



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PIAUÍ
CAMPUS PROFESSORA CINOBELINA ELVAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AGRÁRIAS
MESTRADO EM CIÊNCIAS AGRÁRIAS

TAILANDE NOVAES DE AQUINO

**GENÓTIPOS RESISTENTE E SUSCETÍVEL DE FEIJÃO-FAVA RECRUTAM
COMUNIDADES BACTERIANAS DISTINTAS DA RIZOSFERA E FILOSFERA EM
RESPOSTA A *Colletotricum truncatum***

Bom Jesus – PI

2026

TAILANDE NOVAES DE AQUINO

**GENÓTIPOS RESISTENTE E SUSCETÍVEL DE FEIJÃO-FAVA RECRUTAM
COMUNIDADES BACTERIANAS DISTINTAS DA RIZOSFERA E FILOSFERA EM
RESPOSTA A *Colletotricum truncatum***

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Agrárias - PPGCA, Campus Professora Cinobelina Elvas - CPCE, da Universidade Federal do Piauí - UFPI, na área de concentração Ciência do Solo, como requisito para obtenção do título de Mestre em Ciências Agrárias.

Orientador: Prof. Dr. Ademir Sergio Ferreira de Araujo

Bom Jesus – PI

2026

FICHA CATALOGRÁFICA
Universidade Federal do Piauí
Biblioteca Setorial Campus Professora Cinobelina Elvas
Setor de Processamento Técnico

A657g Aquino, Tailande Novaes de.
Genótipos resistente e suscetível de feijão-fava recrutam
comunidades bacterianas distintas da rizosfera e filosfera em resposta a
Colletotricum truncatum / Tailande Novaes de Aquino. -- 2026.
54 f.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Piauí. Programa
de Pós-Graduação em Ciências Agrárias, Bom Jesus, Piauí, 2026.
“Orientador: Prof. Dr. Ademir Sérgio Ferreira de Araújo”.

1. Ciências agrárias. 2. Feijão-fava. 3. Resistência de plantas.
I. Araújo, Ademir Sérgio Ferreira de. II. Título.

CDD 630

Bibliotecária: Nayra Fontinele Feijão – CRB3/1249

TAILANDE NOVAES DE AQUINO

**GENÓTIPOS RESISTENTE E SUSCETÍVEL DE FEIJÃO-FAVA RECRUTAM
COMUNIDADES BACTERIANAS DISTINTAS DA RIZOSFERA E FILOSFERA EM
RESPOSTA A *Colletotricum truncatum***

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Agrárias - PPGCA, do Campus Professora Cinobelina Elvas - CPCE, da Universidade Federal do Piauí - UFPI, como requisito à obtenção do título de Mestre em Ciências Agrárias.

Área de concentração: Ciência do Solo.

Linha de Pesquisa: Fertilidade, Biologia do Solo e Nutrição de Plantas.

Orientador: Prof. Dr. Ademir Sergio Ferreira de Araujo.

Aprovada em: 30 de janeiro de 2026.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Ademir Sergio Ferreira de Araujo (UFPI)
Orientador

Profª. Dra. Elaine Martins da Costa (UFPI)
Examinadora Interna ao Programa

Profª. Dra. Sandra Mara Barbosa Rocha (UFPI)
Examinadora Externa ao Programa

Profª. Dra. Ana Roberta Lima Miranda (IFMA)
Examinadora Externa ao Programa

Ao meu céu e estrelas, Mainha, Paim, meus
irmãos e sobrinhos.

Dedico

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente ao Senhor, pela oportunidade de viver e alcançar este momento tão significativo da minha trajetória pessoal e acadêmica.

À minha família, pelo apoio incondicional, incentivo constante e por compartilharem comigo cada sonho e conquista.

Aos amigos e a todas as pessoas que, direta ou indiretamente, contribuíram para a realização desta pesquisa, minha sincera gratidão, em especial aos amigos que fiz ao longo do mestrado, pelo companheirismo, pelas trocas de conhecimento e pelo apoio nos momentos de desafio e celebração.

Aos integrantes do Grupo de Ecologia Microbiana do Solo da Região Meio-Norte, agradeço pela convivência, pelas discussões científicas, pelo aprendizado compartilhado e pela contribuição para o amadurecimento deste trabalho.

Agradeço à Universidade Federal do Piauí (UFPI) e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), cujo apoio institucional e financeiro foi essencial para o desenvolvimento desta pesquisa.

Agradeço também ao Programa de Melhoramento Genético da Cana-de-Açúcar (PMGCA/RIDESIA), pela contribuição científica, pela disponibilização de conhecimentos, materiais e pelo fortalecimento da pesquisa nacional na área.

Registro minha profunda gratidão aos professores que contribuíram para minha formação, em especial ao meu orientador, Dr. Ademir, pela confiança depositada, pelos ensinamentos, pela orientação criteriosa e pela oportunidade de crescimento profissional.

Por fim, e não menos importante, manifesto minha gratidão a todos os brasileiros que, por meio do investimento público, possibilitaram minha formação acadêmica ao longo de toda a minha trajetória.

Honre sempre a tua história. Tua glória é lutar.
Nação 12.

RESUMO

A resistência das plantas a patógenos resulta da interação entre fatores genéticos e do microbioma associado. Este estudo teve como objetivo investigar como genótipos resistentes e suscetíveis de feijão-fava (*Phaseolus lunatus*) estruturam as comunidades bacterianas da rizosfera e da filosfera sob inoculação por *Colletotrichum truncatum*. Utilizando sequenciamento do gene 16S rRNA, análises de diversidade, estrutura bacteriana, abundância diferencial e redes de co-ocorrência, foi avaliado o papel dos dois compartimentos microbianos na resposta à antracnose. A análise de coordenadas principais (CAP) e a PERMANOVA mostraram que o genótipo foi o principal fator na estruturação das comunidades bacterianas em ambos os compartimentos. Na rizosfera, o genótipo resistente apresentou redução da diversidade após inoculação, enquanto o suscetível exibiu aumento, sugerindo instabilidade microbiana frente ao estresse. A composição taxonômica evidenciou o enriquecimento de táxons associados ao biocontrole, como *Bacillus*, *Streptomyces*, *Shinella* e *Microbacterium*, principalmente no genótipo resistente inoculado (Rs+Ct). A análise de gêneros exclusivos mostrou que plantas resistentes recrutaram mais táxons específicos em ambos os compartimentos. As redes de co-ocorrência revelaram que o genótipo resistente manteve redes mais coesas e com predominância de interações positivas, sobretudo na filosfera, indicando maior estabilidade e funcionalidade ecológica. Em conjunto, os resultados demonstram que a resistência à antracnose no feijão-fava depende da integração entre genótipo e microbioma, na qual a rizosfera atua como núcleo estabilizador e a filosfera se reorganiza funcionalmente para reforçar a defesa.

Palavras-chave: Antracnose, Comunidades bacterianas, Co-ocorrência microbiana, Microbioma associado, Resistência de plantas.

ABSTRACT

Plant resistance to pathogens results from the interaction between genetic factors and the associated microbiome. This study aimed to investigate how resistant and susceptible genotypes of lima bean (*Phaseolus lunatus*) structure the bacterial communities of the rhizosphere and phyllosphere under inoculation with *Colletotrichum truncatum*. Using 16S rRNA gene sequencing, diversity analyses, bacterial structure, differential abundance, and co-occurrence networks, the role of the two microbial compartments in response to anthracnose was evaluated. Co-ordination (CAP) and PERMANOVA demonstrated that genotype was the main factor in structuring bacterial communities in both compartments. In the rhizosphere, the resistant genotype showed reduced diversity after inoculation, while the susceptible genotype exhibited increased diversity, indicating microbial instability in the face of stress. The taxonomic composition revealed an enrichment of taxa associated with biocontrol, such as *Bacillus*, *Streptomyces*, *Shinella*, and *Microbacterium*, mainly in the inoculated resistant genotype (Rs+Ct). An analysis of exclusive genera showed that resistant plants recruited more specific taxa in both compartments. Co-occurrence networks revealed that the resistant genotype maintained more cohesive networks with a predominance of positive interactions, especially in the phyllosphere, resulting in greater stability and ecological functionality. Taken together, the results demonstrate that anthracnose resistance in broad beans depends on the integration between genotype and microbiome, in which the rhizosphere acts as a stabilizing core and the phyllosphere functionally reorganizes to strengthen defense.

Keywords: Anthracnose, Bacterial communities, Microbial co-occurrence, Associated microbiome, Plant resistance.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Análise de Coordenadas Principais (CAP).....	32
Figura 2 - Índices de diversidade alfa.....	33
Figura 3 - <i>Heatmap</i> dos 30 gêneros bacterianos mais abundantes.....	34
Figura 4 - Índices de diversidade alfa.....	35
Figura 5 - Diagramas <i>UpSet</i> ilustrando o número de gêneros bacterianos únicos e compartilhados entre os diferentes tratamentos na rizosfera e na filosfera.....	36

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Efeitos de patógenos vegetais sobre a composição e a função da comunidade microbiana associada a diferentes culturas, avaliados por diferentes técnicas de sequenciamento.....	22
---	----

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	12
2	OBJETIVO GERAL.....	14
3	REFERÊNCIAL TEÓRICO.....	15
3.1	Aspectos gerais do feijão fava e a relação da cultura com antracnose.....	15
3.2	Dinâmica do microbioma foliar.....	16
3.3	Dinâmica do microbioma rizosférico.....	18
3.4	Impacto do patógeno sobre a comunidade microbiana.....	19
3.5	Diferenças entre genótipos resistentes e suscetíveis.....	21
3.6	Aplicações práticas e alternativas ao controle químico.....	23
3.7	Lacunas atuais e futuras direções de pesquisa.....	24
4	MATERIAL E MÉTODOS.....	27
4.1	Delineamento experimental e ensaio de inoculação.....	27
4.2	Amostragem da rizosfera e da filosfera.....	28
4.3	Extração de DNA e sequenciamento de amplicons.....	29
4.4	Análise de dados.....	30
5	RESULTADOS.....	32
5.1	Estrutura bacteriana.....	32
5.2	Índice de diversidade de Shannon.....	32
5.3	Composição bacteriana.....	33
5.4	Gêneros bacterianos únicos e compartilhados entre tratamentos na rizosfera e filosfera.....	34
5.5	Redes de co-ocorrência microbiana.....	35
6	DISCUSSÃO.....	37
7	CONCLUSÃO.....	40
	REFERÊNCIAS.....	41
	APÊNDICES	51

1 INTRODUÇÃO

Nas últimas décadas, o potencial genético das plantas tem sido objeto de estudo com o objetivo de melhorar o desenvolvimento e tolerância das plantas a estresses bióticos e abióticos (Pérez-Jaramillo; Mendes; Raaijmakers, 2016; Mendes *et al.*, 2018). Com o desenvolvimento da agricultura, a implementação de plantas resistentes a doenças tem se tornado cada vez mais frequente no campo. As plantas resistentes podem ativar mecanismos moleculares de defesa relacionadas a imunidade basal, imunidade mediada por efetores e a sinalização hormonal (Deng *et al.*, 2020).

O microbioma vegetal pode se moldar de acordo com a necessidade da planta, favorecendo suas respostas a estresses, como a infecção por patógenos (Liu *et al.*, 2020). As plantas podem aplicar estratégias para o recrutamento de microrganismos para aumentar sua capacidade de combater estresses (Li *et al.*, 2022). Essas interações com microrganismos especialistas podem mitigar os efeitos de estresses sofridos pela planta, modulando o seu microbioma (Liu *et al.*, 2020; Li *et al.*, 2022). As plantas podem enriquecer compartimentos específicos para criar um habitat microbiano que geralmente se inicia no solo e se estende pelos tecidos vegetais (Pantigoso; Newberger; Vivanco, 2022). A composição do microbioma vegetal pode ser dividida por compartimentos, como a rizosfera (Zhang; Vivanco; Shen, 2017) e filosfera (Koskella, 2020).

O microbioma foliar pode ser influenciado pelo ambiente, condições fisiológicas e aptidão das plantas, através de mecanismos estocásticos ou determinísticos (Lan *et al.*, 2024). A filosfera é complexa e variável, abrigando microrganismos que podem atuar nas respostas de defesa da planta e alterando a emissão de compostos orgânicos voláteis que auxiliam na defesa contra patógenos (Mendal; Jeon, 2023). De forma similar, na rizosfera também ocorre a presença de microrganismos que possuem a capacidade de interpretar sinais que podem ser produzidos pelas plantas ou por outros microrganismos. Esta ação pode influenciar na liberação de moléculas sinalizadoras que podem estar relacionadas a indução de imunidade vegetal e a manutenção do microbioma associado a rizosfera (Pantigoso; Newberger; Vivanco, 2022).

Nesse contexto, o feijão-fava (*Phaseolus lunatus*), amplamente cultivado em pequenas propriedades do Nordeste brasileiro, representa uma cultura de grande importância socioeconômica e nutricional. Entretanto, é frequentemente associado à incidência da antracnose, doença causada pelo fungo *Colletotrichum truncatum*, capaz de comprometer o desenvolvimento das plantas e reduzir significativamente a produtividade (Gomes; Nascimento, 2018). A antracnose provoca necrose de tecidos, queda de flores e vagens, além

de reduzir a qualidade dos grãos, afetando diretamente a comercialização e a renda de agricultores familiares (Carmo *et al.*, 2015). A variação na resposta entre genótipos resistentes e suscetíveis sugere que tanto os mecanismos imunológicos quanto as interações microbianas associadas à planta podem desempenhar papel crítico na manifestação da doença. Cultivares com diferentes níveis de resistência exibem composições microbianas distintas, apresentam microbiotas com maior conectividade de rede e abundância de microrganismos protetores, corroborando que a microbiota específica do hospedeiro contribui ativamente para a defesa da planta (Mina *et al.*, 2020; Yang *et al.*, 2024).

Diante disso, avaliar como genótipos contrastantes de feijão-fava estruturam seus microbiomas da rizosfera e filosfera frente a antracnose surge como uma abordagem para compreender não apenas a dinâmica de sua rede de interação, mas também toda a estrutura e composição microbiana dos compartimentos e dos genótipos. Nossa hipótese é que plantas de feijão-fava resistentes ou suscetíveis à antracnose moldam de maneira diferenciada seu microbioma frente a infecção por *C. truncatum*.

2 OBJETIVO GERAL

Avaliar como genótipos contrastantes de feijão-fava estruturam seus microbiomas da rizosfera e filosfera frente a antracnose.

3 REFERENCIAL TEÓRICO

3.1 Aspectos gerais do feijão-fava e a relação da cultura com antracnose

O feijão-fava (*Phaseolus lunatus*) pertence à família Fabaceae, que é composta por 643 gêneros e possui cerca de 18.000 espécies no mundo (Oliveira; Torres; Benedito, 2011; Avelino *et al.*, 2019). De acordo com Motta-Aldana *et al.* (2010) e Sousa *et al.* (2020), seu centro de origem está na região andina (Sul do Equador e Noroeste do Peru), com eventos de domesticação, também descritos para o centro-oeste do México. Historicamente, os Estados Unidos possuem uma alta expressão na produção do feijão-fava, sendo um dos maiores produtores no cenário mundial (Vieira, 1992; Lopes *et al.*, 2024).

No Brasil, a cultura do feijão-fava é economicamente importante para a região Nordeste pois possui um clima favorável para a produção devido as suas características climáticas com altas temperaturas e períodos secos (Sousa *et al.*, 2020). De acordo com o levantamento do IBGE (2024), o Brasil produziu cerca de 10.502 toneladas de feijão-fava, sendo o estado do Ceará o maior produtor, seguido dos estados da Paraíba, Pernambuco e Rio Grande do Norte. Em geral, o feijão-fava é cultivado em regiões tropicais e subtropicais, apresentando elevado teor proteico e bom potencial comercial, configurando fonte adicional de renda para pequenos produtores (Gomes *et al.*, 2022).

Apesar do seu potencial, a cultura do feijão-fava enfrenta entraves ligados ao manejo cultural e a fatores fitossanitários que limitam o desempenho agrônômico (Gomes; Nascimento, 2018). Entre as doenças, a antracnose, causada pelo fungo *Colletotrichum truncatum* (Schw.) é frequentemente citada como uma das principais doenças do feijão-fava, principalmente devido às condições climáticas favoráveis do Nordeste brasileiro, que proporcionam um ambiente ideal ao desenvolvimento da doença (Paula Júnior; Silva; Vieira, 1995; Mota *et al.*, 2019).

Os sintomas causados pela antracnose podem afetar a planta do estabelecimento até a fase reprodutiva. As áreas contaminadas apresentam lesões avermelhadas nas nervuras e no verso abaxial do limbo foliar, resultando na queda de folhas afetadas e necrose nos ramos, pecíolos e caule; nas vagens os sintomas são marcados por manchas marrom-escuras e bordas vermelho-arroxeadas (Beserra Junior; Barguil, 2021). Tais danos podem comprometer a qualidade das vagens e, em casos severos, levar a perdas expressivas de produção, dificultando a comercialização dos grãos (Damm *et al.*, 2009; Gomes; Nascimento, 2018).

Considerando que a severidade da antracnose está diretamente associada à interação entre o patógeno, o hospedeiro e o ambiente, torna-se cada vez mais importante compreender

fatores adicionais que modulam essa relação. Entre eles, destaca-se o papel do microbioma da filosfera, cuja estrutura e dinâmica podem influenciar tanto a suscetibilidade da planta quanto sua capacidade de resistência (Gao *et al.*, 2021; Flores-Nunez, Stukenbrock, 2024).

Nesse contexto, investigar como a comunidade microbiana foliar interage com *Colletotrichum truncatum* é fundamental para o desenvolvimento de estratégias de manejo mais sustentáveis e inovadoras.

3.2 Dinâmica do microbioma foliar

A filosfera corresponde à parte aérea das plantas, onde habita uma comunidade microbiana diversa composta por organismos epifíticos, que se desenvolvem na superfície, e endofíticos, que colonizam os tecidos internos (Vorholt, 2012; Zhu *et al.*, 2022). Essas comunidades microbianas associadas ao hospedeiro desempenham papéis importantes no crescimento, no desenvolvimento e na adaptação a estresses bióticos e abióticos (Pfeilmeier *et al.*, 2024). Dependendo das circunstâncias, entretanto, esta relação entre o hospedeiro e sua microbiota pode levar a desequilíbrios, resultando em uma disbiose, ou seja, ocorre um desequilíbrio na microbiota, que geralmente é associada a doenças e alteração na composição ou função do microbioma (Petersen; Round, 2014; Levy *et al.*, 2017; Pfeilmeier *et al.*, 2024).

Um aspecto central da dinâmica da filosfera é a distinção entre microrganismos epifíticos e endofíticos. Os epifíticos vivem expostos na superfície foliar e estão sujeitos a grandes variações ambientais, resultando em comunidades geralmente mais ricas, mas também mais instáveis. Já os endofíticos colonizam o interior dos tecidos, em um ambiente mais protegido, o que favorece populações menos diversas, porém mais estáveis ao longo do tempo (Remus-Emsermann; Schlechter, 2018). Esses dois compartimentos apresentam interações complementares: enquanto a epiderme funciona como porta de entrada e filtro, os tecidos internos oferecem nichos mais restritivos, nos quais o hospedeiro exerce maior influência seletiva.

A diversidade do microbioma foliar também varia de acordo com o ambiente. Estudos mostram que fatores como radiação UV, variação de temperatura, umidade e deposição de partículas atmosféricas moldam a colonização das folhas, favorecendo microrganismos resistentes a estresse em regiões áridas e fungos melanizados em ambientes úmidos (Lindow; Brandl, 2003). Essa plasticidade ambiental explica a grande variação encontrada em filosferas de uma mesma espécie cultivada em diferentes locais ou estações.

Além dessas influências ambientais, a estrutura da comunidade também varia conforme os compartimentos foliares, refletindo as diferenças entre nichos da superfície e do interior das folhas. Segundo Howe *et al.* (2023), cada divisão anatômica da planta abriga interações microbianas distintas. A superfície aérea tende a concentrar táxons transitórios ou comensais, provenientes do ambiente, enquanto tecidos internos filtram comunidades mais específicas. Além disso, estudos recentes demonstram que as plantas podem moldar ativamente sua microbiota, recrutando microrganismos capazes de reduzir estresses bióticos e abióticos, o que reforça o caráter coevolutivo dessas interações (Liu *et al.*, 2020; Li *et al.*, 2022). Esse recrutamento seletivo tem sido descrito como parte da “teoria da extensão do fenótipo da planta”, em que o microbioma funciona como uma segunda camada de defesa e adaptação (Müller *et al.*, 2016; Hassani; Durán; Hacquard, 2018).

O microbioma foliar pode ser moldado não apenas por esses fatores anatômicos e fisiológicos, mas também por processos ecológicos distintos, que podem ser estocásticos ou determinísticos (Lan *et al.*, 2024). Nos processos estocásticos, a estrutura microbiana é influenciada por limitações na dispersão e no movimento migratório das populações microbianas (Bahram *et al.*, 2015; Lan *et al.*, 2024). Por outro lado, nos processos determinísticos, a seleção ambiental direciona habitats distintos, que podem promover variações na sua aptidão e variação na abundância das espécies em um ambiente específico (Lan *et al.*, 2022; 2024). Em ambos os casos, fatores como composição genética do hospedeiro, condições ambientais e presença de patógenos podem alterar a trajetória da comunidade, promovendo estados de equilíbrio ou de disbiose (Trivedi *et al.*, 2020).

Além de interações mutualísticas ou comensais, a microbiota foliar também envolve relações de antagonismo. Nesses contextos, a própria planta exerce papel ativo na regulação da comunidade por meio de seu sistema imune, que conta com receptores capazes de reconhecer padrões moleculares conservados (PAMPs) ou proteínas efetoras de patógenos, ativando respostas de imunidade mediada por padrões ou por efetores (Paasch *et al.*, 2023).

Essas interações moldam a comunidade microbiana foliar, determinando nichos ecológicos distintos, que variam entre a defesa da planta e a disponibilização de nutrientes (Dove *et al.*, 2021). Evidências recentes sugerem ainda que moléculas de defesa liberadas pelas plantas podem ter efeitos amplos sobre a comunidade residente, suprimindo simbiontes sensíveis e, ao mesmo tempo, favorecendo táxons adaptados a ambientes estressados (Gao *et al.*, 2021).

Dessa forma, alterações no equilíbrio da filosfera, seja por fatores ambientais, fisiológicos ou pela presença de patógenos, podem repercutir diretamente na saúde da planta, o

que destaca a importância de compreender o impacto de infecções como a antracnose sobre a comunidade microbiana.

3.3 Dinâmica do microbioma rizosférico

O microbioma da rizosfera possui participação na ciclagem de nutrientes, mitigação a estresses bióticos e abióticos e proteção contra patógenos, impactando o desenvolvimento e saúde das plantas (Moretti *et al.*, 2024). Os açúcares, ácidos orgânicos e metabolitos secundários liberados pelas raízes das plantas podem influenciar o ambiente no solo, atuando como quimioatraentes, esses sinais químicos podem facilitar as relações mutualísticas ente planta e microrganismos, que podem ser benéficos (Badri; Vivanco, 2009; Vivers-Peris *et al.*, 2020; Wankhade *et al.*, 2025).

A rizosfera é amplamente reconhecida como o principal compartimento de montagem e seleção de comunidades microbianas associadas às plantas, sendo responsável pelo recrutamento de microrganismos com funções diretamente relacionadas à saúde vegetal (Trivedi *et al.*, 2020). Esse processo de montagem comunitária é altamente seletivo e resulta da interação entre fatores genéticos da planta hospedeira, características físico-químicas do solo e histórico de manejo agrícola (Yue *et al.*, 2023).

A diversidade e a funcionalidade do microbioma rizosférico estão intimamente associadas ao desempenho agrônômico das culturas. Análises metagenômicas conduzidas em diferentes agroecossistemas demonstram que variações na composição microbiana da rizosfera estão correlacionadas à produtividade e à eficiência no uso de nutrientes, especialmente em culturas de importância econômica (Ren *et al.*, 2025). Esses microrganismos atuam por meio de múltiplos mecanismos, incluindo a modulação do ciclo do nitrogênio e a produção de metabólitos bioativos (Chi *et al.*, 2025).

O desenvolvimento da planta ao longo de seu ciclo de vida também exerce influência significativa sobre a estrutura do microbioma rizosférico. Diferentes estágios fenológicos estão associados a mudanças na composição e na funcionalidade das comunidades microbianas, refletindo variações nos padrões de exsudação radicular e nas demandas fisiológicas da planta hospedeira (Ping *et al.*, 2025). Há alterações que podem refletir em adaptações das comunidades microbianas às novas demandas fisiológicas das plantas cultivadas, evidenciando a coevolução entre plantas e microrganismos no ambiente rizosférico (Yue *et al.*, 2023).

A interação entre metabólitos derivados das plantas e a microbiota rizosférica é considerada um dos principais fatores responsáveis pela estabilidade e resiliência dessas

comunidades. Compostos liberados pelas raízes não apenas influenciam a montagem inicial do microbioma, mas também contribuem para sua reorganização frente a estresses ambientais, favorecendo a persistência de microrganismos funcionalmente relevantes (Kazarina *et al.*, 2025).

O estudo de Crusciol *et al.*, (2024) demonstra que consórcios bacterianos bem estruturados são capazes de modular funções fisiológicas das plantas e promover incrementos significativos de produtividade agrícola. A compreensão dos mecanismos que regulam a montagem e a funcionalidade dessas comunidades microbianas é fundamental para o desenvolvimento de estratégias agrícolas mais resilientes e sustentáveis (Santoyo *et al.*, 2025).

3.4 Impacto do patógeno sobre a comunidade microbiana

Os avanços em metodologias de sequenciamento de nova geração têm possibilitado o estudo mais detalhado das interações entre planta, microbioma e patógeno. Abordagens como metagenômica, metatranscriptômica e Dual RNA-seq permitem analisar, de forma simultânea, tanto a estrutura e função das comunidades microbianas quanto a expressão gênica do hospedeiro e do patógeno (Westermann *et al.*, 2012; Wolf *et al.*, 2018; Aguiar-Pulido *et al.*, 2016). Essas ferramentas superaram limitações de métodos convencionais e abriram caminho para compreender como as infecções remodelam o microbioma associado às plantas, fornecendo uma base sólida para investigar o impacto de patógenos como *Colletotrichum* spp. nas comunidades microbianas.

As plantas são capazes de identificar patógenos e microrganismos benéficos através de receptores de reconhecimento de padrões, mecanismo que possibilita a planta identificar as características moleculares microbianas (Zhou; Zhang, 2020; Andargie *et al.*, 2023). Essas respostas modulam o recrutamento de microrganismos pela planta e a montagem da comunidade associada, semeando interações que sustentam desempenho e tolerância a estresses (Srivastava *et al.*, 2022).

Por outro lado, microrganismos patogênicos podem alterar os fenótipos das plantas ao causar danos nos tecidos e induzir respostas de defesa. Essas mudanças afetam a imunidade e a colonização por outros organismos. Assim, o patógeno influencia diretamente na interação e no desenvolvimento da microbiota associada ao hospedeiro (Dastogeer; Yasuda; Okazaki, 2022). O equilíbrio da comunidade microbiana é fundamental para a saúde da planta, uma vez que a perda de diversidade ou alterações na estrutura do microbioma podem aumentar a suscetibilidade a doenças (Berendsen; Pieterse; Bakker, 2012).

Diversos estudos indicam que a colonização patogênica altera a composição e a abundância relativa de microrganismos residentes da microbiota, influenciando não apenas no tecido infectado, mas também na rizosfera e outras partes da planta (Trivedi *et al.*, 2020; Gao *et al.*, 2021). Evidências em diferentes culturas mostram padrões semelhantes: em feijão-comum, *Fusarium oxysporum* impactou fortemente a diversidade funcional da rizosfera, mas também promoveu o enriquecimento de *Pseudomonas* e *Bacillus* com funções antifúngicas em genótipos resistentes (Mendes *et al.*, 2023). Em soja, a infecção por *Phytophthora sojae* e *Septoria glycines* não reduziu a riqueza total, mas alterou de forma expressiva a composição de fungos da filosfera (Díaz-Cruz; Cassone, 2022).

Esse processo resulta da competição direta do patógeno por nichos e nutrientes, mas também da ativação de respostas de defesa da planta que liberam compostos antimicrobianos de amplo espectro. Tais defesas, embora essenciais contra o patógeno, podem suprimir microrganismos mutualistas sensíveis, como rizóbios e fungos micorrízicos, prejudicando a nutrição e a resiliência vegetal. Em feijão-comum (*Phaseolus vulgaris*), a infecção foliar por *Colletotrichum gloeosporioides* reduziu significativamente a nodulação rizobiana e a colonização micorrízica, provavelmente em função da ativação de polifenol oxidase e de outros mecanismos de defesa sistêmica (Ballhorn; Younginger; Kautz, 2014; Ochieno *et al.*, 2021). Resultados análogos foram observados em citros infectados por *Phytophthora nicotianae*, nos quais houve queda de *Trichoderma* e *Bacillus* e aumento de oportunistas como *Fusarium* e *Pythium* (Handique *et al.*, 2024). Já em morangueiro, a antracnose causada por *Colletotrichum* spp. aumentou a diversidade global da rizosfera, mas reduziu táxons benéficos como *Streptomyces* e *Trichoderma*, favorecendo a emergência de outros patógenos (Su *et al.*, 2022).

Embora a infecção frequentemente resulte em disbiose, também pode ocorrer o recrutamento adaptativo de microrganismos benéficos. Como na cultura do sorgo, a infecção por *Colletotrichum sublineola* elevou a complexidade das redes microbianas e favoreceu o recrutamento de antagonistas em múltiplos nichos (Chen *et al.*, 2024).

Outros exemplos reforçam essa remodelagem: em tomate, a murcha de *Fusarium oxysporum* mostrou-se negativamente correlacionada à diversidade da rizosfera, mas consórcios microbianos “cross-kingdom” (bactérias + fungos) foram capazes de restaurar a supressão da doença, evidenciando o potencial de comunidades sintéticas para manejo biológico (Zhou *et al.*, 2022). Já em álamo infectado por *Colletotrichum gloeosporioides*, observou-se que a infecção alterou de forma mais intensa a comunidade fúngica foliar, e que metabólitos secundários da planta, como cumarinas e flavonoides, correlacionaram-se com o

recrutamento de microrganismos benéficos, sugerindo que o genótipo pode modular o microbioma através do perfil químico foliar (Gao *et al.*, 2021).

Esses achados sustentam o conceito de *pathobiome*, no qual a doença não resulta apenas da ação isolada do patógeno, mas da reconfiguração da comunidade como um todo (Vayssier-Taussat *et al.*, 2014). Assim, o resultado da infecção depende tanto da agressividade do patógeno quanto da resposta coletiva do microbioma, que pode atenuar ou intensificar os sintomas. Nesse contexto, o microbioma deve ser entendido como um sistema altamente dinâmico, moldado por múltiplos fatores bióticos e abióticos (Flores-Nunez; Stukenbrock, 2024). Compreender esses padrões ecológicos fundamentais é crucial para melhorar a saúde das plantas (Gao *et al.*, 2021) e, sobretudo, para explicar por que diferentes genótipos podem apresentar níveis distintos de resistência ou suscetibilidade. Estudos demonstram que a infecção por patógenos pode provocar tanto a disbiose quanto favorecer o recrutamento adaptativo de microrganismos benéficos, dependendo do hospedeiro, patógeno e nicho ecológico envolvido conforme na Tabela 1.

3.5 Diferenças entre genótipos resistentes e suscetíveis

A resistência de plantas a doenças é um dos pilares fundamentais para a segurança alimentar e sustentabilidade. Doenças causadas por diferentes microrganismos podem diminuir a produtividade agrícola quando o sistema imunológico das plantas responde tardiamente; contudo, a resistência vegetal é resultado não apenas da indução de genes de defesa, mas também da inativação dos genes de suscetibilidade (S), que geralmente favorecem a infecção por patógenos (Gorshkov; Tsers, 2022). Segundo Zhao *et al.* (2022), os avanços na compreensão dos mecanismos moleculares das interações planta-patógeno, aliados ao progresso da biotecnologia, têm proporcionado uma base teórica e tecnológica sólida para o desenvolvimento de cultivares geneticamente melhoradas com maior resistência a doenças.

Tabela 1 - Efeitos de patógenos vegetais sobre a composição e a função da comunidade microbiana associada a diferentes culturas, avaliados por diferentes técnicas de sequenciamento

Cultura / Espécie	Patógeno	Técnica(s) empregada(s)	Principais efeitos no microbioma	Referência
Álamo (<i>Populus spp.</i>)	<i>Colletotrichum gloeosporioides</i>	Metagenômica + metabolômica	Alteração mais forte da comunidade fúngica foliar; correlação entre metabólitos secundários e recrutamento de microrganismos benéficos	Gao <i>et al.</i> (2021)
Arroz (<i>Oryza sativa</i>)	<i>Magnaporthe oryzae</i> (brusone)	16S rRNA, ITS + metabolômica	Infecção reduziu fungos endofíticos e aumentou diversidade bacteriana; resistência genética (<i>Piz-t</i>) moldou metabólitos radiculares e montagem microbiana.	Tian <i>et al.</i> (2021)
Citros (<i>Citrus reticulata</i>)	<i>Phytophthora nicotianae</i> (gomose)	16S rRNA e ITS (amplicon)	Rizósfera sadia rica em <i>Trichoderma</i> , <i>Pseudomonas</i> e <i>Bacillus</i> ; infecção reduziu diversidade benéfica e aumentou oportunistas (<i>Fusarium</i> , <i>Pythium</i>).	Handique <i>et al.</i> (2024)
Citros (<i>Citrus spp.</i>)	<i>Diaporthe citri</i>	Metagenômica (16S/ITS)	Enriquecimento de bactérias epifíticas antagonistas (sideróforos, antifúngicos)	Zhou e Zhang (2020)
Feijão-comum (<i>Phaseolus vulgaris</i>)	<i>Colletotrichum gloeosporioides</i>	RNA-seq / análises de colonização	Redução da nodulação rizobiana e da colonização micorrízica; ativação de enzimas de defesa sistêmica	Ballhorn; Younginger; Kautz, (2014) e Ochieno <i>et al.</i> (2021)
Feijão-comum (<i>Phaseolus vulgaris</i>)	<i>Fusarium oxysporum</i>	16S rRNA, metagenômica shotgun, metatranscriptômica	Infecção alterou diversidade taxonômica e funcional da microbiota radicular; enriquecimento de <i>Pseudomonas</i> e <i>Bacillus</i> com funções antifúngicas em plantas resistentes.	Mendes <i>et al.</i> (2023)
Morangueiro (<i>Fragaria</i> × <i>ananassa</i>)	<i>Colletotrichum spp.</i>	Metagenômica / metatranscriptômica	Aumento da diversidade global na rizosfera infectada, mas redução de microrganismos probióticos protetores	Trivedi <i>et al.</i> (2020)
Morangueiro (<i>Fragaria</i> × <i>ananassa</i>)	<i>Colletotrichum spp.</i> (antracnose)	16S rRNA e ITS (Illumina)	Maior diversidade em solos infectados, porém redução de benéficos (<i>Streptomyces</i> , <i>Bacillus</i> , <i>Trichoderma</i>); aumento de patógenos oportunistas (<i>Fusarium</i>).	Su <i>et al.</i> (2022)
Soja (<i>Glycine max</i>)	<i>Phytophthora sojae</i> , <i>Septoria glycines</i>	16S rRNA e ITS (amplicon)	Não houve queda de riqueza, mas composição da comunidade mudou drasticamente; maior efeito sobre fungos da filosfera.	Díaz-Cruz e Cassone (2022)
Sorgo (<i>Sorghum bicolor</i>)	<i>Colletotrichum sublineola</i>	16S rRNA, ITS + redes microbianas	Infecção aumentou a complexidade da rede microbiana; recrutamento de microrganismos	Chen <i>et al.</i> (2024)
Tomate (<i>Solanum lycopersicum</i>)	<i>Fusarium oxysporum</i> (murcha)	Metagenômica, SynComs (comunidades sintéticas)	Diversidade microbiana correlacionada negativamente com severidade da doença; consórcios microbianos “cross-kingdom” (bactérias+fungos) suprimiram a murcha de Fusário.	Zhou <i>et al.</i> (2022)

De acordo com Kou e Wang (2010), a resistência das plantas a doenças pode ser dividida em dois tipos: resistência qualitativa, controlada por um único gene de resistência (R), e resistência quantitativa, determinada por múltiplos genes ou loci de características quantitativas (QTLs), cada um contribuindo parcialmente para o aumento da resistência. A resistência qualitativa das plantas está relacionada à ativação de mecanismos moleculares de defesa que compõem o sistema imunológico inato, que atua em dois níveis principais: a imunidade desencadeada por padrões moleculares associados a patógenos (PTI) e a imunidade desencadeada por efetores (ETI) (Kou; Wang, 2010; Zhang; Wang, 2013). A PTI está relacionada ao reconhecimento de moléculas próprias e não próprias, enquanto a ETI ocorre pela percepção de padrões moleculares de patogenicidade (Vance; Isberg; Portnoy, 2009; Monaghan; Zipfel, 2012).

Nishad *et al.* (2020) relatam que as plantas também possuem uma estratégia de resistência não hospedeira que impede a colonização inicial pela maioria dos microrganismos, com base em barreiras físicas como cutícula cerosa, parede celular espessa e em metabólitos secundários com ação antimicrobiana. Melotto, Underwood e He (2008), Sawinski *et al.* (2013) e Bigeard, Colcombet e Hirt (2015) citam que dentre as estratégias de resistência também ocorre o fechamento estomático que após o reconhecimento de infecção por patógenos as plantas são capazes de induzir o seu fechamento para inibir a entrada de microrganismos fitopatogênicos.

3.6 Aplicações práticas e alternativas ao controle químico

A antracnose, causada principalmente por espécies do gênero *Colletotrichum*, ocasiona uma das doenças mais devastadoras em diversas culturas agrícolas, comprometendo desde a produção até a qualidade pós-colheita (López-Moral *et al.*, 2020). Tradicionalmente, o controle da antracnose tem se baseado no uso de fungicidas químicos; no entanto, preocupações ambientais, desenvolvimento de resistência e demanda por produtos mais sustentáveis têm impulsionado a busca por estratégias alternativas de manejo (Aljawasim; Samtani; Rahman, 2023; Tyagi *et al.*, 2024).

Dentre as alternativas destacam-se o uso de agentes de biocontrole, especialmente fungos do gênero *Trichoderma* e bactérias como *Bacillus* spp. e *Streptomyces* spp., que apresentam múltiplos mecanismos de ação, incluindo competição, antibiose, indução de resistência e parasitismo direto (Yao *et al.*, 2023; Chen *et al.*, 2024; Nguyen *et al.*, 2024). Ensaios recentes com isolados nativos de *Bacillus* demonstraram elevada eficácia contra

Colletotrichum em culturas perenes, sugerindo potencial para formulação de biofungicidas adaptados às condições locais (Chen *et al.*, 2024). De forma semelhante, *Trichoderma* tem se consolidado como uma alternativa amplamente estudada para o controle de doenças fúngicas, incluindo a antracnose pós-colheita (Li *et al.*, 2025).

Além dos agentes microbianos, extratos vegetais e compostos naturais têm sido investigados com sucesso como fontes de moléculas antifúngicas. Estudos recentes relatam a capacidade de extratos botânicos de inibir crescimento micelial e esporulação de *Colletotrichum*, indicando caminhos promissores para reduzir o uso de fungicidas sintéticos (Fei *et al.*, 2023; Kushaha *et al.*, 2024; Jia *et al.*, 2024). O manejo integrado também se apresenta como uma abordagem fundamental, combinando práticas culturais, uso de sementes saudáveis e seleção de genótipos resistentes. Em leguminosas como o feijão-fava, já foram identificados acessos com diferentes níveis de resistência a *Colletotrichum truncatum*, reforçando a importância da variabilidade genética como recurso para o manejo sustentável da antracnose (Gomes *et al.*, 2022).

O papel do microbioma foliar também tem emergido como uma linha promissora no manejo de doenças, com estudos mostrando que a estrutura e a atividade funcional das comunidades microbianas da filosfera podem contribuir para a supressão natural de patógenos (Li *et al.*, 2022). Estratégias de manipulação do microbioma, seja via inoculação de comunidades sintéticas (*SynComs*) ou via seleção indireta de genótipos que favoreçam comunidades protetoras, são atualmente consideradas fronteiras de pesquisa no controle biológico de antracnose (Haq *et al.*, 2024).

Portanto, o conjunto de alternativas ao controle químico da antracnose engloba desde medidas preventivas, como o uso de sementes livres de patógenos e práticas culturais, até a aplicação de agentes de biocontrole, extratos botânicos, tratamentos físicos e integração com cultivares resistentes. Tais estratégias, quando combinadas, oferecem caminhos promissores para um manejo mais sustentável, reduzindo riscos ambientais e aumentando a resiliência dos sistemas agrícolas (Aljawasim; Samtani; Rahman, 2023; Tyagi *et al.*, 2024; Worku; Alemu; Tsedaley, 2025).

3.7 Lacunas atuais e futuras direções de pesquisa

Embora a resistência genética tenha sido amplamente estudada, é possível observar uma lacuna significativa no entendimento do papel das comunidades bacterianas associadas às plantas na mitigação dessa doença. De modo geral, a resistência vegetal a patógenos resulta da

interação entre fatores genéticos do hospedeiro, respostas fisiológicas e o microbioma rizosférico e endofítico que atua como modulador da imunidade vegetal. No entanto, como destaca Brito *et al.* (2025) o processo de melhoramento genético em *Phaseolus lunatus* altera significativamente a estrutura das comunidades de rizobactérias promotoras de crescimento, embora ainda não se conheça se essas alterações contribuem diretamente para o aumento da resistência contra *C. truncatum*.

A maioria dos trabalhos sobre feijão-fava se concentra na resistência fenotípica e morfoagronômica sem incluir análises microbiológicas. Em Gomes *et al.* (2022) observa-se a caracterização da resistência de acessos de *P. lunatus* a antracnose, mas não há avaliação do microbioma associado ou do potencial de comunidades bacterianas em modular essa resistência. Essa ausência de integração entre fisiologia, genética e microbiologia dificulta a compreensão de como as interações planta-bactéria influenciam a resposta imune.

O conhecimento sobre o papel das bactérias endofíticas e rizosféricas protetoras ainda se limita a experimentos sob condições controladas. Os estudos geralmente utilizam ensaios *in vitro*, o que não reflete a complexidade do ambiente de campo. Essa limitação é evidenciada no trabalho de Farias, Cruz e Duarte (2020), que demonstram o potencial de fungos antagonistas, mas não considera a ação de comunidades bacterianas nativas do solo. Portanto, a falta de estudos de campo que avaliem o desempenho de comunidades bacterianas sob condições ambientais diversas constitui outra lacuna importante.

Outro ponto crítico refere-se à integração entre resistência genética e microbioma associado. No estudo de Brito *et al.* (2022) mostra que há uma variação significativa na resistência entre genótipos, mas a influência das comunidades microbianas sobre essa variação ainda não foi investigada. Essa interação genótipo e microbioma poderia explicar parte das diferenças de suscetibilidade observadas, uma vez que o recrutamento de bactérias benéficas é parcialmente determinado pelo genótipo do hospedeiro.

Além disso, aspectos relacionados à transmissão de *C. truncatum* via sementes e seu impacto no microbioma endofítico permanecem pouco explorados. A pesquisa realizada por Gomes *et al.* (2023) avalia diferentes métodos de inoculação e tempo de exposição, mas não aborda as consequências dessa infecção sobre as comunidades bacterianas associadas às sementes. Esse tipo de investigação seria essencial para compreender como a microbiota pode influenciar a infecção inicial e a persistência do patógeno no ciclo de cultivo.

Diante dessas lacunas, as perspectivas futuras concentram-se na necessidade de abordagens integrativas que combinem técnicas de metagenômica, transcriptômica e análises funcionais para identificar e caracterizar bactérias protetoras capazes de suprimir *C. truncatum*.

Além disso, estudos que integrem a variabilidade genética dos hospedeiros com a composição e função do microbioma poderão oferecer novas ferramentas para programas de melhoramento genético que visem resistência mediada por microbiota. Outra via importante é a integração entre a ação de bactérias promotoras e os mecanismos fisiológicos de defesa vegetal, como a ativação de enzimas antioxidantes e de vias de sinalização associadas à imunidade sistêmica, que representa um campo emergente e promissor para a formulação de estratégias sustentáveis de controle biológico da antracnose em leguminosas.

4 MATERIAL E MÉTODOS

4.1 Delineamento experimental e ensaio de inoculação

O experimento foi conduzido no Programa de Melhoramento Genético da Cana-de-Açúcar (PMGCA/RIDESA), do Departamento de Fitotecnia da Universidade Federal do Piauí (UFPI), em Teresina, Piauí, Brasil (05°05'21" S, 42°48'07" W). De acordo com a classificação de Köppen, o clima da região é tropical do tipo Aw, caracterizado por uma estação seca no inverno.

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, em esquema fatorial 2×2 (2 genótipos de feijão-fava e dois tratamentos de inoculação com *C. truncatum*). Assim, foram constituídos quatro tratamentos: plantas resistentes não inoculadas (Rs), plantas resistentes inoculadas com *C. truncatum* (Rs+Ct), plantas suscetíveis não inoculadas (Sc) e plantas suscetíveis inoculadas com *C. truncatum* (Sc+Ct) e 5 repetições por tratamento.

Plantas de feijão-fava foram cultivadas sob condições controladas de casa de vegetação e agrupadas conforme sua resposta genética ao fungo *Colletotrichum truncatum* (Ct). As sementes foram obtidas no Banco Ativo de Germoplasma de Feijão-fava da UFPI, sendo utilizadas 30 sementes do acesso resistente UFPI 251 (Cavalcante *et al.*, 2012) e 30 sementes do acesso suscetível UFPI 862 (Brito *et al.*, 2025).

As sementes foram germinadas em areia lavada por 15 dias e posteriormente, transplantadas para vasos de polietileno com capacidade de 8 L, contendo 5 kg de uma mistura solo-substrato (2:1, v/v). O solo foi coletado na camada de 0–20 cm e classificado como Neossolo de textura arenosa (83,3% de areia, 9,7% de argila e 7,0% de silte). Suas propriedades químicas foram: pH (H₂O) 5,4; matéria orgânica 30,6 g kg⁻¹; P 10,7 mg dm⁻³; K 0,06 cmol_c dm⁻³; e saturação por bases (V) de 60,4%. O substrato apresentou pH (H₂O) 5,4; P 68,2 mg dm⁻³; e K 1,28 cmol_c dm⁻³. Posteriormente foi realizada a adubação química antes do plantio, diretamente no solo, correspondente a 20–80–20 kg ha⁻¹ de N, P₂O₅ e K₂O, respectivamente, seguindo a recomendação para a cultura do feijão-fava (Vieira; Vieira; Andrade, 1992).

O inóculo fúngico foi preparado utilizando o isolado CT4 de *Colletotrichum truncatum*, obtido no Laboratório de Fitopatologia do Departamento de Fitotecnia da UFPI, seguindo o protocolo descrito por Brito *et al.* (2022). O isolado foi cultivado em meio FDA (feijão-dextrose-água) a 28 ± 1 °C, sob fotoperíodo de 12 h, por 15 dias. Os conídios foram coletados com alça de platina estéril, filtrados em dupla camada de gaze esterilizada, e a suspensão foi ajustada para a concentração de 1×10^6 esporos mL⁻¹.

Aos 52 dias após o transplântio, quando as plantas estavam completamente estabelecidas, realizou-se a inoculação em casa de vegetação. A suspensão conidial foi pulverizada uniformemente em ambas as faces das folhas, até o ponto de escorrimento, utilizando um atomizador manual. Imediatamente após a inoculação, as plantas foram cobertas com sacos plásticos por 48 h, a fim de manter alta umidade e favorecer a penetração do fungo, conforme descrito por Brito *et al.* (2025). Após a remoção dos sacos, a temperatura da casa de vegetação foi mantida a 25 ± 2 °C e umidade relativa próxima de 70%, com irrigações diárias para manter a capacidade de campo do solo. A temperatura e a umidade foram monitoradas continuamente por sensores automáticos, com registros a cada 15 minutos. O ambiente da casa de vegetação era controlado por um sistema automatizado de climatização, calibrado periodicamente.

4.2 Amostragem da rizosfera e da filosfera

As amostras dos compartimentos rizosfera e filosfera foram coletadas cinco dias após a inoculação (5 DAI), correspondendo à fase ativa de infecção, quando os sintomas de antracnose eram visíveis nas plantas suscetíveis e as respostas de defesa estavam sendo ativamente induzidas nos genótipos resistentes.

As amostras de solo rizosférico e de folhas foram coletadas de cada planta sob condições assépticas, utilizando luvas e instrumentos estéreis. Todas as amostras foram imediatamente acondicionadas em tubos estéreis, transportadas em gelo e armazenadas a -80 °C até a extração do DNA.

Para a rizosfera, as raízes foram agitadas para remover o solo solto, e o solo firmemente aderido às raízes considerado solo rizosférico, foi coletado com o auxílio de uma espátula estéril (aproximadamente 0,5 g por planta). As amostras de rizosfera foram armazenadas a -80 °C até o processamento posterior.

Para a filosfera, foram coletadas aproximadamente seis a oito folhas totalmente expandidas por planta. Para o isolamento dos microrganismos endofíticos, as folhas foram inicialmente lavadas em tampão fosfato salino estéril (PBS, 0,01 M; 4 °C), submetidas à sonicação por 15 min e agitadas por 1h a 200 rpm e 20 °C para remoção dos microrganismos epifíticos. Em seguida, as folhas lavadas foram esterilizadas superficialmente por imersão em etanol a 75% por 1 min, em hipoclorito de sódio a 1% por 3 min e novamente em etanol a 75% por 30 s, sendo posteriormente enxaguadas três vezes com água destilada estéril.

A eficiência da esterilização superficial foi confirmada por meio do plaqueamento de alíquotas da última água de enxágue em meio nutriente-ágar. As folhas esterilizadas foram imediatamente maceradas em nitrogênio líquido, e o material homogeneizado foi armazenado a -80°C até a extração do DNA.

Esse procedimento para o isolamento de microrganismos endofíticos foi adaptado de Li *et al.* (2022) e otimizado para folhas de feijão-fava. No total, foram preparados quatro tipos de amostras, representando os genótipos resistente e suscetível de feijão-fava, cada um sob condições inoculadas e não inoculadas com *Colletotrichum truncatum*.

4.3 Extração de DNA e sequenciamento de amplicons

A extração de DNA das amostras da rizosfera e da filosfera endofítica foi realizada utilizando o kit DNeasy PowerSoil® (QIAGEN, Alemanha), seguindo as instruções do fabricante. Todos os procedimentos foram conduzidos em bancada estéril e com materiais previamente esterilizados, a fim de evitar contaminações. A integridade e a concentração do DNA foram verificadas por eletroforese em gel de agarose e por espectrofotometria (NanoDrop, Thermo Scientific).

Para a amplificação do gene 16S rRNA, diferentes regiões foram selecionadas conforme o tipo de amostra: a região V57 foi amplificada para a comunidade endofítica da filosfera utilizando os primers 799F e 1193R, enquanto a região V4 foi amplificada para a comunidade da rizosfera utilizando os primers 515F e 806R, ambos com códigos de barras duplos (dual-index) para diferenciação das amostras. Os amplicons foram preparados para o sequenciamento utilizando o Novogene NGS DNA Library Prep Set, e o sequenciamento foi realizado pela empresa Novogene Co. Ltd., na plataforma Illumina NovaSeq.

As leituras brutas obtidas do sequenciamento foram processadas utilizando os softwares USEARCH v10 e QIIME2. As sequências dos primers e as bases de baixa qualidade foram removidas, e as leituras pareadas (*paired-end reads*) foram unidas no USEARCH. O controle de qualidade foi aplicado considerando um erro esperado máximo de 1,0. As variantes de sequência de amplicons (ASVs) foram inferidas com 100% de identidade de sequência utilizando o algoritmo UNOISE3, implementado no USEARCH. Sequências únicas (*singletons*), duplas (*doubletons*) e não bacterianas incluindo aquelas atribuídas a mitocôndrias, cloroplastos ou eucariotos foram removidas antes das análises subsequentes.

As sequências representativas das ASVs foram importadas para o QIIME2 para classificação taxonômica, utilizando o banco de dados SILVA de genes ribossomais (versão

13.8; Quast *et al.*, 2013) com o *plugin* feature-classifier. A tabela resultante no formato BIOM foi utilizada para as análises estatísticas e de composição das comunidades. Todas as etapas seguiram os parâmetros padrão empregados em estudos de metabarcoding do gene 16S rRNA bacteriano.

4.4 Análise dos dados

Todas as análises bioinformáticas e estatísticas foram realizadas no *software* R (*R Core Team*, 2025), utilizando os pacotes *phyloseq* (McMurdie; Holmes, 2013) e *vegan* (Dixon, 2003), tanto para o compartimento da rizosfera quanto para o da filosfera. Foram avaliadas a abundância microbiana, a diversidade e a estrutura da comunidade nos genótipos de feijão-fava resistentes e suscetíveis, inoculados ou não com *Colletotrichum truncatum*. As tabelas de atributos (*feature tables*) foram rarefeitas à profundidade mínima de sequenciamento antes das análises de diversidade e composição.

Os índices de diversidade alfa (riqueza observada e índice de Shannon) foram calculados a partir dos dados rarefeitos, com o objetivo de avaliar a diversidade dentro das amostras. As diferenças entre os tratamentos foram testadas por análise de variância unifatorial (ANOVA) seguida do teste de Tukey (Apêndice 1). As abundâncias relativas no nível de filo foram calculadas e visualizadas por meio de gráficos de barras empilhadas. Os 30 gêneros bacterianos mais abundantes foram agrupados hierarquicamente com base em distâncias euclidianas, e os mapas de calor (*heatmaps*) foram gerados utilizando o pacote *pheatmap* (Kolde, 2019), a fim de ilustrar as variações nos táxons dominantes entre os compartimentos.

A abundância diferencial foi determinada pelo método LEfSe (*Linear Discriminant Analysis Effect Size*) (Segata *et al.*, 2011), implementado no pacote *microbiomeMarker* (Cao *et al.*, 2022). A significância estatística foi avaliada pelo teste de Kruskal–Wallis ($\alpha = 0,05$), seguido de testes pareados de soma de postos de Wilcoxon ($\alpha = 0,05$). Os táxons com escore LDA superior a 2,0 foram considerados biomarcadores discriminantes. As abundâncias relativas (média $\pm$ desvio padrão) dos gêneros bacterianos mais representativos, incluindo aqueles identificados pelo LEfSe, foram visualizadas em gráficos de barras. Os gêneros bacterianos compartilhados e exclusivos entre tratamentos foram identificados a partir de matrizes de presença e ausência, e suas interseções foram representadas por meio de gráficos *UpSet*.

A diversidade beta foi avaliada para comparar a composição das comunidades bacterianas entre os tratamentos. As matrizes de dissimilaridade de Bray–Curtis foram geradas

a partir dos dados de abundância normalizados, e a análise de coordenadas principais restrita-CAP foi realizada utilizando a função *capscale* do pacote *vegan*, via a função *ordinate* do pacote *phyloseq*. A estrutura das comunidades, restrita pelos tratamentos, foi visualizada, e as diferenças entre grupos foram testadas por análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA) com 9.999 permutações, conforme Anderson (2001). Testes PERMANOVA pareados foram aplicados para identificar diferenças entre grupos específicos (Apêndice 2).

As redes de co-ocorrência microbiana foram construídas para examinar a complexidade das interações bacterianas dentro de cada tratamento. As 500 ASVs mais abundantes, representando mais de 98% do total de sequências, foram mantidas para a construção das redes. As correlações foram calculadas utilizando o coeficiente de correlação de Spearman (Friedman; Alm, 2012), com 99 permutações aleatórias para estimar os valores de *P*. Apenas correlações fortes ($r > 0,7$) e significativas ($P < 0,01$) foram mantidas. Nas redes resultantes, os nós representaram ASVs e as arestas corresponderam a correlações positivas ou negativas significativas. As propriedades topológicas, incluindo número de nós e arestas, modularidade, número de comunidades, diâmetro da rede, comprimento médio do caminho, grau médio e coeficiente de aglomeração (*clustering coefficient*), foram calculadas para descrever a estrutura da rede (Apêndice 3). Os táxons-chave (*keystone taxa*) foram identificados com base no grau de conexão (*degree*) e na centralidade de intermediação (*betweenness centrality*). A visualização das redes e as análises topológicas foram realizadas no *software Gephi* (Bastian; Heymann; Jacomy, 2009).

5 RESULTADOS

5.1 Estrutura bacteriana

A análise de coordenadas principais (CAP) mostrou uma separação entre os genótipos resistente e suscetível na rizosfera (A) e filosfera (B), formando agrupamentos distintos (Figura 1). Esta separação foi confirmada pela análise PERMANOVA tanto para rizosfera ($P=0,002$) quanto para filosfera ($P=0,0001$) (Apêndice 2).

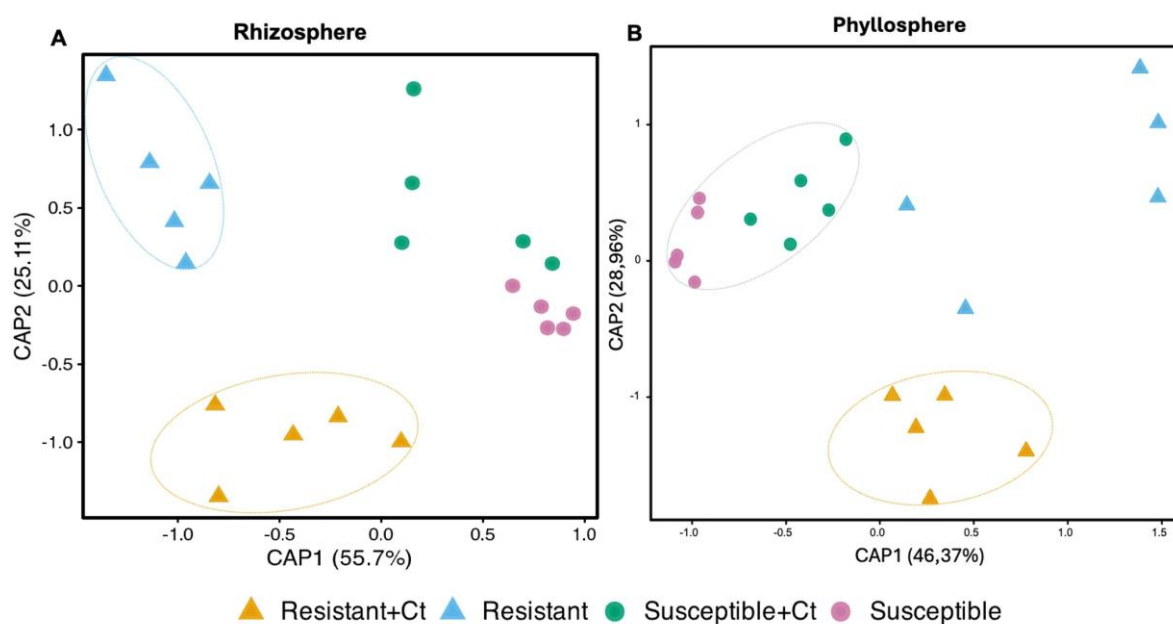


Figura 1 - Análise de Coordenadas Principais (CAP) baseada na distância de Bray–Curtis mostrando a estrutura das comunidades bacterianas da rizosfera e da filosfera de dois genótipos de feijão-fava (resistente e suscetível) sob inoculação ou não com *Colletotrichum truncatum*. As elipses de confiança (90%) representam grupos consistentemente agrupados. Diferenças significativas entre os tratamentos foram confirmadas pela PERMANOVA ($p = 0,005$).

5.2 Índice de diversidade de Shannon

A análise da diversidade bacteriana mostrou que na rizosfera houve uma diferença significativa ($F= 4,14$) ($p<0.05$) entre os tratamentos, mostrando que o genótipo resistente inoculado com *C. truncatum* (Rs+Ct) apresentou uma menor diversidade em relação ao suscetível inoculado (Sc+Ct) (Figura 2). Por outro lado, a riqueza de ASVs não diferiu estatisticamente entre os tratamentos ($p>0.05$). Na filosfera, tanto o índice de Shannon quanto a riqueza de ASVs não apresentaram diferenças estatísticas ($p > 0.05$).

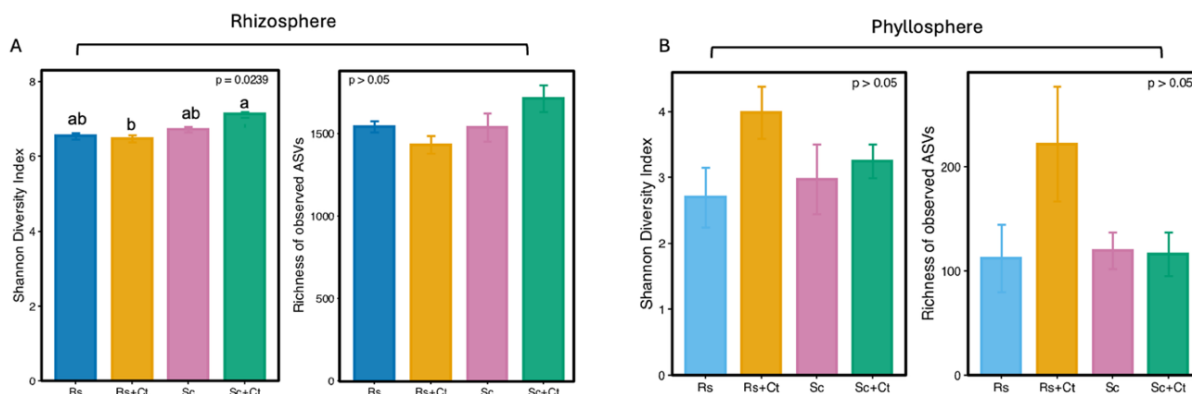


Figura 2 - Índices de diversidade alfa (índice de Shannon) das comunidades bacterianas da rizosfera (A) e filosfera (B) de genótipos resistente e suscetível de feijão-fava (*Phaseolus lunatus*) inoculados ou não com *Colletotrichum truncatum*. As barras representam os valores médios $\pm$ erro padrão. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos de acordo com o teste post-hoc de Tukey ($p < 0,05$).

5.3 Composição bacteriana

A abundância relativa dos gêneros bacterianos mostrou padrões distintos entre genótipos e os compartimentos (rizosfera e filosfera) (Figura 3). Na rizosfera, o genótipo resistente, com e sem inoculação do fungo (Rs e Rs+Ct), agruparam-se de forma similar, enquanto o genótipo suscetível com e sem inoculação (Sc e Sc+Ct) formou um cluster distinto. Esses tratamentos resistentes apresentaram maior enriquecimento de gêneros como *Shinella*, *Novosphingobium*, *Bacillus* e *Mycobacterium*. Na filosfera, o genótipo resistente, novamente com e sem inoculação, manteve padrões relativamente similares, com enriquecimento de gêneros como *Sphingomonas*, *Pseudomonas*, *Bacillus* e *Microbacterium* no tratamento Rs+Ct. Já o genótipo suscetível apresentou perfis mais dispersos, formando agrupamentos distintos dos tratamentos resistentes.

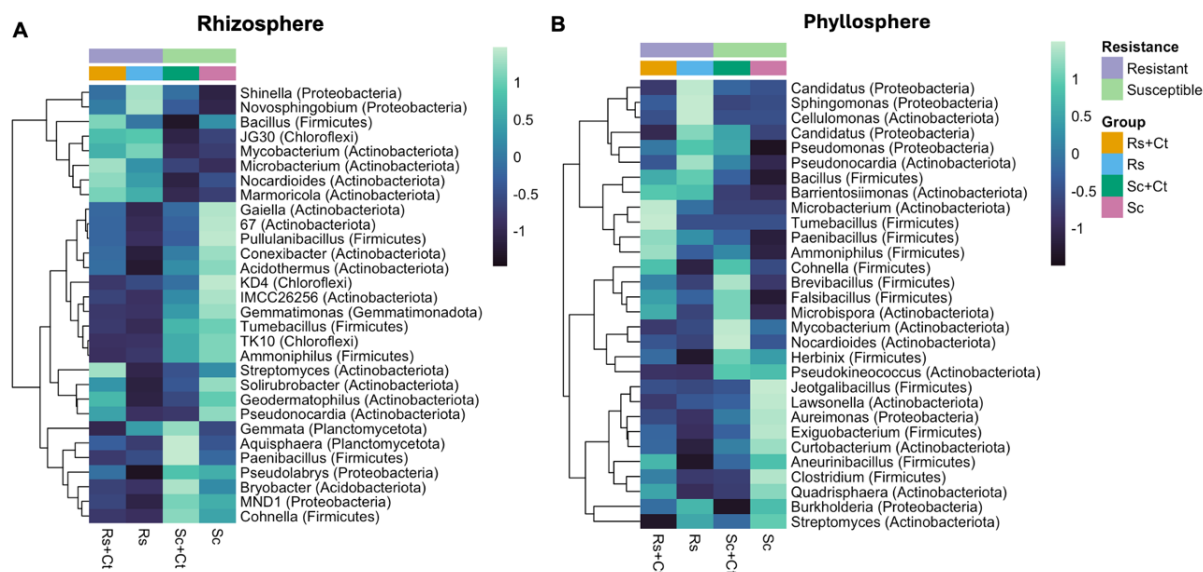


Figura 3 - Heatmap dos 30 gêneros bacterianos mais abundantes detectados na rizosfera (A) e na filosfera (B) de genótipos de feijão-fava (*Phaseolus lunatus*) resistentes (Rs) e suscetíveis (Sc), inoculados (Rs+Ct, Sc+Ct) ou não (Rs, Sc) com *Colletotrichum truncatum* (Ct). O gradiente de cores indica a abundância relativa padronizada (Z-score) de cada gênero. As amostras foram agrupadas de acordo com o tratamento e o genótipo.

5.4 Gêneros bacterianos únicos e compartilhados entre tratamentos na rizosfera e filosfera

A análise de compartilhamento e exclusividade de gêneros bacterianos mostrou a presença de um núcleo comum de táxons tanto na rizosfera (418 gêneros) quanto na filosfera (60 gêneros) dos genótipos de feijão-fava, porém com diferenças relacionadas ao genótipo e à inoculação com *C. truncatum* (Figura 4). Na rizosfera, o genótipo resistente inoculado (Rs+Ct) apresentou cerca de 22 gêneros exclusivos enquanto o genótipo suscetível inoculado (Sc+Ct) apresentou 29 gêneros. Na filosfera, o genótipo resistente inoculado apresentou mais de 40 gêneros exclusivos, enquanto o genótipo suscetível inoculado (Sc+Ct) apresentou 21. Na análise de abundância relativa dos gêneros diferencialmente enriquecidos é possível observar que na rizosfera, os gêneros *Microbacterium*, *Nocardioideis* e *Streptomyces* foram mais abundantes no tratamento Rs+Ct, enquanto na filosfera os gêneros *Microbacterium* e *Bacillus* predominaram no mesmo tratamento.

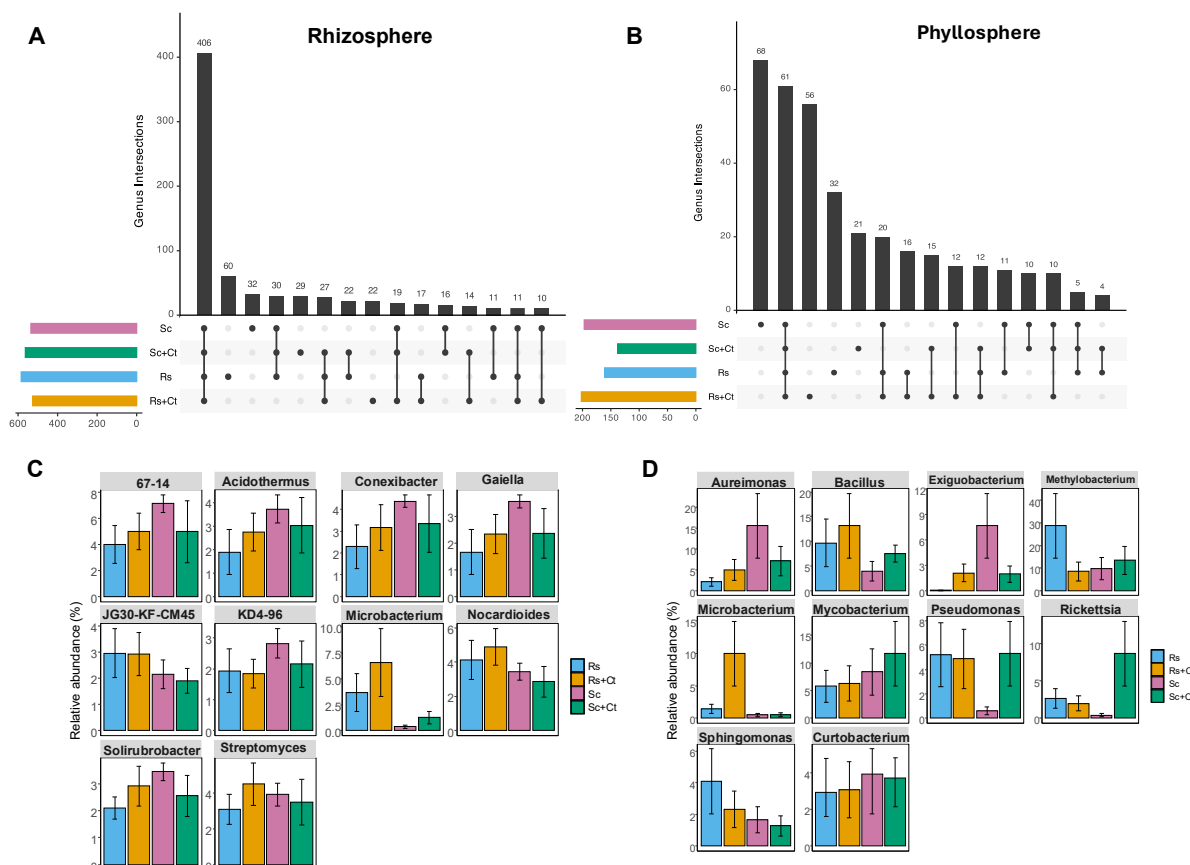


Figura 4 - Diagramas *UpSet* ilustrando o número de gêneros bacterianos únicos e compartilhados entre os diferentes tratamentos na rizosfera (A) e na filosfera (B) de genótipos de feijão-fava (*Phaseolus lunatus*) resistentes (Rs) e suscetíveis (Sc), com (Rs+Ct, Sc+Ct) e sem (Rs, Sc) inoculação com *Colletotrichum truncatum* (Ct). Abundância relativa média ($\pm$ desvio padrão) dos gêneros enriquecidos e diferencialmente abundantes na rizosfera (C) e na filosfera (D).

5.5 Redes de co-ocorrência microbiana

A análise de redes de co-ocorrência bacteriana mostrou que os contrastes gerais são distintos entre os genótipos resistente e suscetível de feijão-fava (Figura 5). Na rizosfera os tratamentos apresentaram um número semelhante de nós, sendo 500 e 499 respectivamente e interações positivas e negativas próximas (54,3% positivas e 45,7% negativas em Rs+Ct; 55% positivas e 45% negativas em Sc+Ct; 64,4% positivas e 35,6 negativas em Rs; 51,9% positivas e 48,1 negativas em Sc) mostrando que houve um certo equilíbrio nas conexões, entretanto após a inoculação do patógeno (*C. truncatum*) a organização estrutural foi diferente, o genótipo resistente inoculado exibiu 4210 edges, enquanto o genótipo suscetível apresentou 5160 edges. Na filosfera as redes de co-ocorrência não apresentaram simetria estrutural entre os genótipos, com o resistente apresentando uma rede mais complexa e interativa apresentando diferenças marcantes em suas redes, o genótipo resistente inoculado apresentou uma rede composta por

276 nodes e 3189 edges, 91,1% de interações positivas e 0,9% negativas, enquanto o genótipo suscetível inoculado apresentou 121 nodes e 600 edges, com 92,3% de interações positivas e 7,7% negativas.

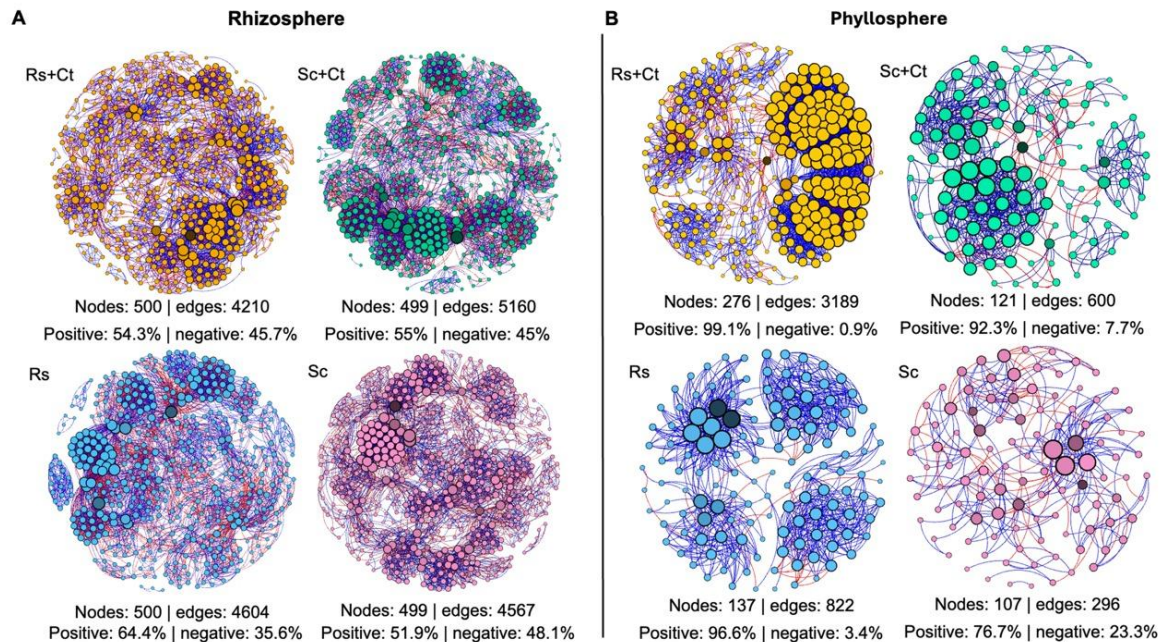


Figura 5 - Redes de co-ocorrência bacteriana construídas com base em correlações de Spearman entre os gêneros detectados na rizosfera (A) e na filosfera (B) de genótipos de feijão-fava (*Phaseolus lunatus*) resistentes e suscetíveis, com (*Rs+Ct*, *Sc+Ct*) e sem (*Rs*, *Sc*) inoculação com *Colletotrichum truncatum* (Ct). Cada nó representa um gênero bacteriano com pelo menos uma correlação significativa ($p < 0,05$) e forte (Spearman $> 0,7$ ou $< -0,7$). As arestas indicam associações entre os nós: correlações positivas ($> 0,7$; $p < 0,05$) são mostradas em azul e correlações negativas ($< -0,7$; $p < 0,05$) em vermelho. O tamanho do nó é proporcional ao número de conexões (grau) e Gradiente de cor dos nós proporcional à centralidade de intermediação (*betweenness centrality*), com tons mais escuros representando valores mais elevados.

6 DISCUSSÃO

A resistência de plantas a doenças é entendida como o resultado da interação entre fatores genéticos, microbiota associada e pressões ambientais. De fato, estudos recentes apontam que a capacidade de uma planta em resistir a patógenos dependem não somente do seu genótipo, mas também com a capacidade de moldar as comunidades microbianas, serem estruturalmente estáveis, funcional, diversificadas e coesas (Xiong; Yang; Ni, 2023; Du; Han; Tsuda, 2025). Os resultados deste estudo demonstraram que a resistência do feijão-fava a antracnose pode estar associada ao recrutamento microbiano pela rizosfera e filosfera, conforme também observado na cultura do feijão comum (Mendes *et al.*, 2018).

A separação da composição estrutural observada na análise de ordenação (CAP) indicou que o genótipo foi o principal fator para estruturar a comunidade bacteriana nos dois compartimentos, evidenciando que embora a inoculação teve resultados relevantes, o efeito pode ser secundário em relação com a identidade genética das plantas. Anteriormente, Wagner *et al.* (2016) e Malacrino *et al.* (2022) relataram que o genótipo determina os padrões gerais de montagem do microbioma, modulando a composição e estabilidade das comunidades, ou seja, o genótipo pode recrutar microrganismos distintos de acordo com sua necessidade. Da mesma forma, Mendes *et al.* (2018) observaram este comportamento de separações estrutural da comunidade bacteriana avaliando cultivares resistentes e suscetíveis de feijão comum frente a *Fusarium oxysporum*, neste estudo as cultivares resistentes apresentaram comunidades bacterianas mais estáveis e resilientes quando comparadas aos genótipos suscetíveis.

A diversidade microbiana evidenciou diferenças relevantes no padrão de estruturação da comunidade. Na rizosfera, a diversidade de Shannon foi significativamente maior no genótipo suscetível inoculado, enquanto o genótipo resistente inoculado apresentou valores semelhantes ao controle (resistente sem inoculação). A elevação da diversidade no genótipo suscetível inoculado pode indicar uma desorganização da comunidade, que pode recrutar microrganismos aleatórios ou oportunistas, ação comum quando as plantas são submetidas a estresses biótico (Costa *et al.*, 2023). Por outro lado, a estabilidade da diversidade no genótipo resistente possui uma capacidade maior de preservar a coesão microbiana frente à infecção, demonstrando que cultivares resistentes mantêm comunidades equilibradas mesmo sob ataque do patógeno, o que reforça a ideia de que um microbioma resiliente também é associado à resistência (Mendes *et al.*, 2018).

A filosfera, embora naturalmente mais variável, também apresentou tendência de reorganização seletiva no resistente inoculado. Estudo recente mostrou que comunidades

foliares se tornam mais especializadas em plantas resistentes expostas a patógenos, havendo um enriquecimento de táxons benéficos que contribui com o desempenho da planta exposta a condições de estresse (Li *et al.*, 2022)

A análise de composição taxonômica reforça que o genótipo resistente se sobressai em relação ao suscetível, pois houve o enriquecimento de diversos gêneros na rizosfera associados ao biocontrole, como *Bacillus*, *Streptomyces* e *Microbacterium*. Esses microrganismos são reconhecidos por produzir metabólitos antifúngicos, sideróforos, enzimas degradadoras de parede celular, compostos voláteis e fatores de indução de resistência sistêmica (Xiong; Yang; Ni, 2023; Feng *et al.*, 2024; Ping *et al.*, 2025). O enriquecimento dos gêneros *Pseudomonas*, *Bacillus* e membros de *Cytophagaceae* em cultivares resistentes de feijão comum, sugerem que espécies da família *Phaseolus* empregam estratégias microbianas evolutivamente conservadas para modular resistência a patógenos (Mendes *et al.*, 2018).

A exclusividade de gêneros encontrada no presente estudo sugere que o genótipo resistente pode ativar mecanismos de seleção microbiana, fortalecendo sua capacidade de suprimir *C. truncatum*, pois ele apresentou o maior número de gêneros exclusivos, indicando que o genótipo resistente, mesmo sob estresse biótico, recruta táxons específicos que não aparecem nos demais tratamentos. As plantas resistentes possuem características de recrutamento de comunidades bacterianas que possuem conjuntos únicos de OTUs que são associados a funções defensivas (Mendes *et al.*, 2018; Berlanas *et al.*, 2019).

A análise das redes de co-ocorrência evidenciou o papel funcional da microbiota no genótipo resistente. O tratamento Rs+Ct apresentou uma rede altamente conectada, com predominância de interações positivas, alta modularidade e número elevado de nós e arestas. Redes microbianas densas e cooperativas são indicativas de comunidades saudáveis, funcionais e com maior capacidade de suprimir patógenos (Li *et al.*, 2021). Mendes *et al.* (2018) observaram padrão similar em cultivares resistentes de feijão-comum: uma rede robusta e modular que atuava como uma barreira ecológica contra *Fusarium*. Os resultados aqui obtidos sugerem que o genótipo resistente de feijão-fava emprega mecanismo semelhante, reforçando a ideia de que a resistência é mediada tanto pelo genótipo quanto pela capacidade da planta de manter um microbioma funcionalmente coeso. Em contraste, o tratamento suscetível inoculado exibiu redes fragmentadas, com maior número de interações negativas e menor coesão, refletindo comunidades instáveis e vulneráveis ao patógeno (Costa *et al.*, 2023; Ping *et al.*, 2025).

A relação entre rizosfera e filosfera revela ainda que a rizosfera funciona como o núcleo de estabilidade microbiana, apresentando maior conectividade e menor variação frente ao

patógeno. Esse comportamento é consistente com Pantigoso, Newberger e Vivanco (2022), que destacam que a rizosfera é o compartimento mais resiliente e especializado na proteção contra patógenos. A filosfera, por sua vez, apresentou maior sensibilidade à inoculação, possivelmente devido à menor densidade microbiana e maior exposição a fatores ambientais (Mandal; Jeon; 2023).

7 CONCLUSÃO

O genótipo resistente de feijão-fava recruta comunidades bacterianas distintas em relação ao suscetível, validando a nossa hipótese. Os resultados indicaram que a resistência à antracnose está associada principalmente ao microbioma da rizosfera, no qual foi observada uma reorganização microbiana mais consistente após a inoculação com *C. truncatum*, caracterizada pelo aumento na abundância de gêneros potencialmente benéficos, como *Bacillus*, *Paenibacillus* e *Pseudomonas*. Esse microbioma apresentou maior estabilidade, conectividade e predominância de interações positivas, indicando papel ativo na supressão do patógeno. Na filosfera, as alterações se apresentaram de forma mais sutil, mas o genótipo resistente também mostrou enriquecimento de bactérias protetoras, sugerindo que esse compartimento atua de forma complementar à rizosfera na defesa da planta. Assim, a resistência do feijão-fava resulta da interação integrada entre planta e microbioma, com atuação mais expressiva da rizosfera na montagem de comunidades bacterianas associadas à resistência à antracnose.

REFERÊNCIAS

- AGUIAR-PULIDO, V.; HUANG, W.; SUAREZ-ULLOA, V.; CICKOVSKI, T.; MATHEE, K.; NARASIMHAN, G. Metagenomics, metatranscriptomics, and metabolomics approaches for microbiome analysis. **Evolutionary Bioinformatics Online**, v. 12, n. 1, p. 5-16, 2016.
- ALJAWASIM, B. D.; SAMTANI, J. B.; RAHMAN, M. New insights in the detection and management of anthracnose diseases in strawberries. **Plants**, v. 12, n. 21, p. 3704, 2023.
- ANDARGIE, Y. E.; LEE, G.; JEONG, M.; TAGELE, S. B.; SHIN, J-H. Deciphering key factors in pathogen-suppressive microbiome assembly in the rhizosphere. **Frontiers in Plant Science**, v. 14, p. 1-15, 2023.
- ANDERSON, M. J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. **Austral Ecology**, v. 26, n. 1, p. 32-46, 2001.
- AVELINO, L. D.; PORTELA, G. L. F.; GIRÃO FILHO, J. E.; MELO JUNIOR, L. C. Repelência de óleos essenciais e vegetais sobre pulgão-preto *Aphis craccivora* Koch na cultura do feijão-fava (*Phaseolus lunatus*). **Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável**, v. 14, n. 1, p. 21-26, 2019.
- BADRI, D. V.; VIVANCO, J. M. Regulation and function of root exudates. **Plant, Cell & Environment**, v. 32, n. 6, p. 666–681, 2009.
- BAHRAM, M.; KOHOUT, P.; ANSLAN, S.; HAREND, H.; ABARENKOV, K.; TEDERSOO, L. Stochastic distribution of small soil eukaryotes resulting from high dispersal and drift in a local environment. **The ISME Journal**, v. 10, n. 4, p. 885-896, 2015.
- BALLHORN, D. J.; YOUNGINGER, B. S.; KAUTZ, S. An aboveground pathogen inhibits belowground rhizobia and arbuscular mycorrhizal fungi in *Phaseolus vulgaris*. **BMC Plant Biology**, v. 14, 321, 2014.
- BASTIAN, M.; HEYMANN, S.; JACOMY, M. Gephi: An open-source software for exploring and manipulating networks. **International AAAI Conference on Weblogs and Social Media**, 2009.
- BERENDSEN, R. L.; PIETERSE, C. M. J.; BAKKER, P. A. H. M. The rhizosphere microbiome and plant health. **Trends in Plant Science**, v. 17, n. 8, p. 478–486, 2012.
- BERLANAS, C.; BERBEGAL, M.; ELENA, G.; LAIDANI, M.; CIBRIAIN, J. F.; SAGÜES, A.; GRAMAJE, D. The fungal and bacterial rhizosphere microbiome associated with grapevine rootstock genotypes in mature and young vineyards. **Frontiers in Microbiology**, v. 10, p. 1142, 2019.
- BESERRA JUNIOR, J. E. A.; BARGUIL, B. M. Feijão-fava: doenças virais e fúngicas. **Revisão Anual de Patologia de Plantas**, v. 27, p. 138-153, 2021.
- BIGEARD, J.; COLCOMBET, J.; HIRT, H. Signaling mechanisms in pattern-triggered immunity (PTI). **Molecular Plant**, v. 8, n. 4, p. 521-539, 2015.

BRITO, K. A. S. B.; ROCHA, S. M. B.; LOPES, A. C. A.; COSTA, R. M.; VENTURA, S. H.; ARAUJO, E. M. B.; SOUZA, J. V. M.; GOMES, R. L. F.; PEREIRA, A. P. A.; ... ARAUJO, A. S. F. Lima bean breeding changes the community of plant growth-promoting rhizobacteria in the rhizosphere. **Symbiosis**, v. 95, p. 343–349, 2025.

BRITO, M. V.; LOPES, A. C. A.; GOMES, R. L. F.; MELO, M. P.; SILVA, V. B.; MATOS FILHO, C. H. A. Association between resistance of *Phaseolus lunatus* to *Colletotrichum truncatum* and morpho-agronomic characters. **Summa Phytopathologica**, v. 48, n. 2, p. 69–77, 2022.

CAO, Y.; DONG, Q.; WANG, D.; ZHANG, P.; LIU, Y.; NIU, C. microbiomeMarker: an R/Bioconductor package for microbiome marker identification and visualization. **Bioinformatics**, v. 38, n. 16, p. 4027–4029, 2022.

CARMO, M. D. S.; CARVALHO, E. M. S.; GOMES, R. L. F.; LOPES, A. C. A.; CAVALCANTE, G. R. S. Avaliação de acessos de feijão-fava para resistência a *Colletotrichum truncatum* em condições de folhas destacadas e campo. **Summa Phytopathologica**, v. 41, n. 4, p. 292–297, 2015.

CAVALCANTE, G. R. S.; CARVALHO, E. M. S.; GOMES, R. L. F.; SANTOS, A. R. B.; SANTOS, C. M. P. M. Reaction of lima bean accessions to anthracnose. **Summa Phytopathologica**, v. 38, n. 4, p. 329–333, 2012.

CHEN, M.; LIN, H.; ZU, W.; WANG, L.; DAI, W.; XIAO, Y.; LI, Y.; NIU, X. Evaluating native *Bacillus* strains as potential biocontrol agents against tea anthracnose caused by *Colletotrichum fructicola*. **Plants**, v. 13, n. 20, p. 2889, 2024.

CHI, Y.; ZHANG, W.; LIU, X.; WANG, J.; ZHAO, F.; ZHOU, L.; LI, H.; LIU, B. Nitrogen cycle induced by plant growth-promoting rhizobacteria reshaping the rhizosphere nutrient microenvironment. **Microbiome**, v. 13, p. 1–18, 2025.

COSTA, L. S. A. S.; DE FARIA, M. R.; CHIARAMONTE, J. B.; MENDES, L. W.; SEPO, E.; DE HOLLANDER, M.; RAAIJMAKERS, J. M.; TSAI, S. M.; MENDES, R. Repeated exposure of wheat to the fungal root pathogen *Bipolaris sorokiniana* modulates rhizosphere microbiome assembly and disease suppressiveness. **Environmental Microbiome**, v. 18, n. 1, p. 85, 2023.

CRUSCIOL, C. A. C.; MORETTI, L. G.; LEITE, M. F. A.; MOMESSO, L.; BOSSOLANI, J. W.; COSTA, O. Y. A.; HUNGRIA, M.; KURAMAE, E. E. Diverse bacterial consortia: key drivers of rhizosoil fertility modulating microbiome functions, plant physiology, nutrition, and soybean grain yield. **Environmental Microbiome**, v. 19, p. 50, 2024.

DAMM, U.; WOUDEBERG, J. H. C.; CANNON, P. F.; CROUS, P. W. *Colletotrichum* species with curved conidia from herbaceous hosts. **Fungal Diversity**, v. 39, p. 45–87, 2009.

DASTOGEER, K. M. G.; YASUDA, M.; OKAZAKI, S. Microbiome and pathobiome analyses reveal changes in community structure by foliar pathogen infection in rice. **Frontiers in Microbiology**, v. 13, p. 949152, 2022.

- MANDAL, S.; JEON, J. Phyllosphere microbiome in plant health and disease. **Plants**, v. 12, n. 19, p. 3481, 2023.
- DENG, I.; NING, Y.; YANG, D-L.; ZHAI, K.; WANG, G-L.; HE, Z. Molecular basis of disease resistance and perspectives on breeding strategies for resistance improvement in crops. **Molecular Plant**, v. 13, n. 10, p. 1402–1419, 2020.
- DÍAZ-CRUZ, G. A.; CASSONE, B. J. Changes in the phyllosphere and rhizosphere microbial communities of soybean in the presence of pathogens. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 98, n. 3, p. fiac022, 2022.
- DIXON, P. VEGAN, a package of R functions for community ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 14, n. 6, p. 927–930, 2003.
- DOVE, N. C.; VEACH, A. M.; MUCHERO, W.; WAHL, T.; STEGEN, J. C.; SCHADT, C. W.; CREGGER, M. A. Assembly of the *Populus* microbiome is temporally dynamic and determined by selective and stochastic factors. **Msphere**, v. 6, n. 3, 2021.
- DU, Y.; HAN, X.; TSUDA, K. Microbiome-mediated plant disease resistance: recent advances and future directions. **Journal of General Plant Pathology**, v. 91, p. 1–17, 2025.
- FARIAS, O. R.; CRUZ, J. M. F. L.; DUARTE, I. G. Controle *in vitro* de *Colletotrichum truncatum* do feijão fava (*Phaseolus lunatus*) por *Trichoderma* spp. **Caderno de Ciências Agrárias**, v. 12, p. 01, 2020.
- FEI, L.; XU, X.; FENG, J.; HAO, L. Inhibition of oil tea anthracnose by natural product extracts from *Bacillus* and *Pseudoalteromonas* isolates from mangrove soil. **Frontiers in Marine Science**, v. 10, p. 1299118, 2023.
- FENG, Z.; LIANG, Q.; YAO, Q.; BAI, Y.; ZHU, H. The role of the rhizobiome recruited by root exudates in plant disease resistance: current status and future directions. **Environmental Microbiome**, v. 19, n. 1, p. 91, 2024.
- FLORES-NUNEZ, V. M.; STUKENBROCK, E. H. The impact of filamentous plant pathogens on the host microbiota. **BMC Biology**, v. 22, n. 1, p. 175, 2024.
- FRIEDMAN, J.; ALM, E. J. Inferring correlation networks from genomic survey data. **PLoS Computational Biology**, v. 8, n. 9, p. 1002687, 2012.
- GAO, M.; XIONG, C.; GAO, C.; TSUI, C. K.; WANG, M. M.; ZHOU, X.; ZHANG, A. M.; WANG, W. Y.; LEYS, M.; CASTELEYN, G.; AFONSO FILHO, A. C.; CAI, L. Disease-induced changes in plant microbiome assembly and functional adaptation. **Microbiome**, v. 9, n. 1, p. 187, 2021.
- GOMES, R. S. S.; MARTINS, J. V. S.; SILVA, E. C.; SILVA, H. A. O.; NASCIMENTO, L. C. Reactions of lima bean (*Phaseolus lunatus*) accessions to *Colletotrichum truncatum*. **Revista Caatinga**, v. 35, n. 4, p. 809–817, 2022.
- GOMES, R. S. S.; NASCIMENTO, L. C. Induction of resistance to *Colletotrichum truncatum* in lima bean. **Arquivos do Instituto Biológico**, v. 85, p. 1-7, 2018.

- GOMES, R. S. S.; SILVA, H. F.; MEDEIROS, J. G. F.; PEREIRA, W. E.; NASCIMENTO, L. C. *Colletotrichum truncatum* transmission via lima bean seeds. **Bioscience Journal**, v. 39, e39099, 2023.
- GORSHKOV, V.; TSERS, I. Plant susceptible responses: the underestimated side of plant-pathogen interactions. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 97, n. 1, p. 45-66, 2022.
- HANDIQUE, M.; BORA, P.; ZIOGAS, V.; SRIVASTAVA, A. K.; JAGANNADHAM, P. T. K.; DAS, A. K. *Phytophthora* infection reorients the composition of rhizospheric microbial assembly in khasi mandarin (*Citrus reticulata* Blanco). **Agronomy**, v. 14, n. 4, p. 661, 2024.
- HAQ, I. U.; RAHIM, K.; YAHYA, G.; IJAZ, B.; MARYAM, S.; PAKER, N. P. Eco-smart biocontrol strategies utilizing potent microbes for sustainable management of phytopathogenic diseases. **Biotechnology Reports**, v. 44, p. e00859, 2024.
- HASSANI, M. A.; DURÁN, P.; HACQUARD, S. Microbial interactions within the plant holobiont. **Microbiome**, v. 6, n. 58, p. 1-17, 2018.
- HOWE, A.; STOPNISEK, N.; DOOLEY, S. K.; YUE, H.; SCHULTZ, M. J.; SHADE, A. Seasonal activities of the phyllosphere microbiome of perennial crops. **Nature Communications**, v. 14, p. 1039, 2023.
- IBGE. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Produção agropecuária. Disponível em: <https://www.ibge.gov.br/explica/producao-agropecuaria/fava/br>. 2024. Acesso em 27 de março de 2026.
- JIA, G.; KIM, S. H.; MIN, J.; ZAMORA, N. V.; MONTERO, S. S.; KIM, S. Y.; OH, S. K. *Cestrum tomentosum* L.f. Extracts against *Colletotrichum scovillei* by altering cell membrane permeability and inducing ROS accumulation. **Plant Pathology Journal**, v. 40, n. 5, p. 475-485, 2024.
- KAZARINA, A.; IVANOVA, D.; PETROVA, E.; SMIRNOVA, O.; KUDRYAVTSEVA, M.; VOLKOVA, N.; ZAVALIN, A. Interaction of plant-derived metabolites and rhizobiome in assembly and resilience. **Genome Biology**, v. 26, p. 78, 2025.
- KOLDE, R. **pheatmap: Pretty Heatmaps**. R package version 1.0.12. 2019.
- KOSKELLA, B. The phyllosphere. **Current Biology**, v. 30, n. 19, p. 1143-1146, 2020.
- KOU, Y.; WANG, S. Broad-spectrum and durability: understanding of quantitative disease resistance. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 13, n. 2, p. 181-185, 2010.
- KUSHAHA, T. M.; MKINDI, A. G.; MBEGA, E. R.; STEVENSON, P. C.; BELMAIN, S. R. Botanical extracts control the fungal pathogen *Colletotrichum boninense* in smallholder production of common bean. **Phytopathology Research**, v. 6, n. 1, p. 19, 2024.
- LAN, G.; WEI, Y.; ZHANG, X.; CAO, Q.; LIU, Z.; CHEN, B.; YANG, C. Assembly and maintenance of phyllosphere microbial diversity during rubber tree leaf senescence. **Communications Biology**, v. 7, p. 1192, 2024.

- LAN, G.; QUAN, F.; YANG, C.; SUN, R.; CHEN, B.; ZHANG, X.; WU, Z. Driving factors for soil fungal and bacterial community assembly in tropical forest of China. **Applied Soil Ecology**, v. 177, p. 104520, 2022.
- LEVY, M.; KOŁODZIEJCZYK, A. A.; THAISS, C. A.; ELINAV, E. Dysbiosis and the immune system. **Nature Reviews Immunology**, v. 17, n. 4, p. 219–232, 2017.
- LI, J.; WANG, C.; LIANG, W.; LIU, S. Rhizosphere microbiome: the emerging barrier in plant-pathogen interactions. **Frontiers in Microbiology**, v. 12, 772420, 2021.
- LI, P. D.; ZHU, Z. R.; ZHANG, Y.; XU, J.; WANG, H.; WANG, Z.; LI, H. The phyllosphere microbiome shifts toward combating melanose pathogen. **Microbiome**, v. 10, n. 1, p. 56, 2022.
- LI, X.; LIAO, Q.; ZENG, S.; WANG, Y.; LIU, J. The use of *Trichoderma* species for the biocontrol of postharvest fungal decay in fruits and vegetables: Challenges and opportunities. **Postharvest Biology and Technology**, v. 219, p. 113236, 2025.
- LINDOW, S. E.; BRANDL, M. T. Microbiology of the phyllosphere. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 69, n. 4, p. 1875-1883, 2003.
- LIU, H.; BRETTELL, L. E.; QIU, Z.; SINGH, B. K. Microbiome-mediated stress resistance in plants. **Trends in Plant Science**, v. 25, n. 8, p. 733–743, 2020.
- LOPES, A. C. A.; ARAUJO, A. S. F.; BESERRA JUNIOR, J. E. A.; BARROS, M. F.; SILVA, R. L. Vinte anos de pesquisas com o feijão-fava (*Phaseolus lunatus*) na Universidade Federal do Piauí. **Revista RG News**, v. 10, n.1, p. 21-28, 2024.
- LÓPEZ-MORAL, A.; AGUSTÍ-BRISACH, C.; LOVERA, M.; ARQUERO, O.; TRAPERO, A. Almond anthracnose: current knowledge and future perspectives. **Plants**, v. 9, n. 8, p. 945, 2020.
- MALACRINÒ, A.; MOSCA, S.; LI DESTRI NICOSIA, M. G.; AGOSTEO, G. E.; SCHENA, L. Plant genotype shapes the bacterial microbiome of fruits, leaves, and soil in olive plants. **Plants**, v. 11, n. 5, p. 613, 2022.
- MANDAL, S.; JEON, J. Phyllosphere microbiome in plant health and disease. **Plants**, v. 12, n. 19, p. 3481, 2023.
- MCMURDIE, P. J.; HOLMES, S. phyloseq: An R package for reproducible interactive analysis and graphics of microbiome census data. **PLoS ONE**, v. 8, p. e61217, 2013.
- MELOTTO, M.; UNDERWOOD, W.; HE, S. Y. Role of stomata in plant innate immunity and foliar bacterial diseases. **Annual Review of Phytopathology**, v. 46, n. 1, p. 101-122, 2008.
- MENDES, L. W.; RAAIJMAKERS, J. M.; HOLLANDER, M.; SEPO, E.; GÓMEZ EXPÓSITO, R.; CHIORATO, A. F.; MENDES, R.; TSAI, S. M.; CARRIÓN, V. J. Impact of the fungal pathogen *Fusarium oxysporum* on the taxonomic and functional diversity of the common bean root microbiome. **Environmental Microbiome**, v. 18, n. 1, p. 68, 2023.

MENDES, L. W.; RAAIJMAKERS, J. M.; HOLLANDER, M.; MENDES, R.; TSAI, S. M. Influence of resistance breeding in common bean on rhizosphere microbiome composition and function. **The ISME Journal**, v. 12, n. 1, p. 212-224, 2018.

MINA, D.; PEREIRA, J. A.; LINO-NETO, T.; BAPTISTA, P. Impact of plant genotype and plant habitat in shaping bacterial pathobiome: a comparative study in olive tree. **Scientific Reports**, v. 10, n. 1, p. 3475, 2020.

MONAGHAN, J.; ZIPFEL, C. Plant pattern recognition receptor complexes at the plasma membrane. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 15, n. 4, p. 349-357, 2012.

MORETTI, L. G.; CRUSCIOL, C. A. C.; LEITE, M. F. A.; MOMESSO, L.; BOSSOLANI, J. W.; COSTA, O. Y. A.; HUNGRIA, M.; KURAMAE, E. E. Diverse bacterial consortia: key drivers of rhizosoil fertility modulating microbiome functions, plant physiology, nutrition, and soybean grain yield. **Environmental Microbiome**, v. 19, p. 50, 2024.

MOTA, J. M.; MELO, M. P.; GARCÍA, M. E. M.; SOUSA, E. S.; SOUSA, E. M. J.; BARGUIL, B. M.; BESERRA JR, J. E. A. Transmissão de *Colletotrichum truncatum* e *Macrophomina phaseolina* por sementes de feijão-fava. **Summa Phytopathologica**, v. 45, n. 1, p. 33-37, 2019.

MOTTA-ALDANA, J. R.; SERRANO-SERRANO, M. L.; HERNANDÉZ-TORRES, J.; CASTILLO-VILLAMIZAR, G.; DEBOUCK, D. G.; CHACÓN, M. I. Multiple origins of Lima bean landraces in the Americas: evidence from chloroplast and nuclear DNA polymorphisms. **Crop Science**, v. 50, p. 1773–1787, 2010.

MÜLLER, D. B.; VOGEL, C.; BAI, Y.; VORHOLT, J. A. The plant microbiota: systems-level insights and perspectives. **Annual Review of Genetics**, v. 50, p. 211-234, 2016.

NGUYEN, H. T.; LE, T. L.; NGUYEN, T. D. H.; TRUONG, T. T. T.; NGUYEN, T. T. T. Biological Control of *Streptomyces murinus* against *Colletotrichum* Causing Anthracnose Disease on Tomato Fruits. **Journal of Pure and Applied Microbiology**, v. 19, n. 1, p. 542-557, 2025.

NISHAD, R.; AHMED, T.; RAHMAN, V. J.; KAREEM, A. Modulation of plant defense system in response to microbial interactions. **Frontiers in Microbiology**, v. 11, p. 1298, 2020.

OCHIENO, D. M. W.; KARONEY, E. M.; MUGE, E. K.; NYABOGA, E. N.; BARAZA, D. L.; SHIBAIRO, S. I.; NALUYANGE, V. V. Rhizobium-linked nutritional and phytochemical changes under multitrophic functional contexts in sustainable food systems. **Frontiers in Sustainable Food Systems**, v. 4, 604396, 2021.

OLIVEIRA, F. N.; TORRES, S. B.; BENEDITO, C. P. Caracterização botânica e agrônômica de acessos de feijão fava, em Mossoró, RN. **Revista Caatinga**, v. 24, n. 1, p. 143-148, 2011.

PAASCH, B. C.; SOHRABI, R.; KREMER, J. M.; NOMURA, K.; CHENG, Y. T.; MARTZ, J.; HE, S. Y. A critical role of a eubiotic microbiota in gating proper immunocompetence in *Arabidopsis*. **Nature Plants**, v. 9, n. 9, p. 1468-1480, 2023.

- PANTIGOSO, H. A.; NEWBERGER, D.; VIVANCO, J. M. The rhizosphere microbiome: Plant-microbial interactions for resource acquisition. **Journal of Applied Microbiology**, v. 133, n. 5, p. 2864-2876, 2022.
- PAULA JÚNIOR, T. J.; SILVA, M. B.; VIEIRA, R. F. Doenças causadas por fungos em hortaliças leguminosas. **Informe Agropecuário**, v. 17, n. 182, p. 63-71, 1995.
- PÉREZ-JARAMILLO, J. E.; MENDES, R.; RAAIJMAKERS, J. M. Impact of plant domestication on rhizosphere microbiome assembly and functions. **Plant Molecular Biology**, v. 90, n. 6, p. 635-644, 2016.
- PETERSEN, C.; ROUND, J. L. Defining dysbiosis and its influence on host immunity and disease. **Cellular Microbiology**, v. 16, n. 7, p. 1024–1033, 2014.
- PFEILMEIER, S.; WERZ, A.; OTE, M.; BORTFELD-MILLER, M.; KIRNER, P.; KEPPLER, A.; SCHMIDT, M.; VORHOLT, J. A. Leaf microbiome dysbiosis triggered by T2SS-dependent enzyme secretion from opportunistic *Xanthomonas* pathogens. **Nature Microbiology**, v. 9, n. 1, p. 136-149, 2024.
- PING, X.; PAN, C.; WANG, Y.; XIANG, M.; LING, J.; ZHAO, J.; LI, Y.; MAO, Z.; XIE, B.; LIU, X. Soil type, tomato genotype, and pathogen stress shape the tomato rhizobacterial community. **Agronomy**, v. 15, n. 11, p. 2517, 2025.
- QUAST, C.; PRUESSE, E.; YILMAZ, P.; GERKEN, J.; SCHWEER, T.; YARZA, P.; PEPLIES, J.; GLÖCKNER, F. O. The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools. **Nucleic Acids Research**, v. 41, p. D590-D596, 2013.
- R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2025.
- REMUS-EMSERMANN, M. N. P.; SCHLECHTER, R. O. Phyllosphere microbiology: at the interface between microbial individuals and the plant host. **New Phytologist**, v. 218, p. 1327-1333, 2018.
- REN, Z.; LIU, Y.; ZHANG, H.; WANG, Q.; CHEN, L.; ZHAO, J.; LI, R.; ZHOU, W. Soybean productivity can be enhanced by understanding rhizosphere microbiota: evidence from metagenomics analysis from diverse agroecosystems. **Microbiome**, v. 13, p. 102, 2025.
- SANTOYO, G.; MORENO-HAGELSIEB, G.; OROZCO-MOSQUEDA, M. C.; GLICK, B. R. Advances in the plant microbiome: rhizosphere interactions and functions. **Microorganisms**, v. 13, n. 11, p. 2581, 2025.
- SAWINSKI, K.; MERSMANN, S.; ROBATZEK, S.; BÖHMER, M. Guarding the green: pathways to stomatal immunity. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, v. 26, n. 6, p. 626-632, 2013.
- SEGATA, N.; IZARD, J.; WALDRON, L.; GEVERS, D.; MIROPOLSKY, L.; GARRETT, W. S.; HUTTENHOWER, C. Metagenomic biomarker discovery and explanation. **Genome Biology**, v. 12, n. 6, p. R60, 2011.

SOUSA, R. M. S.; MENDES, L. W.; ANTUNES, J. E. L.; OLIVEIRA, L. M. S.; SOUSA, M. C. B.; GOMES, R. L. F.; LOPES, A. C. A.; ARAÚJO, F. F.; MELO, V. M. M.; ARAÚJO, A. S. F. Diversity and structure of bacterial community in rhizosphere of lima bean. **Applied Soil Ecology**, v. 150, p. 103490, 2020.

SRIVASTAVA, A. K.; DAS, A. K.; JAGANNADHAM, P. T. K.; BORA, P.; ANSARI, F. A.; BHATE, R. Bioprospecting microbiome for soil and plant health management amidst huanglongbing threat in citrus: a review. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, p. 858842, 2022.

SU, D.; CHEN, S.; ZHOU, W.; YANG, J.; LUO, Z.; ZHANG, Z.; TIAN, Y.; DONG, Q.; SHEN, X.; WEI, S.; TONG, J.; CUI, X. Comparative analysis of the microbial community structures between healthy and anthracnose-infected strawberry rhizosphere soils using Illumina sequencing technology in Yunnan Province, Southwest of China. **Frontiers in Microbiology**, v. 13, p. 881450, 2022.

TIAN, D.; CHEN, Z.; LIN, Y.; LIANG, T.; CHEN, Z.; GUO, X.; WANG, Z.; WANG, Z. The interaction between rice genotype and *Magnaporthe oryzae* regulates the assembly of rice root-associated microbiota. **Rice**, v. 14, n. 1, p. 40, 2021.

TRIVEDI, P.; LEACH, J. E.; TRINGE, S. G.; SA, T.; SINGH, B. K. Plant–microbiome interactions: from community assembly to plant health. **Nature Reviews Microbiology**, v. 18, n. 11, p. 607-621, 2020.

TYAGI, A.; LAMA TAMANG, T.; KASHTOH, H.; MIR, R. A.; MIR, Z. A.; MANZOOR, S.; HAMEED, S.; SHEIKH, I. A.; SIDDIQUI, A. A.; ALI, S. A review on biocontrol agents as sustainable approach for crop disease management: applications, production, and future perspectives. **Horticulturae**, v. 10, n. 8, p. 805, 2024.

VANCE, R. E.; ISBERG, R. R.; PORTNOY, D. A. Patterns of pathogenesis: discrimination of pathogenic and nonpathogenic microbes by the innate immune system. **Cell Host & Microbe**, v. 6, n. 1, p. 10-21, 2009.

VAYSSIER-TAUSSAT, M.; ALBINA, E.; CITTI, C.; COSSON, J. F.; JACQUES, M. A.; LEBRUN, M. H.; LE LOIR, Y.; OGLIASTRO, M.; PETIT, M. A.; ROUMAGNAC, P.; CANDRESSE, T. Shifting the paradigm from pathogens to pathobiome: new concepts in the light of meta-omics. **Frontiers in Cellular and Infection Microbiology**, v. 4, 29, 2014.

VIEIRA, R. F. A cultura do feijão-fava. **Informe Agropecuário**, v. 16, n. 174, p. 30-37, 1992.

VIEIRA, R. F.; VIEIRA, C.; ANDRADE, G. A. Comparações agronômicas de feijões dos gêneros *Vigna* e *Phaseolus* com o feijão-comum (*Phaseolus vulgaris* L.). **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 27, n. 1, p. 10-15, 1992.

VIVES-PERIS, V.; DE OLLAS, C.; GÓMEZ-CADENAS, A.; PÉREZ-CLEMENTE, R. M. Root exudates: from plant to rhizosphere and beyond. **Plant Cell Reports**, v. 39, n. 1, p. 3–17, 2020.

VORHOLT, J. A. Microbial life in the phyllosphere. **Nature Reviews Microbiology**, v. 10, n. 12, p. 828–840, 2012.

- WAGNER, M. R.; LUNDBERG, D. S.; DEL RIO, T. G.; TRINGE, S. G.; DANGL, J. L.; MITCHELL-OLDS, T. Host genotype and age shape the leaf and root microbiomes of a wild perennial plant. **Nature Communications**, v. 7, p. 12151, 2016.
- WANKHADE, A.; WILKINSON, E.; BRITT, D. W.; KAUNDAL, A. A review of plant–microbe interactions in the rhizosphere and the role of root exudates in microbiome engineering. **Applied Sciences**, v. 15, n. 13, p. 7127, 2025.
- WESTERMANN, A.; GORSKI, S.; VOGEL, J. Dual RNA-seq of pathogen and host. **Nature Reviews Microbiology**, v. 10, n. 9, p. 618–630, 2012.
- WOLF, T.; KÄMMER, P.; BRUNKE, S.; LINDE, J. Two's company: studying interspecies relationships with dual RNA-seq. **Current Opinion in Microbiology**, v. 42, p. 7-12, 2018.
- WORKU, S.; ALEMU, K.; TSEDALEY, B. Combining plant extracts and hot water treatments for the management of postharvest mango anthracnose (*Colletotrichum gloeosporioides*). **Scientific Reports**, v. 15, p. 5074, 2025.
- XIONG, Q.; YANG, J.; NI, S. Microbiome-mediated protection against pathogens in woody plants. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 24, n. 22, p. 16118, 2023.
- YANG, L.; GUO, Y.; YANG, H.; LI, S.; ZHANG, Y.; GAO, C.; WEI, T.; HAO, L. Distinct microbiota assembly and functional patterns in disease-resistant and susceptible varieties of tobacco. **Frontiers in Microbiology**, v. 15, p. 1361883, 2024.
- YAO, X.; GUO, H.; ZHANG, K.; ZHAO, M.; RUAN, J.; CHEN, J. *Trichoderma* and its role in biological control of plant fungal and nematode disease. **Frontiers in Microbiology**, v. 14, p. 1160551, 2023.
- YUE, H.; YUE, W.; JIAO, S.; KIM, H.; LEE, Y. H.; WEI, G.; SONG, W.; SHU, D. Plant domestication shapes rhizosphere microbiome assembly and metabolic functions. **Microbiome**, v. 11, p. 70, 2023.
- ZHANG, H.; WANG, S. Rice versus *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*: a unique pathosystem. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 16, n. 2, p. 188-195, 2013.
- ZHANG, R.; VIVANCO, J. M.; SHEN, Q. The unseen rhizosphere root–soil–microbe interactions for crop production. **Current Opinion in Microbiology**, v. 37, p. 8-14, 2017.
- ZHAO, Y.; ZHU, X.; CHEN, X.; ZHOU, J. M. From plant immunity to crop disease resistance. **Journal of Genetics and Genomics**, v. 49, n. 8, p. 693-703, 2022.
- ZHOU, J. M.; ZHANG, Y. Plant immunity: Danger perception and signaling. **Cell**, v. 181, n. 4, p. 978–989, 2020.
- ZHOU, X.; WANG, J.; LIU, F.; LIANG, J.; ZHAO, S.; TIAN, Z.; WANG, W.; LI, S.; JIANG, G.; SUN, C.; ZHANG, Y.; SHU, D. Cross-kingdom synthetic microbiota supports tomato suppression of *Fusarium* wilt disease. **Nature Communications**, v. 13, p. 7890, 2022.

ZHU, Y. G.; XIONG, C.; WEI, Z.; CHEN, Q. L.; MA, B.; ZHOU, S. Y.; TAN, J.; ZHANG, L. M.; CUI, H. L.; DUAN, G. L. Impacts of global change on the phyllosphere microbiome. **New Phytologist**, v. 234, n. 6, p. 1977-1986, 2022.

APÊNDICES

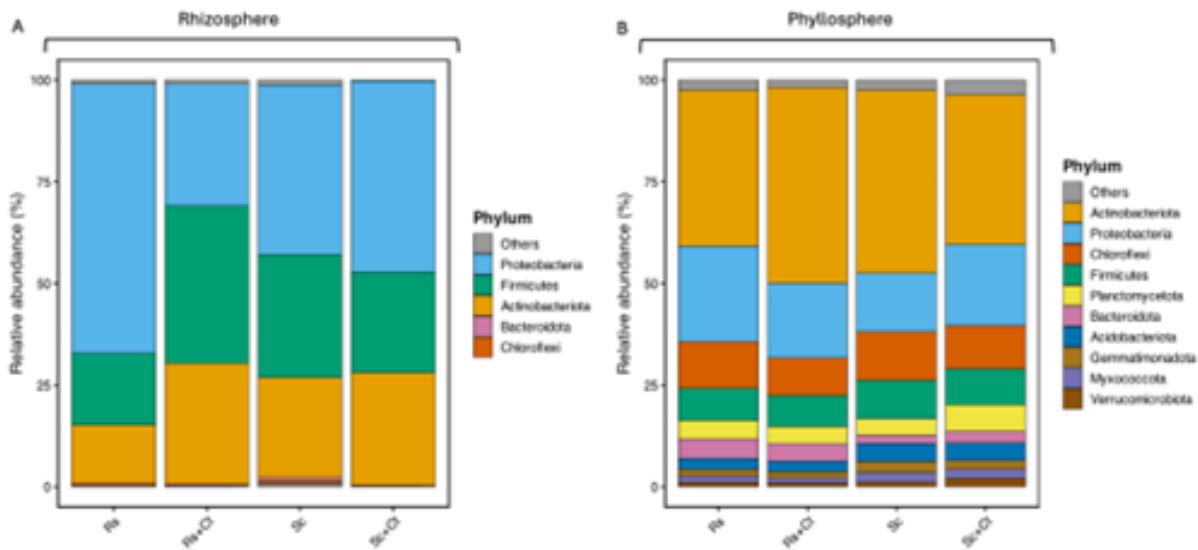
Apêndice 1 - Resumo da análise de variância unifatorial (ANOVA) para a diversidade alfa (riqueza observada e diversidade de Shannon) das comunidades bacterianas na rizosfera e filosfera dos genótipos de *Phaseolus lunatus* resistentes (Rs) e suscetíveis (Sc), com (Rs+Ct, Sc+Ct) e sem (Rs, Sc) inoculação com *Colletotrichum truncatum* (Ct)

Compartimento	Índice	Valor F	Valor P
Rizosfera	ASVs observados	2,95	0,064
	Índice de Shannon	4,14	0,0239*
Filosfera (folha)	ASVs observados	2,32	0,114
	Índice de Shannon	1,74	0,199

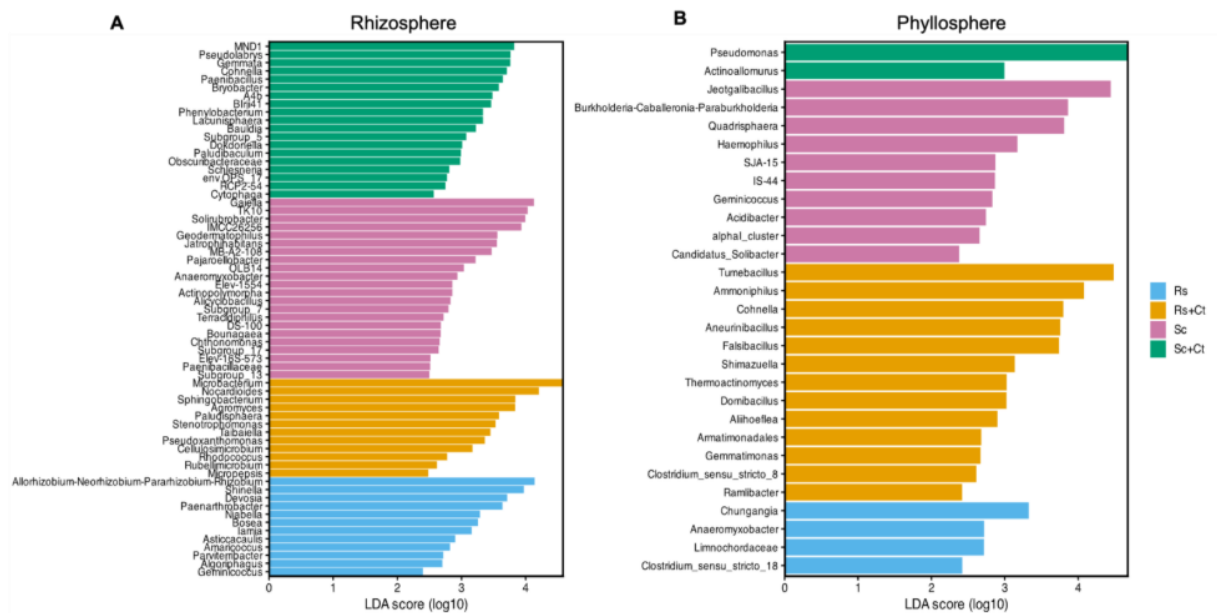
Ns = não significativo ($p > 0,05$); * = significativo ($p < 0,05$).

Apêndice 2 - Resultados da análise PERMANOVA das dissimilaridades de Bray-Curtis para a estrutura da comunidade microbiana com base no gene 16S rRNA em nível de ASV. Em negrito estão indicadas as diferenças estatisticamente significativas (* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$). Os valores de P foram calculados a partir de 9.999 permutações. Abreviações: Rs, genótipo resistente; Rs+Ct, genótipo resistente inoculado com *C. truncatum*; Sc, genótipo suscetível; Sc+Ct, genótipo suscetível inoculado com *C. truncatum*

Rizosfera		
PERMANOVA bifatorial	F	P
Resistência × Inoculação	0,92	0.05**
Tratamentos (resistência)	2,42	0,002*
Comparações pareadas	P	
Rs vs. Rs+Ct	0.234	
Sc vs. Sc+Ct	0.155	
Rs vs. Sc	0.014 *	
Rs+Ct vs. Sc+Ct	0.021 *	
Sc vs. Rs+Ct	0.074	
Sc+Ct vs. Rs	0.009 **	
Filosfera		
PERMANOVA bifatorial	F	P
Resistência × Inoculação	2,89	0,0001**
Tratamentos (resistência)	3,456	0,0001**
Comparações pareadas	P	
Rs vs. Rs+Ct	0.1218	
Sc vs. Sc+Ct	0.1812	
Rs vs. Sc	0.0491*	
Rs+Ct vs. Sc+Ct	0.0289*	
Sc vs. Rs+Ct	0.0238*	
Sc+Ct vs. Rs	0.1062	



Apêndice 3 - Abundância relativa dos filos bacterianos dominantes detectados na rizosfera (A) e na filosfera (B) dos genótipos de *Phaseolus lunatus* resistentes (Rs) e suscetíveis (Sc), com (Rs+Ct, Sc+Ct) e sem (Rs, Sc) inoculação com *Colletotrichum truncatum* (Ct). As barras representam a abundância relativa média (%) de cada filo entre os tratamentos. Apenas os filos mais abundantes são apresentados; táxons menos abundantes foram agrupados como outros.



Apêndice 4 - Biomarcadores bacterianos identificados na rizosfera (A) e na filosfera (B) dos genótipos de feijão-fava (*Phaseolus lunatus*) resistentes (Rs) e suscetíveis (Sc), com (Rs+Ct, Sc+Ct) e sem (Rs, Sc) inoculação com *Colletotrichum truncatum* (Ct). Os gêneros diferencialmente abundantes foram identificados utilizando o método LEfSe (*Linear Discriminant Analysis Effect Size*) (escore LDA > 2,0; $p < 0,05$).

Apêndice 5 - Propriedades topológicas das redes de co-ocorrência bacteriana construídas a partir das correlações de Spearman entre os gêneros detectados na rizosfera e nos compartimentos endofíticos (foliares) de genótipos de feijão-lima (*Phaseolus lunatus*) resistentes e suscetíveis, inoculados ou não com *Colletotrichum truncatum* (Ct). Cada rede foi calculada utilizando correlações significativas ($P < 0,05$) e fortes (Spearman $> 0,7$ ou $< -0,7$). As métricas topológicas foram calculadas no Gephi e incluem número de nós, arestas, modularidade, comunidades, diâmetro da rede, comprimento médio do caminho, grau e coeficiente de agrupamento

Propriedades de rede	Rizosfera				Endofítico (folhas)			
	Resistente inoculado	Resistente não-inoculado.	Suscetível inoculado	Suscetível não-inoculado	Resistente inoculado	Resistente não-inoculado	Suscetível inoculado	Suscetível não-inoculado.
Número de nós ^a	500	500	499	499	276	137	121	107
Número de arestas ^b	4210	4604	5160	4567	3189	822	600	296
Arestas positivas ^c	54,3%	64,4%	55%	51,9%	99,1%	96,6%	92,3%	76,7%
Arestas negativas ^d	45,7%	35,6%	45%	48,1%	0,9%	3,4%	7,7%	23,3%
Modularidade ^e	5,234	1,882	4,625	11,447	0,636	0,672	0,698	1,164
Número de comunidades ^f	21	17	21	18	13	11	11	16
Diâmetro de rede ^g	8	8	9	9	8	12	9	17
Comprimento médio do caminho ^h	4,044	3,951	4,075	4,186	3,856	3,419	3,969	5,309
Grau médio ⁱ	16,840	18,416	10,341	18,305	22,860	12,000	9,917	5,533
Coeficiente médio de agrupamento ^j	0,807	0,801	0,846	0,847	0,337	0,014	0,386	0,326

^aTáxon microbiano (em nível de gênero) com pelo menos uma correlação significativa ($P < 0,05$) e forte (Spearman $> 0,7$ ou $< -0,7$);

^bNúmero de conexões/correlações obtidas pela análise de Spearman;

^cCorrelação positiva ($> 0,7$ com $P < 0,05$);

^dCorrelação negativa ($< -0,7$ com $P < 0,05$);

^eCapacidade dos nós de formar comunidades altamente conectadas, ou seja, uma estrutura com alta densidade de conexões entre os nós (inferida pelo Gephi);

^fA comunidade é definida como um grupo de nós densamente conectados internamente (Gephi);

^gA maior distância entre nós na rede, medida em número de arestas (Gephi);

^hDistância média na rede entre todos os pares de nós ou o comprimento médio de todas as arestas na rede (Gephi);

ⁱO número médio de conexões por nó na rede, ou seja, a conectividade do nó (Gephi);

^jComo os nós estão inseridos em sua vizinhança e o grau em que tendem a se agrupar (Gephi).