

# RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta tese/dissertação será disponibilizado somente a partir de 29/11/2020.

**MÍRIAN RABELO DE FARIA**

**DINÂMICA DA COMUNIDADE BACTERIANA DA RIZOSFERA DE TRIGO  
DURANTE A INFECÇÃO POR *Bipolaris sorokiniana***

**Botucatu**

**2020**



**MÍRIAN RABELO DE FARIA**

**DINÂMICA DA COMUNIDADE BACTERIANA DA RIZOSFERA DE TRIGO  
DURANTE A INFECÇÃO POR *Bipolaris sorokiniana***

Tese apresentada à Faculdade de  
Ciências Agronômicas da Unesp Campus  
de Botucatu, para obtenção do título de  
Doutora em Agronomia - Proteção de  
Plantas

Orientador: Wagner Bettiol

Coorientador: Rodrigo Mendes

**Botucatu**

**2020**

F224d

Faria, Mírian Rabelo de

Dinâmica da comunidade bacteriana da rizosfera de trigo durante a infecção por *Bipolaris sorokiniana* / Mírian Rabelo de Faria. -- Botucatu, 2020

114 p.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Faculdade de Ciências Agronômicas, Botucatu

Orientador: Wagner Bettiol

Coorientador: Rodrigo Mendes

1. Agricultura. 2. Proteção de Plantas. 3. Microbioma. 4. Rizosfera. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca da Faculdade de Ciências Agronômicas, Botucatu. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

Título:

**"DINÂMICA DA COMUNIDADE BACTERIANA DA RIZOSFERA DE TRIGO DURANTE A INFEÇÃO POR *Bipolaris sorokiniana*"**

AUTORA: MÍRIAN RABELO DE FARIA  
ORIENTADOR: WAGNER BETTIOL  
COORIENTADOR: RODRIGO MENDES

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em AGRONOMIA (PROTEÇÃO DE PLANTAS), pela Comissão Examinadora:

Prof. Dr. WAGNER BETTIOL  
Microbiologia Ambiental / Embrapa Meio Ambiente

Prof.ª Dr.ª RENATE KRAUSE SAKATE  
Proteção Vegetal / Faculdade de Ciências Agrônomicas de Botucatu - UNESP

Prof. Dr. EDSON LUIZ FURTADO  
Proteção Vegetal / Faculdade de Ciências Agrônomicas de Botucatu - UNESP

Prof. Dr. LUCAS WILLIAM MENDES  
Pós-Doutorando - Centro de Energia Nuclear na Agricultura / Universidade de São Paulo

Dr.ª MAIKE ROSSMANN  
Microbiologia Ambiental / Instituto de Química - USP

Botucatu, 29 de maio de 2020.



*Aos meus pais,*

*Marlene e José Martinho,*

*dedico*





## AGRADECIMENTOS

A Deus por todas as oportunidades que tive durante a minha jornada de graduação, mestrado e doutorado e por permitir chegar ao final do projeto com saúde e sabedoria.

Aos meus pais, minha irmã Lílian e meu irmão Harley que sempre acreditaram no meu potencial e me incentivaram a lutar pelos meus objetivos. A todos os meus familiares que estiveram ao meu lado nesta jornada torcendo pela minha vitória.

À Capes - Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, por conceder a bolsa de doutorado.

Ao professor Wagner Bettiol, pela oportunidade de tê-lo como orientador no mestrado e doutorado, bem como pelos ensinamentos e incentivo durante a minha formação profissional.

Ao meu coorientador Rodrigo Mendes, pela orientação, por compartilhar o seu conhecimento e nos incentivar durante o trabalho de pesquisa e investigação científica

De forma especial, à Lilian Abreu, pela grande parceria no projeto, incentivo de todos os dias e ensinamentos nesta jornada. Compartilhamos inúmeros desafios, sempre com o espírito colaborativo e com esperança de grandes vitórias. Obrigada pelas palavras positivas de cada dia e pela amizade.

Aos colegas do grupo de Microbioma de plantas, pela colaboração ao longo dos anos. Em especial, à Josiane Chiaramonte, por compartilhar seu conhecimento e pela parceria durante as análises e desenvolvimento do trabalho; e à Maike Rossman, pelo auxílio no trabalho e com os dados e resultados

À Embrapa Meio Ambiente, por disponibilizar toda a estrutura de trabalho e aos funcionários do LMA pelos ensinamentos e auxílio nas atividades do projeto.

Aos amigos do Laboratório de Microbiologia Ambiental “Raquel Ghini” da Embrapa Meio Ambiente, pela amizade, ajuda nas atividades e por vivenciar momentos tão importantes durante o período de doutorado.

À Unesp Botucatu – FCA e aos professores do Departamento de Proteção de Plantas, pela qualidade de ensino e oportunidade de enriquecer minha carreira.



## RESUMO

A comunidade microbiana da rizosfera desempenha várias funções, dentre elas a proteção de plantas. Abordagens sustentáveis vêm sendo exploradas utilizando o uso do microbioma da rizosfera para a proteção de plantas com intuito de reduzir os efeitos deletérios da agricultura intensiva. O objetivo do trabalho foi avaliar a dinâmica da comunidade bacteriana na rizosfera de genótipos de trigo, resistentes e suscetíveis a *Bipolaris sorokiniana*, fungo causador de podridão das raízes em trigo, ao longo de ciclos sucessivos de cultivo para identificar grupos bacterianos associados à supressão da doença. Esta hipótese foi testada avaliando a dinâmica da comunidade de rizobactérias durante a invasão do fungo *B. sorokiniana* na rizosfera de genótipos de trigo em monocultivo. Inicialmente foram avaliados 14 genótipos de trigo quanto à resistência ao patógeno. Os dois genótipos que apresentaram maior resistência (Frontana e IAC 5 Maringá) ou maior suscetibilidade (Karakilcik e Guamirim) a *B. sorokiniana* foram selecionados para avaliar a dinâmica das comunidades bacterianas da rizosfera em condições de plantio sucessivo sob a influência deste patógeno. Para isso, foram realizados cinco ciclos de cultivo dos quatro genótipos de trigo selecionadas em microcosmos. Em todos os ensaios a severidade da doença foi avaliada quatro semanas após a inoculação do patógeno, com auxílio de uma escala diagramática variando de 0 a 3. A comunidade rizobacteriana foi avaliada por meio de sequenciamento do fragmento do gene 16S RNAr e a dinâmica do patógeno foi avaliada utilizando qPCR. Os dados foram explorados por meio de análises multivariadas e de network. De maneira geral, os resultados indicaram aumento da progressão da doença nos genótipos resistentes Frontana e Karakilcik e redução nos níveis das doenças nos genótipos susceptíveis IAC 5 e Guamirim ao longo dos ciclos de cultivo. Separação das comunidades bacterianas durante os ciclos de cultivo para todos os genótipos, bem como entre os genótipos resistentes e suscetíveis foi observada. Ocorreu enriquecimento diferencial das unidades taxonômicas operacionais (OTUs) na rizosfera dos genótipos de trigo mais contrastantes em relação à doença com maior número de táxons exclusivos observados nas plantas suscetíveis (Guamirim), no último ciclo de cultivo. Para estes genótipos, também foram observadas alterações no padrão de co-ocorrência entre os microrganismos. Como prova de conceito, após os cinco ciclos de cultivo, os genótipos mais contrastantes em relação ao progresso da doença (Frontana e Guamirim) foram selecionados para avaliação do efeito protetor da comunidade microbiana. O genótipo com maior índice de severidade da doença (Frontana) foi cultivado no solo previamente enriquecido com a sua própria rizosfera, no solo previamente cultivado como genótipo Guamirim e no *bulk soil*. Foi observada a redução da severidade da doença (53%) nas plantas do genótipo Frontana (resistente) cultivadas em solo enriquecido com a rizosfera do genótipo Guamirim (suscetível), indicando uma possível indução de supressividade neste solo promovida pelo genótipo susceptível. A análise de *network* revelou uma mudança na estrutura da comunidade por meio dos ciclos, enriquecendo as famílias bacterianas associadas à proteção das plantas e

diferentes funções metabólicas, isto é, *Chitinophagacea* e *Rhodospirillaceae*, durante a indução da supressão da doença no solo. Os dados metabolômicos mostraram que, quando a rizosfera é invadida pelo patógeno, em solos cultivados em todos os ciclos, o número e a diversidade de compostos são maiores que na ausência do patógeno. Os resultados em conjunto sugerem que o processo de defesa à doença está correlacionado com o recrutamento de grupos bacterianos específicos na rizosfera desses genótipos. Compreender a reorganização da comunidade bacteriana contra os fitopatógenos pode auxiliar em estratégias de manipulação do microbioma e na seleção de microrganismos chave para melhorar o desempenho das plantas.

**Palavras-chave:** Interação planta patógeno. Microbioma bacteriano. Proteção de plantas.

## ABSTRACT

The microbial community of the rhizosphere performs several functions, including plant protection. Sustainable approaches have been explored using the rhizosphere microbiome to protect plants in order to reduce the deleterious effects of intensive agriculture. The objective of this work was to evaluate the dynamic bacterial community in the rhizosphere of wheat genotypes resistant and susceptible to *Bipolaris sorokiniana* was evaluated along successive cultivation cycles to identify bacterial groups associated with disease suppression. This hypothesis was tested by evaluating the rhizobacteria community dynamics during the invasion of *B. sorokiniana* fungus in the rhizosphere of monoculture wheat genotypes. Initially, 14 wheat genotypes were evaluated for pathogen resistance. The two genotypes that presented higher resistance (Frontana and IAC 5 Maringá) or greater susceptibility (Karakilcik and Guamirim) to *B. sorokiniana* were selected to evaluate the dynamics of rhizosphere bacterial communities under successive planting conditions under the influence of this pathogen. For this, five cultivation cycles of the four wheat genotypes selected in microcosms were performed. In all trials, disease severity was assessed four weeks after pathogen inoculation using a diagrammatic scale ranging from 0 to 3. The rhizobacterial community was evaluated by 16S rRNA fragment sequencing and pathogen dynamics was evaluated using qPCR. Data were explored through multivariate and *network* analysis. Overall, the results indicated increased disease progression in resistant Frontana and Karakilcik genotypes and reduced disease levels in susceptible genotypes IAC 5 and Guamirim over growing cycles. A clear separation of bacterial communities was observed during cultivation cycles for all genotypes as well as between resistant and susceptible genotypes. Differential enrichment of operational taxonomic units (OTUs) occurred in the rhizosphere of the most contrasting wheat genotypes in relation to the disease with the largest number of exclusive taxa observed in susceptible plants (Guamirim) in the last cultivation cycle. For these genotypes, changes in the pattern of co-occurrence between the microorganisms were also observed. As a proof of concept, after the five cultivation cycles, the most contrasting genotypes regarding disease progression (Frontana and Guamirim) were selected to evaluate the protective effect of the microbial community. The genotype with the highest disease severity index (Frontana) was cultivated in soil previously enriched with its own rhizosphere, in soil previously cultivated as Guamirim genotype and in *bulk soil*. Disease severity reduction (53%) was observed in Frontana (resistant) genotype plants cultivated in soil enriched with the Guamirim (susceptible) rhizosphere, indicating a possible induction of suppressivity in this soil. *Network* analysis revealed a change in community structure across cycles, enriching bacterial families associated with plant protection and different metabolic functions, ie *Chitinophagaceae* and *Rhodospirillaceae*, during soil suppression induction. Metabolomic data showed that when the rhizosphere is invaded by the pathogen, in soils cultivated in all cycles, the number and diversity of compounds are higher when compared to other treatments. The results together suggest that the disease defense

process is correlated with the recruitment of specific bacterial groups in the rhizosphere of these genotypes. Understanding the reorganization of the bacterial community against phytopathogens can assist in microbiome manipulation strategies and selection of key microorganisms to improve plant performance.

**Key words:** Plant - pathogen interaction. Bacterial microbiome. Plant protection.

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Características químicas do solo utilizado nos experimentos. ....	43
Tabela 2 - Índices de Alpha diversidade entre os tratamentos e controle dentro dos ciclos (índice de riqueza Chao 1, índice de diversidade Shannon e Simpson). ....	63
Tabela 3 - Correlações e propriedades topológicas de <i>networks</i> da comunidade bacteriana da rizosfera de genótipos de trigo.....	74





## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 - Índice de severidade da doença para *Bipolaris sorokiniana* variando de 0 (plantas sem sintomas) a 3 (sintomas severos): 0 = sem sintomas, 1 = plantas infectadas com leve lesão escura apenas na folha do coleóptilo, 2 = plantas infectadas com sintomas moderados escuros ou avermelhados no colmo, 3 = plantas infectadas com sintomas escuros severos no colmo, acima da primeira folha e plantas mortas.....45
- Figura 2 - Desenho experimental dos bioensaios A. enriquecimento do microbioma da rizosfera de trigo com patógeno durante cinco ciclos B. enriquecimento do microbioma da rizosfera de trigo sem patógeno durante cinco ciclos (controle) e C. Ciclo de trocas de genótipos para avaliar a possível indução de supressividade.....50
- Figura 3 - Índice de severidade de doença de trigo causado por *Bipolaris sorokiniana* em genótipos de trigo dentre eles dois materiais ancestrais (Karakilcik) e Pakintan 81); três variedades modernas (Frontana, BH 1146 e IAC 5-Maringá) e três variedades modernas atualmente comercializadas (BRS Guamirim, Quartzo, IAC 385), outras variedades contrastantes quanto ao nível de resistência às doenças da parte aérea selecionadas de acordo com a recomendação da Embrapa Trigo (Sumai 3, Toropi, CEP24, BR18 Terena e BRS 194) e os controles caracterizado pelo cultivo de cada genótipo sem a inoculação do patógeno. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Scott Knott's a 5% de probabilidade.....55
- Figura 4 – A. Análise de coordenadas principais restrita (CAP) para diferenças na comunidade rizosférica de genótipos de trigo ancestral e domesticados (BS = bulk soil, W1 = Iran, W2= Karakilcik, W3 = Pakintan, C1 = BH 1146, C2 = Frontana, C3 = IAC 5, C4 = Guamirim e C5 = Quartzo) (ROSSMANN et al, 2020). B. Índice de severidade da doença de genótipos de trigo causada por *Bipolaris sorokiniana*. Médias seguidas pela mesma letra não são significativas de acordo com o teste de Scott Knott's test ( $p < 0.05$ ).....56
- Figura 5 - Unidades taxonômicas operacionais (OTUs) diferencialmente enriquecidas na rizosfera do genótipo Guamirim e IAC 5 obtidas pela análise diferencial (DESeq2). Os pontos representam as OTUs diferencialmente enriquecidas que estão em maior abundância em IAC 5 (resistente) (acima) e em Guamirim (suscetível) (abaixo). As OTUs estão demonstradas por classes no eixo das abcissas e coloridas de acordo com o filo que a OTU se origina ( $p < 0,05$ ; corrigido para FDR).....57

- Figura 6 - Dendrograma de similaridade de cada uma das amostras de rizosfera A. Agrupamento diferencial dos genótipos selecionados de IAC 5 (resistente) e Guamirim (suscetível) e índice de severidade da doença. B. Agrupamento por enriquecimento diferencial entre as amostras. Para análise de similaridade entre as amostras rizosféricas dos genótipos de trigo foi utilizado o índice de correlação de Spearman e o método UPGMA ..... 58
- Figura 7 - Heatmap da abundância absoluta de unidades taxonômicas operacionais (OTUs) diferencialmente enriquecidas entre os genótipos contrastantes Guamirim (suscetível) e IAC 5 (resistente). O diagrama de cor no canto esquerdo superior indica o nível de abundância das OTUs..... 59
- Figura 8 - Índice de severidade da doença de genótipos de trigo contra *Bipolaris sorokiniana* em cinco ciclos de cultivo. A. Genótipos resistentes (Frontana e IAC 5). Colunas na cor azul escuro representam os tratamentos com patógeno e colunas na cor azul claro sem patógeno. B. Genótipos suscetíveis (Guamirim e Karakilcik). Colunas na cor vermelho escuro representam os tratamentos com patógeno e colunas na cor vermelho claro sem patógeno. As médias seguidas pela mesma letra nos genótipos (letras maiúsculas para comparação sem patógeno e letras minúsculas para comparação com patógeno) não diferem entre si de acordo com o teste de Tukey ( $p < 0,05$ )..... 60
- Figura 9 - Número de cópias de DNA (ng/  $\mu$ L) do patógeno *Bipolaris sorokiniana* presente na rizosfera do trigo de genótipos resistentes (Frontana e IAC 5) e suscetíveis (Guamirim e Karakilcik). As linhas pontilhadas indicam os tratamentos controle, ou seja, sem a inoculação do patógeno. .... 61
- Figura 10 - Abundância relativa dos filos rizobacterianos mais abundantes em amostras da rizosfera de trigo [4 genótipos sendo 2 resistentes (Fontana e IAC 5) e 2 suscetíveis (Guamirim e Karakilcik) e bulk soil coletadas em diferentes ciclos durante a indução da doença causada por *Bipolaris sorokiniana*..... 64
- Figura 11 - Análise de coordenadas principais (PCoA) de beta diversidade dos dados de amplificação do gene 16S rRNA da rizosfera de genótipos de trigo e coletadas em diferentes ciclos. Considerando 2 genótipos resistentes (Frontana e IAC 5) e 2 genótipos suscetíveis (Guamirim e Karakilcik com e sem patógeno e amostras de *bulk soil* em cinco ciclos. .... 65

- Figura 12 - Análise de coordenadas principais restrita (CAP) dos dados de amplificação do gene 16S rRNA da rizosfera de genótipos de trigo coletadas em diferentes ciclos. Considerando 2 genótipos resistentes (Frontana e IAC 5) e 2 genótipos suscetíveis (Guamirim e Karakilcik com e sem patógeno em cinco ciclos.....66
- Figura 13 - Análise de coordenadas principais restrita (CAP) da diversidade beta dos dados de amplificação 16S rRNA da comunidade bacteriana da rizosfera coletada em cada ciclo. Considerando 2 genótipos resistentes (Frontana e IAC 5) e 2 genótipos suscetíveis (Guamirim e Karakilcik com e sem patógeno em cinco ciclos e *bulk soil*. A. Ciclo 1 B. Ciclo 2 C. Ciclo 3 D. Ciclo 4 E. Ciclo 5 .....67
- Figura 14 - Unidades taxonômicas operacionais (OTUs) diferencialmente enriquecidas entre os ciclos 1 e 5 na rizosfera do genótipo Guamirim (S) de acordo com a análise diferencial (DESeq2). Pontos representam OTUs diferencialmente enriquecidas que estão em maior abundância, agrupados por classe no eixo x e por filo no eixo y. ( $\log_2$  fold change  $\geq 1$  e  $p < 0,05$  calculado pelo teste WALD). .....68
- Figura 15 - Unidades taxonômicas operacionais (OTUs) diferencialmente enriquecidas entre os ciclos 1 e 5 na rizosfera do genótipo Frontana (R) de acordo com a análise diferencial (DESeq2). Pontos representam OTUs diferencialmente enriquecidas que estão em maior abundância, agrupados por classe no eixo x e por filo no eixo y. ( $\log_2$  fold change  $\geq 1$  e  $p < 0,05$  calculado pelo teste WALD). .....69
- Figura 16 - Unidades taxonômicas operacionais (OTUs) diferencialmente enriquecidas entre os genótipos Frontana e Guamirim de acordo com a análise diferencial (DESeq2) no último ciclo de cultivo. Pontos representam OTUs diferencialmente enriquecidas que estão em maior abundância, agrupados por classe no eixo x e por filo no eixo y. ( $\log_2$  fold change  $\geq 1$  e  $p < 0,05$  calculado pelo teste WALD). .....70
- Figura 17 - Dendrograma de similaridade das amostras de rizosfera do genótipo Frontana nos ciclos 1 e 5 A. Agrupamento de acordo com a composição da comunidade bacteriana considerando as OTUs B. Agrupamento de acordo com o índice de severidade da doença A similaridade foi calculada utilizando-se o índice de correlação de Spearman e o método UPGMA. A

letra indica o fenótipo (F = Frontana), o primeiro número indica o ciclo (ciclos 1 ou 5) e o segundo número indica a repetição (de 1 a 6), por exemplo, a amostra F1.1 significa a repetição 1, do ciclo 1 do genótipo Frontana..... 71

Figura 18 - Heatmap da abundância absoluta de unidades taxonômicas operacionais (OTUs) diferencialmente enriquecidas entre os ciclos 1 e 5 na rizosfera do genótipo Frontana (resistente) . O diagrama de cor no canto esquerdo superior indica o nível de abundância das unidades taxonômicas operacionais (OTUs) OTUs..... 72

Figura 19 - Análise de co-ocorrência de redes de comunidades microbianas de rizosfera do genótipo de trigo A. Frontana (resistente) e B. Guamirim (suscetível) durante ciclos consecutivos de cultivo e com patógeno. Conexões somente para correlações positivas e negativas no intervalo de  $< -0,9$  (correlações negativas) a  $> 0,9$  (correlações positivas) e estatisticamente significativa a nível de  $p < 0,01$ , O tamanho do nó é proporcional ao número de conexões que ele faz (grau). As cores representam os filios (com base no 16S rRNA)..... 75

Figura 20 - Análise de co-ocorrência de redes de comunidades microbianas de rizosfera do genótipo de trigo bulk soil durante ciclos consecutivos de cultivo e com patógeno. Conexões somente para correlações positivas e negativas no intervalo de  $< -0,9$  (correlações negativas) a  $> 0,9$  (correlações positivas) e estatisticamente significativa a nível de  $p < 0,01$ , O tamanho do nó é proporcional ao número de conexões que ele faz (grau). As cores representam os filios (com base no 16S rRNA)..... 76

Figura 21 - Índice de severidade da doença no genótipo Frontana (R) em solo previamente cultivado com Frontana (barra na cor vermelho escuro), Frontana (resistente) em solo previamente cultivado o genótipo Guamirim (S) (barra na cor azul escuro), Frontana (resistente) em solo não cultivado durante os ciclos bulk soil (barra na cor marrom escuro). Índice de severidade da doença nos tratamentos controle (sem patógeno durante os ciclos) no genótipo Frontana (resistente) em solo previamente cultivado com Frontana (barra na cor vermelho claro), Frontana (resistente) em solo previamente cultivado como genótipo Guamirim (suscetível) (barra na cor azul claro). ..... 77

Figura 22 - Análise de co-ocorrência de redes de comunidades microbianas de rizosfera do genótipo de trigo A. Frontana (resistente) cultivado nos solos

de Guamirim (suscetível) (com patógeno), Frontana (resistente) (com patógeno) e bulk Soil (inoculado somente neste ciclo) inoculados patógeno em todos os ciclos B. Frontana (resistente) cultivado nos solos de Guamirim (suscetível) (sem patógeno), Frontana (resistente) (sem patógeno) e bulk soil (inoculado e cultivado somente neste ciclo) inoculados apenas neste ciclo. Conexões somente para correlações positivas e negativas estatisticamente significativa a nível de  $p < 0,01$ . O tamanho do nó é proporcional ao número de conexões que ele faz (grau). As cores representam os filios (com base no 16S rRNA). .....79

Figura 23 - Diagrama de Venn representando graficamente os metabólitos compartilhados e exclusivos na rizosfera do trigo na parte superior das figuras e representação gráfica do número total de metabólitos observados em cada tratamento na parte inferior das figuras A. Frontana (resistente) em solo previamente cultivado o genótipo Guamirim (S) (sem patógeno), Frontana (resistente) em solo não cultivado durante os ciclos bulk soil. B. Genótipo Frontana (R) em solo previamente cultivado com Frontana (R) (com patógeno) e Frontana (resistente) em solo não cultivado durante os ciclos bulk soil.....80

Figura 24 - Análise componente principal (PCA) de metabólitos totais do solo. A. Comparação entre Frontana (resistente) em solo não cultivado durante os ciclos *bulk soil* e Frontana (resistente) em solo previamente cultivado o genótipo Guamirim (S) (sem patógeno) B. Comparação entre Frontana (resistente) em solo não cultivado durante os ciclos *bulk soil* e Genótipo Frontana (R) em solo previamente cultivado com Frontana (R) (com patógeno) C. Solo não cultivado durante os ciclos *bulk soil* e Frontana (resistente) em solo não cultivado durante os ciclos *bulk soil* D. Solo não cultivado durante os ciclos *bulk soil* e Frontana (resistente) em solo previamente cultivado o genótipo Guamirim (S) (sem patógeno).....84



## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	<b>23</b>
<b>2</b>	<b>REVISÃO DE LITERATURA</b> .....	<b>26</b>
2.1	Microbioma da rizosfera .....	27
2.2	Dinâmica do microbioma da rizosfera durante a infecção por patógenos do solo.....	28
2.3	Supressividade a patógenos de solo .....	30
2.4	Mecanismos funcionais da microbiota da rizosfera no processo de defesa de plantas contra patógenos .....	32
2.5	Manipulação do microbioma da rizosfera para recrutamento de comunidades residentes benéficas.....	35
<b>3</b>	<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	<b>42</b>
3.1	Avaliação da resistência dos genótipos de trigo a <i>Bipolaris sorokiniana</i> .....	42
3.1.1	Determinação do índice de severidade da doença causada por <i>B. sorokiniana</i> em genótipos de trigo .....	46
3.1.2	Correlação entre o índice de severidade da doença e a estrutura da comunidade bacteriana da rizosfera de genótipos de trigos .....	46
3.2	Análise da comunidade bacteriana da rizosfera de genótipos de trigo susceptíveis e resistentes ao patógeno <i>Bipolaris sorokiniana</i> ao longo de cultivos sucessivos.....	47
3.3	Avaliação da comunidade bacteriana da rizosfera por meio do sequenciamento parcial do gene 16S rRNA .....	51
3.4	Análise de metabólitos da rizosfera de trigo durante a infecção do patógeno.....	53
<b>4</b>	<b>RESULTADOS</b> .....	<b>55</b>
4.1	Seleção de genótipos de trigo com base na avaliação do índice de severidade da doença causada por <i>Bipolaris sorokiniana</i> .....	55
4.1.1	Correlação da estrutura da comunidade bacteriana da rizosfera de genótipos de trigos com o índice de severidade da doença causada por <i>Bipolaris sorokiniana</i> .....	56
4.2	Índice de severidade da doença (ISD) dos genótipos resistentes e suscetíveis a <i>Bipolaris sorokiniana</i> ao longo dos ciclos de cultivo. ....	59
4.3	Dinâmica do patógeno no solo .....	61
4.4	Dinâmica da comunidade rizobacteriana de genótipos de trigo durante ciclos consecutivos de cultivo na presença de <i>Bipolaris sorokiniana</i> . ....	62
<b>4.4.1</b>	<b>Alpha Diversidade</b> .....	<b>62</b>
4.4.2	Beta diversidade .....	65
4.5	Táxons diferencialmente enriquecidos na rizosfera dos genótipos de trigo...68	
4.6	Análise de <i>network</i> do microbioma da rizosfera.....	72



4.7	Ensaio de troca de solo (prova de conceito) - índice de severidade da doença do genótipo Frontana cultivado em diferentes solos obtidos nos ensaios de ciclos .....	76
4.7.1	Estrutura de <i>networks</i> do microbioma da rizosfera .....	78
4.7.2	Análise de metabólitos do solo .....	80
<b>5</b>	<b>DISCUSSÃO</b> .....	<b>83</b>
5.1	Comparação da comunidade bacteriana rizosférica de genótipos de trigo resistentes e suscetíveis a <i>Bipolaris sorokiniana</i> .....	83
5.2	Indução de supressividade com sucessivos ciclos de cultivo de genótipos de trigo resistentes e suscetíveis a <i>Bipolaris sorokiniana</i> .....	84
5.2.1	Dinâmica da comunidade de rizobactérias em genótipos de trigo resistentes e suscetíveis na presença de <i>Bipolaris sorokiniana</i> .....	85
5.2.2	Padrões de co-ocorrência do microbioma da rizosfera de trigos resistentes e suscetíveis a <i>B. sorokiniana</i> em sistema de monocultivo.....	89
5.3	Manipulação do microbioma da rizosfera de trigo para indução de supressão ao patógeno de solo <i>Bipolaris sorokiniana</i> .....	91
5.4	Exsudação de metabólitos na rizosfera durante a infecção do patógeno ....	92
<b>6</b>	<b>CONCLUSÃO</b> .....	<b>94</b>
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	<b>95</b>
	<b>APÊNDICE A - INFORMAÇÕES COMPLEMENTARES</b> .....	<b>111</b>

## 1 INTRODUÇÃO

As plantas coevoluíram simbioticamente com microrganismos resultando em estratégias nas quais a planta hospedeira usa funções do microbioma associado para enfrentar estresses bióticos e abióticos (GOPAL; GUPTA, 2016). O solo é um dos ecossistemas microbianos mais ricos da terra e um ambiente altamente complexo e dinâmico (GANS; WOLINSKY; DUNBAR, 2005), sendo o banco de diversidade microbiana a partir do qual uma planta seleciona seu microbioma para atender às suas necessidades nutricionais, de defesa e para seu desenvolvimento (GOPAL; GUPTA, 2016). Cada grama de solo na rizosfera pode conter bilhões de microrganismos que compreendem milhares de espécies (BULGARELLI et al., 2015a; PHILIPPOT et al., 2013). Essas comunidades microbianas interagem diretamente com o hospedeiro, afetando o sistema de defesa (RONALD; SHIRASU, 2012; VAN WEES; VAN DER ENT; PIETERSE, 2008), assim como a abundância de patógenos neste ambiente (BERENDSEN; PIETERSE; BAKKER, 2012).

O microbioma associado à rizosfera e sua relação com a fitossanidade e defesa das plantas, principalmente para redução dos efeitos deletérios causados pelo sistema agrícola (BERENDSEN; PIETERSE; BAKKER, 2012), está sendo explorado nas últimas décadas pelos pesquisadores. O sistema inato de defesa das plantas tem o potencial de modificar o microbioma na rizosfera recrutando microrganismos benéficos ou ativamente reprimindo a proliferação de patógenos. Essa microbiota é considerada a primeira linha de defesa das plantas contra a invasão de patógenos (CHAPARRO et al., 2012; MENDES; GARBEVA; RAAIJMAKERS, 2013). Essa capacidade da comunidade microbiana do solo de prevenir o estabelecimento de patógenos ou inibir suas atividades foi relatado em outros estudos e o fenômeno é conhecido como supressividade do solo (MENDES et al., 2011; GÓMEZ EXPÓSITO, 2017). Um fenômeno de importância fundamental que está correlacionado com as mudanças no perfil do microbioma da rizosfera por meio do enriquecimento de taxas microbianas específicas (CARRIÓN et al., 2019; CHA et al., 2016; MENDES et al., 2011).

A forma com que as complexas interações entre plantas, seus patógenos e a comunidade microbiana do solo influencia o desenvolvimento da doença, sob

condições naturais de cultivo, ainda é pouco compreendida (WEI et al., 2019). É reconhecido que a invasão por fungos fitopatogênicos altera a estrutura da rizosfera e, direta ou indiretamente, induz respostas de estresse nessas comunidades, ativando características antagônicas que levam ao controle do patógeno (CHAPELLE et al., 2016), ou que no caso de espécies de plantas resistentes a doença, em um primeiro momento podem recrutar aliados bacterianos benéficos para se protegerem de infecções (KWAK et al., 2018; MENDES et al., 2017). Porém, é fundamental saber até que ponto a composição e funcionamento inicial do microbioma determina a variação na incidência de doenças nas plantas (WEI et al., 2019) e realmente identificar o impacto do microbioma da rizosfera na proteção de plantas. A partir deste conhecimento, será possível entender quais fatores são necessários combinar para criar comunidades microbianas da rizosfera mais diversificadas e benéficas às plantas, restaurando a resistência em solos afetados por doenças (CHAPARRO et al., 2012). Neste aspecto, o papel das interações, não somente entre isolados mas também para as comunidades da rizosfera, poderá possibilitar o manejo ou manipulação do microbioma a fim de aumentar a produtividade das culturas (FARRAR; BRYANT; COPE-SELBY, 2014).

Compreender o microbioma da rizosfera é uma grande promessa para a promoção de uma agricultura mais sustentável, principalmente pela capacidade natural das plantas em recrutar microrganismos benéficos que atuam direta e indiretamente contra patógenos (BERENDSEN; PIETERSE; BAKKER, 2012; MENDES; GARBEVA; RAAIJMAKERS, 2013). Apesar da crescente demanda por estudos envolvendo os microrganismos da rizosfera e o processo de defesa das plantas, pouco se conhece sobre os mecanismos que governam a modulação do microbioma da rizosfera como a primeira linha de defesa da planta.

Para que o microbioma da rizosfera possa se tornar uma abordagem no controle de doenças de plantas é preciso identificar os fatores que favorecem tal condição. Para isso, serão necessárias pesquisas que, além de determinar a composição de forma descritiva, sejam capazes de avaliar as possibilidades de manejo dessas comunidades em prol das culturas agrícolas. Neste estudo foi proposto que genótipos de trigo suscetíveis e resistentes ao patógeno *Bipolaris sorokiniana*, causador de podridão das raízes em trigo, recrutariam um

microbioma da rizosfera distinto e estes microrganismos teriam papel importante na interação hospedeiro x patógeno favorecendo as plantas em relação ao processo de defesa contra doenças. Assumindo que as plantas dependem, ao menos em parte, do microbioma da rizosfera para se defenderem de fitopatógenos habitantes do solo foi investigada a dinâmica da comunidade bacteriana rizosférica de genótipos de trigo suscetíveis e resistentes e sua capacidade em promover a redução da doença de plantas trigo causada por *B. sorokiniana*.

Os objetivos do estudo foram avaliar a capacidade de estruturação da comunidade bacteriana da rizosfera de diferentes genótipos de trigo, incluindo materiais ancestrais e domesticados contrastantes em relação a resistência ao patógeno *Bipolaris sorokiniana* e correlacionar a estrutura da comunidade com os níveis de resistência à infecção por esse patógeno. Foram consideradas as seguintes questões científicas: (1) Qual a dinâmica da comunidade bacteriana durante a invasão da rizosfera de trigo por *B. sorokiniana*? (2) Quais são as diferenças taxonômicas entre microbiomas da rizosfera de genótipos resistentes e suscetíveis? (3) Quais as mudanças na montagem da comunidade bacteriana da rizosfera durante o monocultivo e indução da supressão da doença? e (4) Quais microrganismos estão correlacionados com o processo de defesa ao patógeno *B. sorokiniana*?

eficiente da proteção de doenças mediada pelo microbioma (VANNIER; AGLER; HACQUARD, 2019)

### **5.2.2 Padrões de co-ocorrência do microbioma da rizosfera de trigos resistentes e suscetíveis a *B. sorokiniana* em sistema de monocultivo**

O ecossistema microbiano existe como uma rede dinâmica de interações entre microrganismos que gera uma complexa rede de metabolismos interconectados (FAUST; RAES, 2012). A co-ocorrência dentro das redes de interações pode ter uma influência positiva, negativa ou ser neutra sobre as espécies envolvidas. Quando o patógeno consegue ultrapassar a barreira de defesa, ele pode invadir a rede microbiana e afetar de forma negativa o desenvolvimento da planta (VAN DER HEIJDEN; HARTMANN, 2016). Assim, a identificação dos atributos da comunidade subjacente que interage com a alta diversidade de espécies no solo pode explicar a resistência da comunidade bacteriana às invasões de patógenos (WEI et al., 2015).

Nesse trabalho, a visualização da estrutura da comunidade da rizosfera, por meio da análise de *network*, permitiu observar em sistemas onde há a presença do patógeno por meio de inoculação a comunidade bacteriana se torna mais complexa, modular e com maior número de conexões (Figura 19A e B). Alguns autores consideram que a modularidade pode ter ação de conter o impacto das perturbações dentro de compartimentos (KOKKORIS et al., 2010) e que a alta conectividade dentro das comunidades de rizosfera pode diminuir o sucesso da invasão de patógenos quando a competição por recursos for eficiente (CASE, 1990; KENNEDY et al., 2002; VAN ELSAS et al., 2012). O aumento na complexidade da *network* do genótipo resistente (Frontana) foi ainda maior em relação ao genótipo suscetível (Guamirim) como já observado em outro estudo com feijão resistente e suscetível ao patógeno *Fusarium oxysporum* (MENDES et al., 2017). No genótipo resistente (Frontana) foi observado que o número de interações positivas reduziu no decorrer dos ciclos enquanto as relações negativas aumentaram até o momento em que o número de interações positivas e negativas praticamente se igualaram (Tabela 3). Para o genótipo suscetível (Guamirim) os números de interações positivas sempre foram maiores que das negativas. As interações positivas podem ocorrer devido à produção de moléculas usadas pelo próprio microrganismo e outros microrganismos do

ambiente, co-colonização, sobreposição de nicho ou outras razões, enquanto a negativa pode resultar de amensalismo, interação presa-predador, competição dentre outros (FAUST; RAES, 2012). Apesar do genótipo resistente (Frontana) apresentar uma rede mais conectada (Tabela 3), foi observado que o patógeno ainda obteve sucesso na invasão. Neste caso, a alta conectividade pode ter favorecido a invasão de patógenos por meio da competição intensa por recursos entre membros das próprias comunidades benéficas da rizosfera do que entre elas e os patógeno invasor (WEI et al., 2015). Para reduzir o sucesso da invasão do patógeno, a alta conectividade dentro das comunidades da rizosfera deve gerar um consumo geralmente mais eficiente de recursos e, conseqüentemente, a um aumento da concorrência (CASE, 1990; KENNEDY et al., 2002; VAN ELSAS et al., 2012).

Potencialmente existem espécies chave que desempenham um papel fundamental dentro destas redes microbianas, pois podem interagir com muitos outros táxons microbianos, além de ter um efeito regulador sobre seu ambiente e outros membros da comunidade (VAN DER HEIJDEN; HARTMANN, 2016). Com os dados dos atributos topológicos, é possível identificar quais as espécies que possuem posições topológicas importantes na *network* (TOJU et al., 2018). A centralidade da rede, atributo que permite acessar esses táxons, identificou para Frontana (resistente) famílias importantes no controle de patógenos habitantes do solo como *Streptomyceae* e *Bacillaceae* (Figura 19A). Para o genótipo Guamirim o destaque foi para família *Bradyrhizobiaceae* (Figura 19B), composta por importantes microrganismos fixadores de nitrogênio (SOUZA et al., 2014) e para as *Pseudonocardiceae* onde são microrganismos conhecidos por serem importantes produtores de antibióticos (LAZZARINI et al., 2000). Interações antagônicas entre microrganismos podem produzir compostos químicos como antibióticos que podem afetar a biota no solo, incluindo patógenos (GARBEVA et al., 2011; VAN DER VOORT et al., 2016). As bactérias podem inibir e impedir a invasão em seus nichos por meio de competição por interferência, liberando toxinas ou antibióticos, que criam zonas inóspitas para os concorrentes (STUBBENDIECK; STRAIGHT, 2016). Neste caso, se o invasor for particularmente sensível às toxinas produzidas pela comunidade

residente, espera-se interferência no processo de competição mediada por antibióticos que restrinjam as invasões (THORPE et al., 2009).

Em uma visualização geral, a análise de *network* fornece caracterização de táxons com associações diretas importantes na supressão de doenças ou expressão de resistência de hospedeiros vegetais (POUDEL et al., 2016). Sumarizando, os resultados de *network* deste estudo indicaram que sob pressão de cultivo e na presença do patógeno, ocorreu uma maior reestruturação da rede da comunidade bacteriana rizosférica no genótipo resistente, tornando a sua rede mais complexa (Tabela 3). Para o genótipo suscetível Guamirim foi possível observar menores oscilações nos valores dos atributos topológicos, mantendo sua rede estável com poucas alterações, sugerindo que a comunidade bacteriana neste genótipo pode estar mais adaptada a perturbações ambientais. Os efeitos das interações sobre a estabilidade da rede microbiana têm potencial de elevar a resistência à invasão do patógeno (McCANN, 2000). A maior diversidade pode aumentar a funcionalidade das comunidades, por exemplo, pode gerar maior resistência às invasões, pois algumas interações tróficas estabilizam interações competitivas dominantes na comunidade (PAINE, 1984). Neste trabalho a análise de *network* forneceu informações adicionais sobre a ecologia da comunidade microbiana que não podem ser obtidas pelas abordagens analíticas tradicionais (FREILICH et al., 2010). O conjunto de dados observados nesta pesquisa poderá ser base de futuras investigações sobre possíveis aplicações ecológicas da co-ocorrência, como por exemplo, descrever a ampla gama de interações benéficas entre microrganismos.

### **5.3 Manipulação do microbioma da rizosfera de trigo para indução de supressão ao patógeno de solo *Bipolaris sorokiniana***

A supressividade pode estar relacionada a microrganismos específicos ou consórcios microbianos que inibem o crescimento e a atividade de patógenos habitantes do solo (MENDES et al., 2011; WELLER et al., 2002). Numerosas pesquisas demonstraram que a supressão específica a patógenos radiculares em solos supressivos de doenças é de origem microbiana (CHA et al., 2016; CHAPELLE et al., 2016; WELLER et al., 2002). A manipulação direta ou indireta das comunidades microbianas rizosféricas pode melhorar a saúde e a produtividade das culturas

agrícolas (BENDER; WAGG; VAN DER HEIJDEN, 2016; BERG; SMALLA, 2009; COMPANT; CLÉMENT; SESSITSCH, 2010; SINGH; GILL; TUTEJA, 2011).

Nesta perspectiva, trabalhos recentes sugerem que a proteção das plantas poderia ser transferida para a próxima geração de plantas via transplante de solo (KWAK et al., 2018; WEI et al., 2019). Para investigar essa afirmação foi realizado um ensaio de prova de conceito com troca de solo. Foi observada a proteção das plantas pela comunidade microbiana por meio da redução da doença nas plantas do genótipo Frontana (resistente) cultivadas no solo enriquecido com o microbioma de Guamirim (suscetível), Guamirim (suscetível) controle e também no *bulk soil* (Figura 21). Estudos relataram a redução de doença por meio do cultivo de plantas em solos considerados supressivos (KWAK et al., 2018; MENDES et al 2011), revelando a ocorrência de supressão natural devido a alta abundância de diversos táxons ou grupos funcionais de microrganismos correspondentes à proteção contra doenças (CHAPELLE et al., 2016; MENDES et al. 2011). Neste estudo, a visualização da comunidade por meio da rede de co-ocorrência (*network*) indicou para o tratamento Frontana (resistente) – Frontana (resistente) a presença de bactérias fitopatogênicas (*Xanthomonadaceae*) e também famílias de grupos taxonômicos associados com a rizosfera de plantas doentes (*Flavobacteriaceae*) (Figura 22A) (YIN et al., 2013). Em contrapartida, no genótipo Frontana (resistente) – Guamirim (suscetível), principalmente famílias citadas por seu papel potencial na proteção contra patógenos habitantes do solo (*Chitinophagaceae*) e famílias formadas por espécies bacterianas com diferentes funções metabólicas (*Rhodospirillaceae*) (BALDANI et al., 2014).

#### **5.4 Exsudação de metabólitos na rizosfera durante a infecção do patógeno**

A produção de metabólitos antimicrobianos tem papel importante na capacidade adaptativa dos microrganismos (BERLEMAN; KIRBY, 2009). A competição entre espécies, por exemplo, é frequentemente mediada por metabólitos bioativos sintetizados pelos organismos competidores (STUBBENDIECK; STRAIGHT, 2016). Foi observada a produção de uma maior quantidade de metabólitos exclusivos na rizosfera que no *bulk soil*, e quando comparadas as rizosferas com a inoculação do patógeno, o maior número de metabólitos foi observado no tratamento onde o patógeno foi introduzido pela primeira vez (Figura 23). Na presença do patógeno, o



aumento da diversidade do perfil de exsudatos pode ser crucial para a supressão de doenças, pois pode aumentar a produção de metabólitos antifúngicos (JOUSSET et al., 2014). Diversas pesquisas indicam que metabólitos, incluindo antibióticos, enzimas e voláteis, que são produzidos por bactérias do solo e de plantas, são essenciais na supressão de fitopatógenos vegetais (HAAS; DÉFAGO, 2005; LUGTENBERG; KAMILOVA, 2009; RAAIJMAKERS; VLAMI; DE SOUZA, 2002). Evidências mostram que o perfil de exsudação das plantas é importante e também pode mudar rapidamente em resposta à infecção por patógenos e iniciar a síntese de metabólitos defensivos para suprimir os patógenos (LANOUE et al., 2010). No presente estudo, a análise de metabólitos totais foi realizada de forma preliminar com a intenção de observar a influência inicial das variáveis estudadas sobre a produção metabólica do solo. Desta forma, o próximo passo seria a identificação das substâncias encontradas na rizosfera e o seu potencial no processo de defesa contra patógenos. Os resultados metabolômicos desta pesquisa vão ao encontro com outras observações anteriores para composição da microbiota da rizosfera e padrões de co-ocorrência que indicaram a presença de famílias produtoras de antibióticos na rizosfera do genótipo Guamirim (Figura). Esses resultados reforçam a hipótese do trabalho de que genótipos de trigo suscetíveis e resistentes ao patógeno *B. sorokiniana* recrutam um microbioma distinto e que isso teria impacto no processo de defesa da planta contra patógenos.

## REFERÊNCIAS

- ABBASI, P. A.; CONN, K. L.; LAZAROVITS, G. Suppression of Rhizoctonia and Pythium damping-off of radish and cucumber seedlings by addition of fish emulsion to peat mix or soil. **Canadian Journal of Plant Pathology-Revue Canadienne De Phytopathologie**, v. 26, n. 2, p. 177–187, 2004.
- ALABOUVETTE, C. Fusarium wilt suppressive soils: an example of disease-suppressive soils. **Australasian Plant Pathology**, v. 28, n. 1, p. 57, 1999.
- ANDERSON, M. J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. **Austral Ecology**, v. 26, n. 1, p. 32–46, 2001.
- ANDREW, D. R. et al. Abiotic factors shape microbial diversity in sonoran desert soils. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 78, n. 21, p. 7527–7537, 2012.
- ANDREWS, J. H. Biological Control in the Phyllosphere. **Annual Review of Phytopathology**, v. 30, n. 1, p. 603–635, 1992.
- ARAUJO, R. et al. Decoding wheat endosphere – rhizosphere microbiomes in rhizoctonia solani – infested soils challenged by streptomyces biocontrol agents. v. 10, n. 1038, p. 1–13, 2019.
- ARMOUGOM, F.; RAOULT, D. Exploring microbial diversity using 16S rRNA High-throughput methods. **Journal of Computer Science & Systems Biology**, v. 02, n. 01, p. 074–092, 2009.
- ARONESTY, E. ea-utils : Command-line tools for processing biological sequencing data. **Expression Analysis, Durham**, p. 2, 2011.
- ARSENEAULT, T.; GOYER, C.; FILION, M. *Pseudomonas fluorescens* LBUM223 Increases Potato Yield and Reduces Common Scab Symptoms in the Field. **Phytopathology**, v. 105, n. 10, p. 1311–1317, 2015.
- BADRI, D. V et al. Application of natural blends of phytochemicals derived from the root exudates of *Arabidopsis* to the soil reveal that phenolic-related compounds predominantly modulate the soil microbiome. **The Journal of biological chemistry**, v. 288, n. 7, p. 4502–4512, 2013.
- BAIS, H. P. et al. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. **Annual Review of Plant Biology**, v. 57, n. 1, p. 233–266, jun. 2006.
- BAKER, K.; COOK, R. J. Biological control of plant pathogens. **San Francisco: W.H. Freeman and Company**, p. 433, 1974.
- BAKKER, M. G. et al. Harnessing the rhizosphere microbiome through plant breeding and agricultural management. **Plant and Soil**, v. 360, n. 1–2, p. 1–13, 2012.
- BALDANI, I. et al. The family *Rhodospirillaceae*. In: ROSENBERG, E. et al. (Eds.). . **The Prokaryotes**. Springer, 2014. p. 533–618.
- BASTIAN, M.; HEYMANN, S.; JACOMY, M. Gephi: An Open Source Software for

Exploring and Manipulating Networks. **Third International AAAI Conference on Weblogs and Social Media**, p. 361–362, 2009.

BATEMAN, G. L. The contribution of ground-level inoculum of *Fusarium culmorum* to ear blight of winter wheat. **Plant Pathology**, v. 54, n. 3, p. 299–307, 2005.

BENDER, S. F.; WAGG, C.; VAN DER HEIJDEN, M. G. A. An underground revolution: Biodiversity and soil ecological engineering for agricultural sustainability. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 31, n. 6, p. 440–452, 2016.

BENJAMINI, Y.; HOCHBERG, Y. Benjamini-1995 **Journal of the Royal Statistical Society B**, v. 57, n. 1, p. 289–300, 1995.

BERENDSEN, R. L. et al. Disease-induced assemblage of a plant-beneficial bacterial consortium. **ISME Journal**, v. 12, n. 6, p. 1496–1507, 2018.

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.

BERG, G. et al. Plant-dependent genotypic and phenotypic diversity of antagonistic rhizobacteria isolated from different *Verticillium* host plants. v. 68, n. 7, p. 3328–3338, 2002.

BERG, G. Plant-microbe interactions promoting plant growth and health: Perspectives for controlled use of microorganisms in agriculture. **Applied Microbiology and Biotechnology**, v. 84, n. 1, p. 11–18, 2009.

BERG, G.; SMALLA, K. Plant species and soil type cooperatively shape the structure and function of microbial communities in the rhizosphere. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 68, n. 1, p. 1–13, 2009.

BERLEMAN, J. E.; KIRBY, J. R. Deciphering the hunting strategy of a bacterial wolfpack. **FEMS Microbiology Reviews**, v. 33, n. 5, p. 942–957, 2009.

BETTIOL, W. et al. Supressividade a fitopatógenos habitantes do solo. In: BETTIOL, W.; MORANDI, M. A. B. (Eds.). **Biocontrole de doenças de plantas: uso e perspectivas**. 2009.p. 183–205.

BETTIOL, W.; GHINI, R. Solos supressivos. In: MICHEREFF, F.; ANDRADE, D. E. G. T.; MENEZES, M. (Eds.). **Ecologia e Manejo de Patógenos Radiculares em Solos Tropicais**. Universitária da Universidade Federal Rural de Pernambuco., 2005. p. 125–152.

BLOEMBERG, G. V; LUGTENBERG, B. J. Molecular basis of plant growth promotion and biocontrol by rhizobacteria. **Current opinion in plant biology**, v. 4, n. 4, p. 343–50, 2001.

BÖHM, H. et al. Immune receptor complexes at the plant cell surface. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 20, p. 47–54, 2014.

BONANOMI, G. et al. Suppression of soilborne fungal diseases with organic amendments. **Journal of Plant Pathology**, v. 89, n. 3, p. 311–324, 2007.

- BOUFFAUD, M. L. et al. Root microbiome relates to plant host evolution in maize and other Poaceae. **Environmental Microbiology**, v. 16, n. 9, p. 2804–2814, 2014.
- BOUWMAN, A. F.; BEUSEN, A. H. W.; BILLEN, G. Human alteration of the global nitrogen and phosphorus soil balances for the period 1970-2050. **Global Biogeochemical Cycles**, v. 23, p. 1–16, 2009.
- BRESOLIN, J. D. et al. Structure and composition of bacterial and fungal community in soil under soybean monoculture in the Brazilian cerrado. **Brazilian Journal of Microbiology**, v. 41, p. 391–403, 2010.
- BRUEHL, G. W. **Soilborne plant pathogens**. Macmillan Publishing Company, 1987.
- BULGARELLI, D. et al. Structure and Functions of the Bacterial Microbiota of Plants. **Annual Review of Plant Biology**, v. 64, n. 1, p. 807–838, 2013.
- BULGARELLI, D. et al. Structure and function of the bacterial root microbiota in wild and domesticated barley. p. 392–403, 2015a.
- BULGARELLI, D. et al. Structure and function of the bacterial root microbiota in wild and domesticated barley. **Cell Host and Microbe**, v. 17, n. 3, p. 392–403, 2015b.
- CALVO, P. et al. Effect of microbial-based inoculants on nutrient concentrations and early root morphology of corn (*Zea mays*). **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**, v. 180, n. 5, p. 56–70, 2017.
- CAO, Y. et al. *Bacillus subtilis* SQR 9 can control *Fusarium* wilt in cucumber by colonizing plant roots. **Biology and Fertility of Soils**, v. 47, n. 5, p. 495–506, 2011.
- CAPORASO, J. G. et al. QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data. **Nature methods**, v. 7, n. 5, p. 335–6, 2010.
- CARRIÓN, V. J. et al. Pathogen-induced activation of disease-suppressive functions in the endophytic root microbiome. **Science**, v. 366, p. 606–612, 2019.
- CASE, T. J. Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 87, n. 24, p. 9610–4, 1990.
- CHA, J. et al. Microbial and biochemical basis of a *Fusarium* wilt-suppressive soil. v. 10, p. 119–129, 2016.
- CHANDRASHEKARA, C. et al. Suppressive Soils in Plant Disease Management. In: SINGH, V. K.; SINGH, Y.; SINGH, A. (Eds.). **Eco-friendly Innovative Approaches in Plant Disease Management**. International Book Distributors, 2012. p. 241–256.
- CHAPARRO, J. M. et al. Manipulating the soil microbiome to increase soil health and plant fertility. **Biology and Fertility of Soils**, v. 48, n. 5, p. 489–499, 2012.
- CHAPARRO, J. M.; BADRI, D. V.; VIVANCO, J. M. Rhizosphere microbiome assemblage is affected by plant development. **The ISME Journal**, v. 8, n. 4, p. 790–803, 2014.
- CHAPELLE, E. et al. Fungal invasion of the rhizosphere microbiome. **ISME Journal**,

v. 10, n. 1, p. 265–268, 2016.

COMPANT, S. et al. Use of plant growth-promoting bacteria for biocontrol of plant diseases: principles, mechanisms of action, and future prospects. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 71, n. 9, p. 4951–4959, 2005.

COMPANT, S. et al. A review on the plant microbiome: Ecology, functions, and emerging trends in microbial application. **Journal of advanced research**, v. 19, p. 29–37, 2019.

COMPANT, S.; CLÉMENT, C.; SESSITSCH, A. Plant growth-promoting bacteria in the rhizo- and endosphere of plants: Their role, colonization, mechanisms involved and prospects for utilization. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 42, n. 5, p. 669–678, 2010.

COOK, R. J. Toward cropping systems that enhance productivity and sustainability. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 103, n. 49, p. 18389–94, 2006.

COYTE, K. Z.; SCHLUTER, J.; FOSTER, K. R. The ecology of the microbiome: Networks, competition, and stability. **Science**, v. 350, n. 6261, p. 663–666, 2015.

CROTEAU, G. .; ZIBILSKE, L. . Influence of papermill processing residuals on saprophytic growth and disease caused by *Rhizoctonia solani*. **Applied Soil Ecology**, v. 10, n. 1–2, p. 103–115, 1998.

CSARDI G, N. T. The igraph software package for complex network research. **InterJournal**, v. Complex Sy, p. 1695, 2006.

CUNHA, G.R.; BACALTCHUK, B.; BISOTTO, V. Trigo, 500 Anos no Brasil. **Embrapa**, 1999.

DEUNER, C. C. et al. Resistência de cultivares de trigo à giberela mediante inoculação artificial em espiguetas. **Summa Phytopathologica**, v. 41, n. 3, p. 202–206, 2015.

DINI-ANDREOTE, F. et al. Dynamics of bacterial community succession in a salt marsh chronosequence: evidences for temporal niche partitioning. **The ISME Journal**, v. 8, n. 10, p. 1989–2001, 2014.

DIXON, P. VEGAN, A package of R functions for community ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 14, n. 6, p. 927–930, 2013.

DO AMARAL, F. P. et al. Differential growth responses of *Brachypodium distachyon* genotypes to inoculation with plant growth promoting rhizobacteria. **Plant Molecular Biology**, v. 90, n. 6, p. 689–697, 2016.

DOBBELAERE, S.; VANDERLEYDEN, J.; OKON, Y. Plant growth-promoting effects of *Diazotrophs* in the rhizosphere. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v. 22, n. 2, p. 107–149, 2003.

DOORNBOS, R. F.; LOON, L. C. VAN. Impact of root exudates and plant defense signaling on bacterial communities in the rhizosphere . A review. **Agronomy for Sustainable Development**, v. 32, n. 1, p. 227–243, 2012.

- DUFFY, B. K.; SIMON, A.; WELLER, D. M. Combination of *Trichoderma koningii* with fluorescent pseudomonads for control of take-all on wheat. **Phytopathology**, v. 86, n. 2, p. 188–194, 1996.
- EDGAR, R. C. Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST. **Bioinformatics**, v. 26, n. 19, p. 2460–2461, 2010.
- EICHORST, S. A.; KUSKE, C. R.; SCHMIDT, T. M. Influence of plant polymers on the distribution and cultivation of bacteria in the phylum Acidobacteria. **Applied and environmental microbiology**, v. 77, n. 2, p. 586–96, 2011.
- EL-HASSAN, S. A.; GOWEN, S. R. Formulation and delivery of the bacterial antagonist *Bacillus subtilis* for management of lentil vascular wilt caused by *Fusarium oxysporum* f. sp. *lentis*. **Journal of Phytopathology**, v. 154, n. 3, p. 148–155, 2006.
- ELAD, Y. et al. The biochar effect: plant resistance to biotic stresses. **Phytopathologia Mediterranea**, v. 50, n. 3, p. 335–349, 2012.
- EMMERT, E. A. .; HANDELSMAN, J. Biocontrol of plant disease: a (Gram-) positive perspective. **FEMS Microbiology Letters**, v. 171, n. 1, p. 1–9, 1999.
- FARRAR, K.; BRYANT, D.; COPE-SELBY, N. Understanding and engineering beneficial plant-microbe interactions: plant growth promotion in energy crops. **Plant Biotechnology Journal**, v. 12, n. 9, p. 1193–1206, 2014.
- FAUST, K.; RAES, J. Microbial interactions: From networks to models. **Nature Reviews Microbiology**, v. 10, n. 8, p. 538–550, 2012.
- FERREIRA, E. B.; CAVALCANTI, P. P.; NOGUEIRA, D. A. **ExpDes: An R Package for ANOVA and Experimental DesignsR package version 1.1.2**, 2013.
- FIGUEROA, M.; HAMMOND-KOSACK, K. E.; SOLOMON, P. S. A review of plant diseases—a field perspective. **Molecular Plant Pathology**, v. 19, p. 1523–1536, 2017.
- FINKEL, O. M. et al. Understanding and exploiting plant beneficial microbes. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 38, p. 155–163, 2017.
- FOSTER, R. C. The Ultrastructure of the Rhizoplane and Rhizosphere. **Annual Review of Phytopathology**, v. 24, p. 211–234, 1986.
- FREILICH, S. et al. The large-scale organization of the bacterial network of ecological co-occurrence interactions. **Nucleic Acids Research**, v. 38, n. 12, p. 3857–3868, 2010.
- GANS, J.; WOLINSKY, M.; DUNBAR, J. Computational improvements reveal great bacterial diversity and high toxicity in soil. **Science**, v. 309, n. 5739, p. 1387–1390, 2005.
- GARBEVA, P. et al. Fungistasis and general soil biostasis – A new synthesis. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 43, n. 3, p. 469–477, 2011.
- GARBEVA, P.; VAN VEEN, J. A.; VAN ELSAS, J. D. Microbial diversity in soil: Selection of microbial populations by plant and soil type and implications for disease

suppressiveness. **Annual Review of Phytopathology**, v. 42, n. 1, p. 243–270, 2004.

GERMIDA, J.; SICILIANO, S. Taxonomic diversity of bacteria associated with the roots of modern, recent and ancient wheat cultivars. **Biology and Fertility of Soils**, v. 33, n. 5, p. 410–415, 2001.

GHANY, T.M. Fungal leaf spot of maize: pathogen isolation, identification and host biochemical characterization, **Mycopath**, v.10, p. 41–49, 2013.

GLEASON, H. A. The individualistic concept of the plant association. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v. 53, n. 1, p. 7–26, 1926.

GLICK, B. R. Plant growth-promoting bacteria : Mechanisms and applications. **Scientifica**, v. 2012, p. 1–15, 2012.

GOMES, N. C. M. et al. Bacterial diversity of the rhizosphere of maize ( *Zea mays* ) grown in tropical soil studied by temperature gradient gel electrophoresis. **Plant and Soil**, v. 232, p. 167–180, 2001.

GÓMEZ EXPÓSITO, R. **Microbiome dynamics of disease suppressive soils**. Wageningen Universit, 2017.

GOPAL, M.; GUPTA, A. Microbiome selection could spur next-generation plant breeding strategies. **Frontiers in Microbiology**, v. 7, p. 1971, 2016.

GRAYSTON, S. J. et al. Selective influence of plant species on microbial diversity in the rhizosphere. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 30, n. 3, p. 369–378, 1998.

GRUNERT, O. et al. Tomato plants rather than fertilizers drive microbial community structure in horticultural growing media. **Scientific Reports**, v. 9, n. 1, p. 1–15, 2019.

HAAS, D.; DÉFAGO, G. Biological control of soil-borne pathogens by *fluorescent pseudomonads*. **Nature Reviews Microbiology**, v. 3, n. 4, p. 307–319, 2005.

HACQUARD, S. et al. Interplay between innate immunity and the plant microbiota. **Annual Review of Phytopathology**, v. 55, n. 1, p. 565–589, 2017.

HAICHAR, F. EL Z. et al. Plant host habitat and root exudates shape soil bacterial community structure. **The ISME Journal**, v. 2, n. 12, p. 1221–1230, 2008.

HARTMAN, K. et al. Cropping practices manipulate abundance patterns of root and soil microbiome members paving the way to smart farming. **Microbiome**, v. 6, n. 1, p. 1–12, 2018.

HENRY, G.; THONART, P.; ONGENA, M. PAMPs, MAMPs, DAMPs and others: an update on the diversity of plant immunity elicitors. **Biotechnology, Agronomy, Society and Environment**, v.6, p. 257-26, 2012.

HETZLER, J. et al. Interaction between *Cochliobolus sativus* and wheat cultivars. In: SAUNDERS, D. A. (Ed.) Proc. Int. Conf. On Wheat for Non-Traditional Warmer Areas. 1991. p.146-164

HEUN, M. et al. Site of einkorn wheat domestication identified by DNA fingerprinting. **Science**, v.278, p.1312–1314, 1997.

HOREVAJ, P.; MILUS, E. A.; BLUHM, B. H. A real-time qPCR assay to quantify *Fusarium graminearum* biomass in wheat kernels. **Journal of Applied Microbiology**, v. 111, n. 2, p. 396–406, 2011.

HORNE, M. Inter-relationships between *Bipolaris sorokiniana* isolates involved in spot blotch, common root rot and black point in winter cereals. 2015.

HUSTON, M. A General Hypothesis of Species Diversity *The American Naturalist*. **The University of Chicago Press** **The American Society of Naturalists**, v. 113, n.1, 81-101, 1979.

JAMES, J.; BECKER, J. O. Identifying microorganisms involved in specific pathogen suppression in soil. **Annual Review of Phytopathology**, v. 45, n. 1, p. 153–172, 2007.

JANVIER, C. et al. Soil health through soil disease suppression: Which strategy from descriptors to indicators? **Soil Biology and Biochemistry**, v. 39, n. 1, p. 1–23, 2007.

JETIYANON, K. Defensive-related enzyme response in plants treated with a mixture of *Bacillus* strains (IN937a and IN937b) against different pathogens. **Biological Control**, v. 42, n. 2, p. 178–185, 2007.

JONES, J. D. G.; DANGL, J. L. The plant immune system. **Nature**, v. 444, n. 7117, p. 323–329, 2006.

JOSEPH H. CONNELL. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. **Science**, v. 199, n. 4345, p. 1302–1310, 1978.

JOUSSET, A. et al. Biodiversity and species identity shape the antifungal activity of bacterial communities *Ecology*. **Wiley Ecological Society of America**, v. 95, n.5, 2014.

KANAAN, H.; MEDINA, S.; RAVIV, M. The Effects of Soil Solarization and Compost on Soil Suppressiveness against *Fusarium Oxysporum* f. sp. *Melonis*. **Compost Science & Utilization**, v. 25, n. 3, p. 206–210, 2017.

KATIYAR, V.; GOEL, R. Siderophore mediated plant growth promotion at low temperature by mutant of fluorescent pseudomonad. **Plant Growth Regulation**, v. 42, n. 3, p. 239–244, 2004.

KENNEDY, T. A. et al. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. **Nature**, v. 417, n. 6889, p. 636–638, 2002.

KIELAK, A. M. et al. The ecology of *Acidobacteria*: Moving beyond genes and genomes. **Frontiers in Microbiology**, v. 7, n.744, p. 1–16, 2016.

KIERS, E. T. et al. Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. **Science**, v. 333, n. 6044, p. 880–882, 2011.

KIM, D. S.; COOK, R. J.; WELLER, D. M. *Bacillus* sp. L324-92 for biological control of three root diseases of wheat grown with reduced tillage. **Phytopathology**, v. 87, n. 5, p. 551–558, 1997.

KLEIN, E.; KATAN, J.; GAMLIEL, A. Soil suppressiveness to fusarium disease



following organic amendments and solarization. **Plant Disease**, v. 95, n. 9, p. 1116–1123, 2011.

KLEIN, E.; KATAN, J.; GAMLIEL, A. Soil suppressiveness to *Meloidogyne javanica* as induced by organic amendments and solarization in greenhouse crops. **Crop Protection**, v. 39, p. 26–32, 2012.

KOKKORIS, G. D. et al. Variability in interaction strength and implications for biodiversity. **Journal of Animal Ecology**, v. 71, n. 2, p. 362–371, 2010.

KUMAR, M.; ASHRAF, S. Role of *Trichoderma* spp. as a biocontrol agent of fungal plant pathogens. In: **Probiotics and Plant Health**. Springer Singapore, 2017. p. 497–506.

KUMAR, S. et al. Mendelization and fine mapping of a bread wheat spot blotch disease resistance QTL. **Molecular Breeding**, v. 35, p. 1-10, 2015.

KWAK, M. J. et al. Rhizosphere microbiome structure alters to enable wilt resistance in tomato. **Nature Biotechnology**, v. 36, n. 11, p. 1100–1116, 2018.

LAKSHMANAN, V.; SELVARAJ, G.; BAIS, H. P. Functional soil microbiome: belowground solutions to an aboveground problem. **Plant Physiology**, v. 166, n. 2, p. 689–700, 2014.

LANOUE, A. et al. De novo biosynthesis of defense root exudates in response to *Fusarium* attack in barley. **New Phytologist**, v. 185, n. 2, p. 577–588, 2010.

LARKIN, R. P.; GRIFFIN, T. S. Control of soilborne potato diseases using *Brassica* green manures. **Crop Protection**, v. 26, n. 7, p. 1067–1077, 2007.

LAUBER, C. L. et al. Pyrosequencing-based assessment of soil pH as a predictor of soil bacterial community structure at the continental scale. **Applied and environmental microbiology**, v. 75, n. 15, p. 5111–20, 2009.

LAZZARINI, A. et al. Rare genera of actinomycetes as potential producers of new antibiotics. **Antonie van Leeuwenhoek**, v. 78, p. 399–400, 2000.

LEE, S.-H.; KA, J.-O.; CHO, J.-C. Members of the phylum *Acidobacteria* are dominant and metabolically active in rhizosphere soil. **FEMS Microbiology Letters**, v. 285, n. 2, p. 263–269, 2008.

LEFF, J. W. et al. Plant domestication and the assembly of bacterial and fungal communities associated with strains of the common sunflower, *Helianthus annuus*. v. 214, p. 412–423, 2016.

LEMANCEAU, P. et al. Plant communication with associated microbiota in the spermosphere, rhizosphere and phyllosphere. **Advances in Botanical Research**, v. 82, p. 101–133, 2017a.

LEMANCEAU, P. et al. Let the Core Microbiota Be Functional. **Trends in Plant Science**, v. 22, n. 7, p. 583–595, 2017b.

LEON, A. E.; ROSELL, C. M. De tales harinas, tales panes: granos, harinas e productos de panificación en Iberoamerica. **Córdoba:Hugo Baez**, 2007. 480 p.

- LI, L. et al. Diversity enhances agricultural productivity via rhizosphere phosphorus facilitation on phosphorus-deficient soils. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 104, n. 27, p. 11192–11196, 2007.
- LIESACK, W. et al. Microbial diversity in soil: The need for a combined approach using molecular and cultivation techniques. In: ELSAS, J.; TREVORS, J.; WELLINGTON, E. (Eds.). **Modern Soil Microbiology**. p. 375–439.
- LIU, X. et al. Using community analysis to explore bacterial indicators for disease suppression of tobacco bacterial wilt. **Scientific Reports**, v. 6, n. 36773 p. 1–11, 2016.
- LOVE, M. I.; HUBER, W.; ANDERS, S. Moderated estimation of fold change and dispersion for RNA-seq data with DESeq2. **Genome Biology**, v. 15, n. 12, p. 550, 2014.
- LUA, Q.; ZHANGA, J.; CHENA, L. Impact of monoculture of poplar on the rhizosphere microbial communities over time. **Pedosphere**, v. 0160, 2017.
- LU P. et al. Fine genetic mapping of spot blotch resistance gene Sb3 in wheat (*Triticum aestivum*). **Theoretical and Applied Genetics**, v. 129, p. 577–589, 2015.
- LUGTENBERG, B.; KAMILOVA, F. Plant-growth-promoting rhizobacteria. **Annual Review of Microbiology**, v. 63, n. 1, p. 541–556, 2009.
- MANGHWARA, H. et al. Expression analysis of defense related genes in wheat and maize against *Bipolaris sorokiniana*. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, v. 103, p. 36-46, 2018.
- MARILLEY, L.; ARAGNO, M. Phylogenetic diversity of bacterial communities differing in degree of proximity of *Lolium perenne* and *Trifolium repens* roots. **Applied Soil Ecology**, v. 13, n. 1999, p. 127–136, 2007.
- MARQUES, J. M. et al. Plant age and genotype affect the bacterial community composition in the tuber rhizosphere of field-grown sweet potato plants. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 88, n. 2, p. 424–435, 2014.
- MARSCHNER, P. et al. Soil and plant specific effects on bacterial community composition in the rhizosphere. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 33, n. 11, p. 1437–1445, 2001.
- MATUSINSKY, P. et al. Species-specific detection of *Bipolaris sorokiniana* from wheat and barley tissues. **Crop Protection**, v. 29, n. 11, p. 1325–1330, 2010.
- MAVRODI, D. V. et al. Long-term irrigation affects the dynamics and activity of the wheat rhizosphere microbiome. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, p. 1–15, 2018.
- MAYAK, S.; TIROSH, T.; GLICK, B. R. Plant growth-promoting bacteria confer resistance in tomato plants to salt stress. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 42, n. 6, p. 565–572, 2004.
- MAZZOLA, M. Mechanisms of natural soil suppressiveness to soilborne diseases. **Antonie van Leeuwenhoek, International Journal of General and Molecular Microbiology**, v. 81, n. 1–4, p. 557–564, 2002.

- MAZZOLA, M. Manipulation of rhizosphere bacterial communities to induce suppressive soils. **Journal of nematology**, v. 39, n. 3, p. 213–20, 2007.
- MAZZOLA, M.; GU, Y.-H. Wheat genotype-specific induction of soil microbial communities suppressive to disease incited by *Rhizoctonia solani* anastomosis group (AG)-5 and AG-8. **Phytopathology**, v. 92, n. 12, p. 1300–1307, 2002.
- MCCANN, K. S. The diversity–stability debate. **Nature**, v. 405, n. 6783, p. 228–233, 2000.
- MCMILLAN, V. E.; GUTTERIDGE, R. J.; HAMMOND-KOSACK, K. E. Identifying variation in resistance to the take-all fungus, *Gaeumannomyces graminis* var. tritici, between different ancestral and modern wheat species. **BMC plant biology**, v. 14, p. 212, 2014.
- MCMURDIE, P. J.; HOLMES, S. Phyloseq: An R package for reproducible interactive analysis and graphics of microbiome census data. **PLoS ONE**, v. 8, n. 4, p. 1–11, 2013.
- MCNAUGHTON, S. J. Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology. **The American Naturalist**, v. 111, n. 979, p. 515–525, 1977.
- MEHTA, Y.R. Manejo Integrado de Enfermedades del Trigo. **Centro de Investigación Agrícola Tropical (CIAT)**, 1993, 314 p.
- MEHTA, Y.R. et al. Integrated management of major wheat diseases in Brazil: an example for the Southern Cone region of Latin America. **Crop Protection**, v.11, p.517-524, 1992.
- MENDES, L. W. et al. Influence of resistance breeding in common bean on rhizosphere microbiome composition and function. **ISME Journal**, v. 12, n. 1, p. 212–224, 2017.
- MENDES, R. et al. Deciphering the rhizosphere microbiome. v. 332, p. 1097–1100, 2011.
- MENDES, R.; GARBEVA, P.; RAAIJMAKERS, J. M. The rhizosphere microbiome: significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms. v. 37, p. 634–663, 2013.
- MICALLEF, S. A. et al. Influence of *Arabidopsis thaliana* accessions on rhizobacterial communities and natural variation in root exudates. **Journal of Experimental Botany**, v. 60, n. 6, p. 1729–1742, 2009.
- MITSUBOSHI, M. et al. Evaluation of suppressiveness of soils exhibiting soil-borne disease suppression after long-term application of organic amendments by the co-cultivation method of pathogenic *Fusarium oxysporum* and indigenous soil microorganisms. **Microbes and Environments**, v. 33, n. 1, p. 58–65, 2018.
- NESBITT, M. Where was einkorn wheat domesticated? Trends in Plant **Science** v.3, p. 1360–1385, 1998.
- NEUMANN, G. Root exudates and nutrient cycling. In: MARSCHNER, P.; RENGEL,

Z. (Eds.). **Nutrient Cycling in Terrestrial Ecosystems. Soil Biology**. 2007, p. 123–157.

NEWMAN, M. E. J. Modularity and community structure in networks. v. 103, n. 23, p. 8577–8582, 2006.

NICAISE V., ROUX M.; ZIPFEL C. Recent advances in PAMP-Triggered Immunity against bacteria: pattern recognition receptors watch over and raise the alarm. **Plant Physiology**, v. 150, p. 1638-1647, 2009.

NORTHEN, T. L. S. AND T. R. Untargeted soil metabolomics using liquid chromatography–mass spectrometry and gaschromatography–mass spectrometry. In: BAIDOO, E. K. **Microbial Metabolomics**. . 2018, p. 97–109.

OKSANEN, A. J. et al. **Vegan: Community Ecology Package**., 2016.

PAINE, R. T. Ecological determinism in the competition for space: the robert h. macarthur award lecture. **Ecology**, v. 65, n. 5, p. 1339–1348, 1984.

PEIFFER, J. A. et al. Diversity and heritability of the maize rhizosphere microbiome under field conditions. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 110, n. 16, p. 6548–6553, 2013.

PÉREZ-GARCÍA, A.; ROMERO, D.; DE VICENTE, A. Plant protection and growth stimulation by microorganisms: biotechnological applications of Bacilli in agriculture. **Current Opinion in Biotechnology**, v. 22, n. 2, p. 187–193, 2011.

PÉREZ-JARAMILLO, J. E. et al. Linking rhizosphere microbiome composition of wild and domesticated *Phaseolus vulgaris* to genotypic and root phenotypic traits. **ISME Journal**, v. 11, n. 10, p. 2244–2257, 2017.

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, 2015.

PHILIPPOT, L. et al. Going back to the roots: The microbial ecology of the rhizosphere. **Nature Reviews Microbiology**, v. 11, n. 11, p. 789–799, 2013.

PIANKA, E. R. **Ecologia evolutiva**. Omega, 1982, pp 365.

PIETERSE, C. M. J. et al. Induced systemic resistance by plant growth-promoting rhizobacteria. **Symbioses**, v. 35, n. 1–3, p. 39–54, 2003.

PIMENTEL, D. et al. Environmental and Economic Costs of Soil Erosion and Conservation Benefits. **Science**, v. 267, n. 5201, p. 1117–1123, 1995.

PIMM, S. L. The complexity and stability of ecosystems. **Nature**, v. 307, n. 5949, p. 321–326, 1984.

POSTMA, J.; SCHEPER, R. W. A.; SCHILDER, M. T. Effect of successive *cauliflower* plantings and *Rhizoctonia solani* AG 2-1 inoculations on disease suppressiveness of a suppressive and a conducive soil. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 42, n. 5, p. 804–812, 2010.

PRETTY, J.; BHARUCHA, Z. P. Sustainable intensification in agricultural systems.

**Annals of Botany**, v. 114, n. 8, p. 1571–1596, 2014.

PROULX, S. R.; PROMISLOW, D. E. L.; PHILLIPS, P. C. Network thinking in ecology and evolution. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 20, n. 6 SPEC. ISS., p. 345–353, 2005.

QIAO, Q. et al. The variation in the rhizosphere microbiome of cotton with soil type, genotype and developmental stage. **Scientific reports**, v. 7, n. 1, p. 1–10, 2017.

QIU, Z. et al. New frontiers in agriculture productivity: Optimised microbial inoculants and in situ microbiome engineering. **Biotechnology Advances**, v. 37, n. 6, p. 1–11, 2019.

QUAST, C. et al. The SILVA ribosomal RNA gene database project: Improved data processing and web-based tools. **Nucleic Acids Research**, v. 41, n. 1, p. 590–596, 2013.

RAAIJMAKERS, J. M. et al. The rhizosphere: A playground and battlefield for soilborne pathogens and beneficial microorganisms. **Plant and Soil**, v. 321, n. 1–2, p. 341–361, 2009.

RAAIJMAKERS, J. M.; MAZZOLA, M. Soil immune responses. **Science**, v. 352, n. 6292, p. 1392 LP – 1393, 2016.

RAAIJMAKERS, J. M.; VLAMI, M.; DE SOUZA, J. T. Antibiotic production by bacterial biocontrol agents. **Antonie van Leeuwenhoek**, v. 81, n. 1, p. 537–547, 2002.

RAIS, A. et al. Plant growth promoting rhizobacteria suppress blast disease caused by *Pyricularia oryzae* and increase grain yield of rice. **BioControl**, v. 61, n. 6, p. 769–780, 2016.

RAIS, A. et al. *Bacillus* spp., a bio-control agent enhances the activity of antioxidant defense enzymes in rice against *Pyricularia oryzae*. **PLOS ONE**, v. 12, n. 11, p. 1–17, 2017.

REIS, E.M.; CASA, R.T. Doenças do Trigo. In: KIMATI, H.; AMORIM, L; REZENDE, J.A.M.; BERGAMIN FILHO, A.; CAMARGO, L.E.A. **Manual de Fitopatologia**. v. 2. p. 631-638, 2005.

REIS, E. M.; CASA, R. T.; MEDEIROS C. A. Diagnose, patometria e controle de doenças de cereais de inverno. 2001, 94 p.

REIS, E.M.; SILVA, C.L.; CASA, R.T.; MEDEIROS, C.A. Decomposição dos restos culturais do trigo e sobrevivência saprofítica de *Bipolaris sorokiniana*. **Fitopatologia Brasileira**, v.23, p.62-64, 1998.

REIS, E.M.; FERNANDES, J.M.C.; PICCININI, E.C. Estratégias para o controle de doenças do trigo. **Documentos Embrapa-CNPTrigo**, Passo Fundo, 1988. 50p.

ROESCH, L. F. W. et al. Pyrosequencing enumerates and contrasts soil microbial diversity. **The ISME Journal**, v. 1, n. 4, p. 283–290, 2007.

RONALD, P. C.; SHIRASU, K. Front-runners in plant-microbe interactions. **Current**

**Opinion in Plant Biology**, v. 15, n. 4, p. 345–348, 2012.

ROSENZWEIG, N. et al. Microbial Communities Associated with Potato Common Scab-suppressive soil determined by pyrosequencing analyses. **Plant Disease**, v. 96, n. 5, p. 718–725, 2012.

ROSSMANN, M. et al. Multitrophic interactions in the rhizosphere microbiome of wheat: from bacteria and fungi to protists. **FEMS**, v.96, n. 4, p. 1-14, 2020.

ROVIRA, A.; WILDERMUTH, G. The nature and mechanisms of suppression. In: ASHER, M.; SHIPTON, P. (Eds.). **Biology and Control of Take-all**. 1981,, p. 538.

RUDRAPPA, T.; BAIS, H. P. Genetics, novel weapons and rhizospheric microcosmal signaling in the invasion of *Phragmites australis*. **Plant Signaling & Behavior**, v. 3, n. 1, p. 1–5, 2008.

SANGUIN, H. et al. Rhizosphere bacterial communities associated with disease suppressiveness stages of take-all decline in wheat monoculture. **New Phytologist**, v. 184, n. 3, p. 694–707, 2009.

SANTOYO, G.; OROZCO-MOSQUEDA, M. DEL C.; GOVINDAPPA, M. Mechanisms of biocontrol and plant growth-promoting activity in soil bacterial species of *Bacillus* and *Pseudomonas*: a review. **Biocontrol Science and Technology**, v. 22, n. 8, p. 855–872, 2012.

SARWAR, A. et al. Biological control of potato common scab with rare isatropolone c compound produced by plant growth promoting *Streptomyces* A1RT. **Frontiers in Microbiology**, v. 9, p. 1–10, 2018.

SCHLAEPPI, K.; BULGARELLI, D. The plant microbiome at work. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, v. 28, n. 3, p. 212–217, 2015.

SCHREINER, K. et al. Comparison of barley succession and take-all disease as environmental factors shaping the rhizobacterial community during take-all decline. **Applied and environmental microbiology**, v. 76, n. 14, p. 4703–12, 2010.

SCHULZ-BOHM, K. et al. Calling from distance: attraction of soil bacteria by plant root volatiles. **The ISME Journal**, v. 12, n. 5, p. 1252–1262, 2018.

SCOTT, A. J.; KNOTT, M. A Cluster analysis method for grouping means in the analysis of variance. **Biometrics**, v. 30, n. 3, p. 507, 1974.

SHAPOSHNIKOV, A. I. et al. Comparative characteristics of root systems and root exudation of synthetic, landrace and modern wheat varieties. **Agricultural Biology**, v. 51, n. 1, p. 68–78, 2016.

SHI, S. et al. Effects of selected root exudate components on soil bacterial communities. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 77, n. 3, p. 600–610, 1 set. 2011.

SIEGEL-HERTZ, K. et al. Comparative microbiome analysis of a *Fusarium* wilt suppressive soil and a *Fusarium* wilt conducive soil from the Châteaurenard region. **Frontiers in Microbiology**, v. 9, p. 1–16, 2018.

SILVA, J. C. P. DA; MEDEIROS, F. H. V. DE; CAMPOS, V. P. Building soil

- suppressiveness against plant-parasitic nematodes. **Biocontrol Science and Technology**, v. 28, n. 5, p. 423–445, 2018.
- SINGH, B. K. et al. Unravelling rhizosphere-microbial interactions: opportunities and limitations. **Trends in microbiology**, v. 12, n. 8, p. 386–93, 2004.
- SINGH, B. K.; TRIVEDI, P. Microbiome and the future for food and nutrient security. **Microbial biotechnology**, v. 10, n. 1, p. 50–53, 2017.
- SINGH, L. P.; GILL, S. S.; TUTEJA, N. Unraveling the role of fungal symbionts in plant abiotic stress tolerance. **Plant signaling & behavior**, v. 6, n. 2, p. 175–91, 2011.
- SINGH, R. P. Genetic analysis of resistance to scab in spring wheat cultivar frontana. **Plant Disease**, v. 79, n. 3, p. 238–240, 1995.
- SINGH, R. P. et al. Disease impact on wheat yield potential and prospects of genetic control. **Annual Review of Phytopathology**, v. 54, p. 303–322, 2016.
- SINGH, P. K. et al. Development and characterization of the 4th CSISA-spot blotch nursery of bread wheat. **European Journal of Plant Pathology**, v. 143, p. 595–605, 2015.
- SOUZA, J. A. M. et al. The family *Bradyrhizobiaceae*. In: ROSENBERG, E. et al. (Eds.). **The Prokaryotes**. Springer, 2014. p. 135–154.
- SRIVASTAVA, R. et al. Evaluation of arbuscular mycorrhizal fungus, *fluorescent Pseudomonas* and *Trichoderma harzianum* formulation against *Fusarium oxysporum* f. sp. lycopersici for the management of tomato wilt. **Biological Control**, v. 53, n. 1, p. 24–31, 2010.
- STEINBERG, C. et al. Soil suppressiveness to plant diseases. **Modern Soil Microbiology, Second Edition**, p. 455–478, 2006.
- STIRLING, G. R. et al. Organic inputs, tillage and rotation practices influence soil health and suppressiveness to soilborne pests and pathogens of ginger. **Australasian Plant Pathology**, v. 41, n. 1, p. 99–112, 2012.
- STOCKWELL, V. O. et al. Mechanistically compatible mixtures of bacterial antagonists improve biological control of fire blight of pear. **Phytopathology**, v. 101, n. 1, p. 113–123, 2011.
- STUBBENDIECK, R. M.; STRAIGHT, P. D. Multifaceted interfaces of bacterial competition. **Journal of bacteriology**, v. 198, n. 16, p. 2145–55, 2016.
- THORPE, A. S. et al. Root exudate is allelopathic in invaded community but not in native community: Field evidence for the novel weapons hypothesis. **Journal of Ecology**. **97: 641-645.**, p. 641–645, 2009.
- TIKHONOVICH, I. A.; PROVOROV, N. A. Microbiology is the basis of sustainable agriculture: an opinion. **Annals of Applied Biology**, v. 159, n. 2, p. 155–168, 2011.
- TILMAN, D.; DOWNING, J. A. Biodiversity and stability in grasslands. **Nature**, v. 367, n. 6461, p. 363–365, 1994.

TOJU, H. et al. Core microbiomes for sustainable agroecosystems. **Nature Plants**, v. 4, p. 247–257, 2018.

UNNO, Y. et al. Plant growth promotion abilities and microscale bacterial dynamics in the rhizosphere of Lupin analysed by phytate utilization ability. **Environmental Microbiology**, v. 7, n. 3, p. 396–404, 2005.

United States Department of Agriculture - USDA Foreign Agricultural Service.  
Disponível em: <<https://www.fas.usda.gov/commodities>>. Acesso em: 06 jul. 2020.

VAN DER HEIJDEN, M. G. A.; HARTMANN, M. Networking in the plant microbiome. **PLoS Biology**, v. 14, n. 2, p. 1–9, 2016.

VAN DER VOORT, M. et al. Impact of soil heat on reassembly of bacterial communities in the rhizosphere microbiome and plant disease suppression. **Ecology Letters**, v. 19, n. 4, p. 375–382, 2016.

VAN ELSAS, J. D. et al. Microbial diversity determines the invasion of soil by a bacterial pathogen. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 109, n. 4, p. 1159–1164, 2012.

VAN WEES, S. C.; VAN DER ENT, S.; PIETERSE, C. M. Plant immune responses triggered by beneficial microbes. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 11, n. 4, p. 443–448, 2008.

VANNIER, N.; AGLER, M.; HACQUARD, S. Microbiota-mediated disease resistance in plants. **PLOS Pathogens**, v. 15, n. 6, p. 1–7, 2019.

WARD, N. L. et al. Three genomes from the phylum *Acidobacteria* provide insight into the lifestyles of these microorganisms in soils. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 75, n. 7, p. 2046–2056, 2009.

WARDLE, D. A. et al. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. **Science**, v. 304, p. 1629–1633, 2004.

WEI, Z. et al. Trophic network architecture of root-associated bacterial communities determines pathogen invasion and plant health. **Nature Communications**, v. 6, p. 1–9, 2015.

WEI, Z. et al. Initial soil microbiome composition and functioning predetermine future plant health. **Science Advances**, v. 5, n. 9, p. eaaw0759, 2019.

WEINERT, N. et al. PhyloChip hybridization uncovered an enormous bacterial diversity in the rhizosphere of different potato cultivars: many common and few cultivar-dependent taxa. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 75, n. 3, p. 497–506, 2011.

WELLER, D. M. et al. Microbial populations responsible for specific soil suppressiveness to plant pathogens. **Annual Review of Phytopathology**, v. 40, n. 1, p. 309–348, 2002.

WERNER, G. D. A. et al. Evolution of microbial markets. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 111, n. 4, p. 1237–1244, 2014.



- WEYENS, N. et al. Exploiting plant–microbe partnerships to improve biomass production and remediation. **Trends in Biotechnology**, v. 27, n. 10, p. 591–598, 2009.
- WHEATLEY, R. E. The consequences of volatile organic compound mediated bacterial and fungal interactions. **Antonie van Leeuwenhoek**, v. 81, n. 1, p. 357–364, 2002.
- WHIPPS, J. M. Microbial interactions and biocontrol in the rhizosphere. **Journal of Experimental Botany**, v. 52, n. suppl 1, p. 487–511, 2001.
- WICKHAM, H. ggplot2: Elegant graphics for data analysis. **Hadley WickhamSpringer**, 2009.
- WINTERMANS, P. C. A.; BAKKER, P. A. H. M.; PIETERSE, C. M. J. Natural genetic variation in Arabidopsis for responsiveness to plant growth-promoting rhizobacteria. **Plant molecular biology**, v. 90, n. 6, p. 623–34, 2016.
- YIN, C. et al. role of bacterial communities in the natural suppression of *Rhizoctonia solani* bare patch disease of wheat ( *Triticum aestivum* L .). **Applied and Environmental Microbiology**, v. 79, n. 23, p. 7428–7438, 2013.
- ZAK, D. R. et al. Plant diversity, soil microbial communities, and ecosystem function: Are there any links? **Ecology**, v. 84, n. 8, p. 2042–2050, 2003.
- ZARRAONAINDIA, I. et al. The soil microbiome influences grapevine-associated microbiota. **mBio**, v. 6, n. 2, p. e02527-14, 2015.
- ZORNER, P.; FARMER, S.; ALIBEK, K. Quantifying crop rhizosphere microbiome ecology: the next frontier in enhancing the commercial utility of agricultural microbes. **Industrial biotechnology**, v. 14, n. 3, p. 116–119, 2018.