology**, v. 24, p. 135-138. 2016.
- LENOIR, I. *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungal responses to abiotic stresses: a review **Phytochemistry**, v. 123, p. 4-15. 2016.
- LI, X. *et al.* Shifts in the bacterial community structure and function along a vegetation gradient in the Great Xing'an Mountains. **Scandinavian Journal of Forest Research**, v. 33, p. 103-113. 2017.
- LIU, J. *et al.* High throughput sequencing analysis of biogeographical distribution of bacterial communities in the black soils of northeast China. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 70, p. 113-122. 2014.
- LIU, L. *et al.* Relationships between plant diversity and soil microbial diversity vary across taxonomic groups and spatial scales. **Ecosphere**, v. 11, p. 1-20. 2020.
- LOPES, L. S. *et al.* Distinct bacterial community structure and composition along different cowpea producing ecoregions in Northeastern Brazil. **Scientific Reports**, v. 11, p. 1-12. 2021.
- LOPEZ, D. C. and SWORD, G. A. The endophytic fungal entomopathogens *Beauveria bassiana* and *Purpureocillium lilacinum* enhance the growth of cultivated cotton (*Gossypium hirsutum*) and negatively affect survival of the cotton bollworm (*Helicoverpa zea*). **Biological Control**, v. 89, p. 53-60, 2015.

- LUDUEÑA, L. M. *et al.* Strain *Serratia* sp. S119: a potential biofertilizer for peanut and maize and a model bacterium to study phosphate solubilization mechanisms. **Applied Soil Ecology**, v. 126, p. 107-112. 2018.
- LUO, Z. *et al.* Biogeographic Patterns and Assembly Mechanisms of Bacterial Communities Differ Between Habitat Generalists and Specialists Across Elevational Gradients. **Frontiers in Microbiology**, v. 10, p. 1-14. 2019.
- MAESTRE, F. T. *et al.* Increasing aridity reduces soil microbial diversity and abundance in global drylands. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, p. 15684-15689. 2015.
- MANZONI, S. *et al.* A theoretical analysis of microbial eco-physiological and diffusion limitations to carbon cycling in drying soils. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 73, p. 69-83. 2014.
- MARTÍNEZ-MEDINA, A. *et al.* Phytohormone Profiles induced by *Trichoderma* isolates correspond with their biocontrol and plant growth-promoting activity on melon plants. **Journal of Chemical Ecology**, v. 40, p. 804-815, 2014.
- MARTINS, M. R. *et al.* Impact of plant growth-promoting bacteria on grain yield, protein content, and urea-15 N recovery by maize in a cerrado oxisol. **Plant Soil**, v. 422, p. 239-250. 2018.
- MATOS, M. Q., e FELFILI, J. M. Florística, fitossociologia e diversidade da vegetação arbórea nas matas de galeria do Parque Nacional de Sete Cidades (PNSC), Piauí, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 24, p. 483-496. 2010.
- MEDEIROS, M. B., e WALTER, B. M. T. Composição e estrutura de comunidades arbóreas de cerrado stricto sensu no norte do Tocantins e sul do Maranhão. **Revista Árvore**, v. 36, p. 673-683, 2012.
- MELO, C. M. A. *et al.* *Aparaglomus pernambucanum* sp. Nov. and *Paraglomus bolivianum* comb. nov. Biogeographic distribution of *Paraglomus* and *Pacispora*. **Journal of Applied Botany and Food Quality**, v. 86, p. 113-125. 2013.
- MENDES, I. C. *et al.* Biological functioning of Brazilian Cerrado soils under different vegetation types. **Plant Soil**, v. 359, p. 183-195, 2012a.
- MENDES, M. R. A. *et al.* Relação entre a vegetação e as propriedades do solo em áreas de campo limpo úmido no Parque Nacional de Sete Cidades, Piauí, Brasil. **Rodriguésia**, v. 63, p. 971-984. 2012b.
- MENDES, L. W. *et al.* Using metagenomics to connect microbial community biodiversity and functions. **Current Issues in Molecular Biology**, v. 24, p. 103-118. 2017.
- MENDONÇA, A. M. *et al.* High aluminum concentration and initial establishment of *Handroanthus impetiginosus*: clues about an Al non-resistant species in Brazilian Cerrado. **Journal of Forestry Research**, v. 31, p. 2075-2082. 2020.
- MITCHELL, R. J. *et al.* Overstory and understory vegetation interact to alter soil community composition and activity. **Plant Soil**, v. 352, p. 65-84. 2012.
- MORRISSEY, E. *et al.* Phylogenetic organization of bacterial activity. **ISME Journal**, v. 10, p. 2336-2340. 2016.
- MOURA, J. B. D. *et al.* Arbuscular mycorrhizas in sugarcane under planting systems and sources of nitrogen. **Scientia Agraria**, v. 18, p. 20-29. 2017.
- NOTTINGHAM, A. T. *et al.* Temperature sensitivity of soil enzymes along an elevation gradient in the Peruvian Andes. **Biogeochemistry**, v. 127, p. 217-230. 2016.

- OEHL, F. *et al.* Advances in Glomeromycota taxonomy and classification. **IMA fungus**, v. 2, p. 191-199. 2011.
- OLIVEIRA, I. J. *et al.* Inoculation with *Azospirillum brasiliense* increases maize yield. **Chemical and Biological Technologies in Agriculture**, v. 5, 6. 2018.
- OLIVEIRA, M. E. A. *et al.* Classes de cobertura vegetal do Parque Nacional de Sete Cidades (transição campo-floresta) utilizando imagens TM/Landsat, NE do Brasil. In: Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto, 13. Florianópolis. **Anais (Proceedings) do XIII SBSR**. v. 13. p. 1775-1783, 2007.
- OLIVERIO, A. M. *et al.* Identifying the microbial taxa that consistently respond to soil warming across time and space. **Global Change Biology**, v. 23, p. 2117-2129. 2017.
- OPIK, M. *et al.* Global sampling of plant roots expands the described molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. **Mycorrhiza**, v. 23, p. 411-430. 2013.
- OROZCO-MOSQUEDA, M. D. C. *et al.* Microbiome engineering to improve biocontrol and plant growth-promoting mechanisms. **Microbiological Research**, v. 208, p. 25-31. 2018.
- PACHECO, L. P., and PETTER, F. A. Benefits of Cover Crops in Soybean Plantation. In: NG, T. B. (Ed.). Soybean: Applications and Technology. **Brazilian Cerrados**, p. 67-94. 2011.
- PANKIEVICZ, V. C. S. *et al.* Robust biological nitrogen fixation in a model grass-bacterial association. **Plant Journal**, v. 81, p. 907-919. 2015.
- PARKS, D. H. and BEIKO, R. G. Identifying biologically relevant differences between metagenomic communities. **Bioinformatics**, v. 26, p. 715-72. 2010.
- PATEL, S. *et al.* Isolation and characterization of drought resistance bacteria for plant growth promoting properties and their effect on chilli (*Capsicum annuum*) seedling under salt stress. **Biocatalysis and Agricultural Biotechnology**, v. 12, v. 85-89. 2017.
- PATHAK, D. V. *et al.* Biofertilizer application in horticultural crops. In: Panpatte, D.G., Jhala, Y.K., Vyas, R.V., Shelat, H.N. (Eds.), Microorganisms for Green Revolution. **Springer, Singapore**, p. 215-227. 2017.
- POLLARD, R. The Brazilian Cerrado Vegetation : A Fertility Gradient. **British Ecological Society**, v. 61, p. 219-224. 2009.
- PONS, S. *et al.* Phytohormone production by the arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis*. **PLoS ONE**, v. 15, p. 1-18. 2020.
- PONTES, J. S. *et al.* *Scutellospora alterata*, a new Gigasporalean species from semiarid Caatinga Biome in Northeastern Brasil. **Mycotaxon**. v. 125, p. 169-181. 2013.
- PORCEL, R., and RUIZ-LOZANO, J. M. Arbuscular mycorrhizal influence on leaf water potential, solute accumulation, and oxidative stress in soybean plants subjected to drought stress. **Journal of Experimental Botany**, v. 55, p. 1743-1750. 2004.
- POZO, M. J. *et al.* Phytohormones as integrators of environmental signals in the regulation of mycorrhizal symbioses. **New Phytologist**, v. 205, p. 1431-1436. 2015.
- QI, G. *et al.* Comparative fertilizer properties of digestates from mesophilic and thermophilic anaerobic digestion of dairy manure: focusing on plant growth promoting bacteria (PGPB) and environmental risk. **Journal of Material Cycles and Waste Management**, v. 20, p. 1-10. 2018.

- QI, D., *et al.* Soil pH is the primary factor correlating with soil microbiome in karst rocky desertification regions in the Wushan County, Chongqing, China. **Frontiers in Microbiology** v. 9, p. 1-12. 2018.
- R Development Core Team. R: a language and environment for statistical computing: Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>. 2007.
- RAMPELOTTO, P. H. *et al.* Changes in diversity, abundance, and structure of soil bacterial communities in Brazilian Savanna under different land use systems. **Microbial Ecology**, v. 66, p. 593-607. 2013.
- RANA, K. L. Endophytic microbes from diverse wheat genotypes and their potential biotechnological applications in plant growth promotion and nutrient uptake. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 90, p. 969-979. 2020.
- REDECKER, D. *et al.* An evidence-based consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). **Mycorrhiza**, v. 23, p. 515-531. 2013.
- RIBEIRO, J. F. *et al.* **Fitofisionomias do bioma Cerrado**. In: Sano SM, Almeida SP (eds) Cerrado: ambiente e flora. Embrapa-CPAC, Planaltina, p. 87-166. 1998.
- REN, C. *et al.* Differential responses of soil microbial biomass, diversity, and compositions to altitudinal gradients depend on plant and soil characteristics. **Science of The Total Environment**, v. 610-611, p. 750-758. 2018.
- RIZZINI, C. T. *et al.* Contribuição ao conhecimento da estrutura do Cerrado. **Brasil Florestal**, v. 6, p. 3-16. 1975.
- RODRIGUES, R. F. and ARAÚJO, G. M. Estrutura da vegetação e características edáficas de um cerrado em solo distrófico e em solo mesotrófico no Triângulo Mineiro. **Bioscience Journal**, v. 29, p. 2013-2029. 2013.
- RODRÍGUEZ-ECHEVERRÍA, H. *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi communities from tropical Africa reveal strong ecological structure, **New Phytologist**, v. 213, p. 380-390. 2017.
- SANTANDER, C. *et al.* Arbuscular mycorrhiza effects on plant performance under osmotic stress. **Mycorrhiza**, v. 27, p. 639-657. 2017.
- SANTIAGO, T. *et al.* Soil microbial communities respond to an environmental gradient of grazing intensity in south Patagonia Argentina. **Journal of Arid Environments**, v. 184, 104300. 2021.
- SANTOS-MEDELLÍN, C. *et al.* Drought stress results in a compartment-specific restructuring of the rice root-associated microbiomes. **American Society for Microbiology Journal**, v. 8, p. 1-15. 2017.
- SAXENA, A. K. *et al.* *Bacillus* species in soil as a natural resource for plant health and nutrition. **Journal of Applied Microbiology**, v. 128, p. 1583-1594. 2019.
- SAYED, A. M. *et al.* *Saccharopolyspora*: an underexplored source for bioactive natural products. **Journal of Applied Microbiology**, v. 128, p. 314-329. 2019.
- SCHLATTER, D. C. *et al.* Plant community richness and microbial interactions structure bacterial communities in soil. **Ecology**, v. 96, p. 134-142. 2015.
- SEGUEL, A. *et al.* The role of arbuscular mycorrhizas in decreasing aluminium phytotoxicity in acidic soils: a review. **Mycorrhiza**, v. 23, p. 167-183. 2013.
- SERNA-CHAVEZ, H. M. *et al.* Global drivers and patterns of microbial abundance in soil. **Global Ecology and Biogeography**, v. 22, p. 1162-1172. 2013.

- SHAMEER, S., and PRASAD, T. N. V. K. V. Plant growth promoting rhizobacteria for sustainable agricultural practices with special reference to biotic and abiotic stresses. **Plant Growth Regulators**, v. 84, p. 603-615. 2018.
- SHEN, C. *et al.* Soil pH drives the spatial distribution of bacterial communities along elevation on Changbai Mountain. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 57, p. 204-211. 2013.
- SHI, W. *et al.* Physiological and molecular mechanisms of heavy metal accumulation in nonmycorrhizal versus mycorrhizal plants. **Plant Cell Environ**, v. 42, p. 1087-1103. 2019.
- SOLÓRZANO, A. *et al.* Perfil florístico e estrutural do componente lenhoso em seis áreas de cerrado ao longo do bioma Cerrado. **Acta Botanica Brasilica**, v. 26, p. 328-341. 2012.
- STURMER, S. L. *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi in vegetation types in the Pantanal of Nhecolândia, Mato Grosso do Sul, Brazil. **Revista Brasileira de Ciências do Solo**, v. 38, p. 1114-1127. 2014.
- SUDHA, V. *et al.* Biological properties of Endophytic Fungi. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 59, p. 1-7, 2016.
- SUN, Y. Q., *et al.* Plant evenness modulates the effect of plant richness on soil bacterial diversity. **Science of the Total Environment**, v. 662, p. 8-14. 2019.
- TEDERSOO, L. *et al.* High-level classification of the Fungi and a tool for evolutionary ecological analyses. **Fungal Diversity**, v. 90, p. 135-159. 2018.
- THIRKELL, T. J. *et al.* Are mycorrhizal fungi our sustainable saviours considerations for achieving food security. **Journal of Ecology**, v. 105, p. 921-929. 2017.
- TIAN, J. *et al.* Soil organic matter availability and climate drive latitudinal patterns in bacterial diversity from tropical to cold temperate forests. **Functional Ecology**, v. 32, p. 61-70. 2018.
- TORRES, N. M. C. *et al.* Arbuscular mycorrhizal symbiosis as a promising resource for improving berry quality in grapevines under changing environments. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, p. 1-18. 2018.
- TURRINI, A. and GIOVANNETTI, M. Arbuscular mycorrhizal fungi in national parks, nature reserves and protected areas worldwide: a strategic perspective for their in situ conservation. **Mycorrhiza**, v. 22, p. 81-97. 2012.
- VENTER, J. C. *et al.* Environmental genome shotgun sequencing of the Sargasso Sea. **Science**, v. 304, p. 66-74. 2004
- VEZZANI, F. M. *et al.* The importance of plants to development and maintenance of soil structure, microbial communities and ecosystem functions. **Soil and Tillage Research**, v. 175, p. 139-149. 2018.
- VISHAN, I. *et al.* Evaluation of Cd(II) biosorption in aqueous solution by using lyophilized biomass of novel bacterial strain *Bacillus badius* AK: biosorption kinetics, thermodynamics and mechanism. **Environmental Technology & Innovation**, v. 14, p. 1-14. 2019.
- WANG, C. *et al.* Soil pH is the primary factor driving the distribution and function of microorganisms in farmland soils in northeastern China. **Annals of Microbiology**, v. 69, p. 1461-1473. 2019.
- WANG, C. *et al.* Disentangling Large- and Small-Scale Abiotic and Biotic Factors Shaping Soil Microbial Communities in an Alpine Cushion Plant System. **Frontiers in Microbiology**, v. 11, p. 1-17. 2020.

- WANG, Y. *et al.* Auxin is involved in arbuscular mycorrhizal fungi-promoted tomato growth and NADPmalic enzymes expression in continuous cropping substrates. **BMC Plant Biology**, v. 21, p. 1-12. 2021.
- WATANABE, R. T. *et al.* Produtividade da cultura da soja em função da densidade populacional e da porcentagem de cátions (Ca, Mg e K) no complexo sortivo do solo. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 26, p. 477-484, 2005.
- WIEDER, W. R. *et al.* Integrating microbial physiology and physio-chemical principles in soils with the Microbial- Mineral Carbon Stabilization (MIMICS) model. **Biogeosciences**, v. 11, p. 3899-3917. 2014.
- WU, S. *et al.* Arbuscular mycorrhiza and plant chromium tolerance. **Soil Ecology Letters**, v. 1, p. 94-104. 2019.
- XIONG, J. B. *et al.* Geographic distance and pH drive bacterial distribution in alkaline lake sediments across Tibetan Plateau. **Environmental Microbiology**, v. 14, p. 2457-2466. 2012.
- YADAV, A. N. *et al.* Diversity and phylogenetic profiling of niche-specific Bacilli from extreme environments of India. **Annals of Microbiology**, v. 65, p. 611-629. 2015.
- YADAV, A. N. *et al.* Advances in Plant Microbiome and Sustainable Agriculture, Volume2: Functional Annotation and Future Challenges. **Springer**. 2020a.
- YADAV, A. N. Plant Microbiomes for Sustainable Agriculture. Springer International Publishing, Cham. 2020b.
- YADAV, S. K. *et al.* Role of microbes in organic farming for sustainable agro-ecosystem. In: Panpatte, D., Jhala, Y., Shelat, H., Vyas, R. (Eds.), Microorganisms for Green Revolution, Microorganisms for Sustainability. **Springer, Singapore**. p. 241-252. 2018.
- YADAV, R. *et al.* Bacteria from native soil in combination with arbuscular mycorrhizal fungi augment wheat yield and biofortification. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 150, p. 222-233. 2020.
- YANG, W. *et al.* Response of fungal communities and co-occurrence network patterns to compost amendment in black soil of northeast China. **Frontiers in Microbiology**, v. 10, P. 1-11. 2019.
- YAO, F. *et al.* Microbial *taxa* distribution is associated with ecological trophic cascades along an elevation gradient. **Frontiers in Microbiology**, v. 8, 2071. 2017.
- YEOMANS, J. C. and BREMNER, J.M. A rapid and precise method for routine determination of organic carbon in soil. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, v. 19, p. 1467-1476. 1988.
- ZENG, Q. *et al.* Biogeography and the driving factors affecting forest soil bacteria in an arid area. **Science of The Total Environment**, v. 680, p.124-131. 2019.
- ZENG, Q. *et al.* Bacterial Community Responses to Soils along a Latitudinal and Vegetation Gradient on the Loess Plateau, China. **PLoS ONE**, v. 11, p. 1-17. 2016.
- ZHANG, F. *et al.* Effects of arbuscular mycorrhizal fungi, biochar and cadmium on the yield and element uptake of Medicago sativa. **Science of the Total Environmental**, v. 655, p. 1150-1158. 2019.
- ZHANG, Q. *et al.* Competition and habitat filtering jointly explain phylogenetic structure of soil bacterial communities across elevational gradients. **Environmental Microbiology**, v. 20, p. 2386-2396. 2018.

ZHANG, X. *et al.* Soil moisture effect on bacterial and fungal community in Beilu River (Tibetan Plateau) permafrost soils with different vegetation types. **Journal of Applied Microbiology**, v. 114, p. 1054-65. 2013.

ZHONG, R. *et al.* A foliar *Epichloë* endophyte and soil moisture modified belowground arbuscular mycorrhizal fungal biodiversity associated with *Achnatherum inebrians*. **Plant Soil**, v. 458, p. 105–122. 2021.

ZHU, X. C. *et al.* Diversity and composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities in the cropland black soils of China. **Global Ecology and Conservation**, v. 22, p. 1-4. 2020.

ZOU, Y. N. *et al.* Glomalin: a potential soil conditioner for perennial fruits. **International Journal of Agriculture and Biology**, v. 18, p. 293-297. 2016.

