

Efeito do aquecimento global sobre a comunidade microbiana do solo

Rodrigo Mendes, Natália Franco Taketani
e Rodrigo Gouvêa Taketani

Introdução

A comunidade microbiana do solo desempenha papel fundamental nos processos ecológicos e ciclos biogeoquímicos que sustentam a vida no planeta Terra. Os microrganismos do solo participam da decomposição da matéria orgânica, fixação de nitrogênio, desnitrificação e nitrificação, transformação de metais, redução de sulfato, produção de fitormônios, produção e consumo de dióxido de carbono (CO₂), metano (CH₄) e outros gases de efeito estufa (PANIKOV, 1999).

O solo alberga grande parte da vida terrestre representando um recurso estratégico das nações (MONTGOMERY, 2010) e em virtude da grande importância dos solos para a produção de alimentos, o entendimento dos potenciais impactos do aquecimento global sobre a comunidade microbiana do solo é fundamental para o desenvolvimento de estratégias para mitigar possíveis efeitos deletérios e garantir que os solos se conservem como sistemas saudáveis. Dessa forma, é importante considerar a definição de solos saudáveis, i.e. capacidade do solo cumprir sua função continuamente como um ecossistema que sustenta o desenvolvimento de plantas, animais e humanos, na perspectiva das mudanças climáticas e seus potenciais efeitos nas comunidades microbianas do solo. Neste contexto,

devem ser considerados os impactos de uma série de fatores preditos com as mudanças globais, como o aumento dos níveis de CO₂ atmosférico, temperaturas elevadas, alteração nos padrões de precipitação e na deposição de nitrogênio atmosférico, na química do solo e em suas funções físicas e biológicas (FRENCH et al., 2009). Devido à sua importância no ciclo global do carbono, alterações na estrutura de comunidades microbianas do solo podem ter efeitos significativos em resposta às mudanças climáticas, principalmente nas camadas mais superficiais do solo (BRIONES et al., 2004).

A relação entre as comunidades microbianas do solo e o aquecimento global pode ser vista de duas formas. Na primeira, os microrganismos contribuem para a emissão de gases de efeito estufa, sendo os principais atores nos processos de ciclagem de nutrientes e de fluxos globais de CO₂, CH₄ e N₂. Na segunda, é importante entender como o aquecimento global, resultado das mudanças climáticas, afeta a comunidade microbiana do solo. Neste caso, o paradigma fundamental adotado por pesquisadores nas últimas décadas tem sido de que a atividade fotossintética é estimulada pelo aumento da temperatura e pelo aumento do CO₂ na atmosfera (HEIMANN; REICHSTEIN, 2008). Este aumento da atividade metabólica da planta pode conduzir a alteração no padrão de exsudatos radiculares, os quais estão diretamente relacionados ao recrutamento de microrganismos na rizosfera. Como o crescimento da planta está diretamente relacionado com a estrutura do microbioma da rizosfera (DEANGELIS et al., 2009; MENDES et al., 2011), espera-se um efeito tanto na estrutura, quanto nas funções desta comunidade microbiana associada à planta, porém, ainda deve-se elucidar se estes efeitos são positivos, negativos ou neutros.

Os solos possuem um estoque de carbono duas vezes maior que o da atmosfera e três vezes maior que o carbono estocado nos vegetais (SMITH et al., 2008). Apesar disso, ainda não existe um consenso considerando o efeito das mudanças climáticas nos esto-

ques globais de carbono no solo (DAVIDSON; JANSSENS, 2006). Nesta controvérsia, duas possibilidades são suportadas por diferentes estudos, sendo: 1) se o carbono estocado no solo é transferido para a atmosfera em razão da indução causada pelo aumento da temperatura que acelera sua decomposição, o feedback será positivo às mudanças climáticas; 2) alternativamente, se o aumento da entrada do carbono no solo derivado da planta exceder o aumento da decomposição, o feedback será negativo (DAVIDSON; JANSSENS, 2006). De uma forma ou de outra, as comunidades microbianas do solo controlam estas transformações e são diretamente afetadas pelas mudanças no clima.

Os processos biológicos que ocorrem no solo ou acima de sua superfície são intimamente ligados entre si e constituem um sistema complexo e dinâmico. Porém, com o objetivo de simplificar a abordagem, os estudos experimentais separam conceitualmente e analiticamente os processos que ocorrem no solo, dos que ocorrem acima de sua superfície. No solo, os estudos focam nos processos de respiração heterotrófica, incluindo, por exemplo, decomposição por fungos e respiração bacteriana. Acima da superfície do solo, os estudos realizados têm o foco na fotossíntese. Assume-se que os processos biológicos que controlam a respiração no solo respondem exponencialmente à temperatura, mas não são afetados pela concentração do CO_2 (DAVIDSON; JANSSENS, 2006; KIRSCHBAUM, 2006). A consequência desta separação na abordagem analítica é que a dinâmica das interações observadas no solo, que inclui os processos químicos, físicos e biológicos, é muito mais complexa do que imaginada anteriormente. Isso significa que além do aumento da temperatura e dos níveis de CO_2 outros fatores ambientais e climáticos podem modificar, ou até mesmo dominar o balanço de carbono em níveis globais (HEIMANN; REICHSTEIN, 2008).

Por fim, considerando que a elevação do CO₂, temperatura e precipitação são fatores importantes que influenciam as comunidades do solo, neste capítulo serão discutidos seus efeitos na comunidade microbiana do solo de forma geral e nos patógenos existentes nos solos no contexto do aquecimento global.

Efeito do aumento da temperatura na comunidade microbiana

Embora a comunidade microbiana regule processos importantes no solo, muitas vezes não se sabe como a abundância e a composição das comunidades microbianas correlacionam-se com as perturbações climáticas e, conseqüentemente, como afetam os processos do ecossistema. Grande parte das pesquisas realizadas sobre mudanças climáticas concentra-se nas respostas em escala macro, tais como, alterações no crescimento de plantas (NORBY et al., 2001, 2004), na composição da comunidade vegetal (BAKKENES et al., 2002; LLORET et al., 2009), e em processos em escala macro do solo (EMMETT et al., 2004; FRANKLIN et al., 2009; GARTEN et al., 2008; HUNGATE et al., 2006), muitos dos quais estão indiretamente associados aos processos microbianos. Os estudos que têm abordado o papel da comunidade microbiana nos processos têm como alvo a biomassa microbiana, atividade enzimática, ou perfis básicos da comunidade microbiana em resposta a fatores relacionados às mudanças climáticas (HAASE et al., 2008; JANUS et al., 2005; KANDELER et al., 2006; LARSON et al., 2002; ZAK et al., 1996, 2000a, 2000b).

A temperatura, juntamente com o teor de umidade, é o fator ambiental mais importante para o crescimento e atividade microbiana no solo (PAUL; CLARK, 1996). O aumento da temperatura induz uma maior atividade e aceleração dos processos biológicos, além de mudanças na estrutura da comunidade microbiana, fazendo

com que as populações de microrganismos se adaptem e suas taxas de crescimento fiquem mais rápidas (BRADFORD et al., 2008; PETTERSSON; ZHANG et al., 2005; ZOGG et al., 1997). Temperaturas elevadas aceleram as taxas de decomposição microbiana, aumentando, assim, o CO₂ emitido pela respiração do solo. Consequentemente, ocorrerão grandes perdas de carbono do solo contribuindo ainda mais para o aquecimento global (ALLISON et al., 2010). É importante notar que o aumento na respiração do solo não pode persistir enquanto as temperaturas continuarem a subir. Uma análise global de 27 estudos, incluindo nove biomas, concluiu que existe uma diminuição da sensibilidade das taxas de respiração em temperaturas mais altas (CAREY et al., 2016). Observa-se que a respiração dos microrganismos do solo retorna a níveis normais após certo número de anos em condições de aquecimento. Os processos microbianos que causam esta diminuição da resposta em longo prazo ainda não foram descritos, mas várias explicações têm sido propostas, incluindo a que os microrganismos provocam o esgotamento das fontes de nutrientes disponíveis em temperaturas mais elevadas, e futuros níveis de decomposição foram reduzidos por causa da escassez desses nutrientes (VARGHESE; HATHA, 2012).

A comunidade microbiana pode se adaptar ao aquecimento através de ajustes fisiológicos nas taxas de metabolismo, ou evolução de proteínas para temperaturas ótimas de funcionamento mais elevadas (BRADFORD et al., 2008; HOCHACHKA; SOMERO, 2002). Todas estas respostas poderiam contribuir para mudanças em processos-chave, como a decomposição, catálise enzimática extracelular e respiração microbiana.

Dermody et al. (2007) mostraram que a elevação da temperatura foi capaz de mitigar os efeitos da elevação das concentrações de CO₂ e das mudanças de precipitação. Da mesma forma, o aquecimento pode aumentar a atividade microbiana em um ecossistema, mas

este aumento pode ser eliminado se as mudanças na precipitação levarem a uma condição de baixa umidade ou redução do teor e qualidade da matéria orgânica no solo (NORBY et al., 2004).

Um estudo voltado para a avaliação das comunidades de fungos e bactérias frente às mudanças de umidade (2 a 25 mm semana⁻¹), de concentração de CO₂ atmosférico (concentração do ambiente \pm 3 ppm) e de temperatura (temperatura ambiente \pm 3°C) utilizou técnicas moleculares e detectou alterações específicas na composição e abundância dessas comunidades. Os tratamentos avaliados não impactaram a proporção relativa entre fungos e bactérias, mas a abundância bacteriana foi prejudicada por um efeito interativo de CO₂ e temperatura, e a abundância de fungos foi afetada pela temperatura, mas não pela precipitação ou regime de CO₂. Este efeito da temperatura na comunidade de fungos no solo foi justificado neste estudo pela falta de substratos lábeis em condições de temperatura elevada, o qual acaba por favorecer a comunidade fúngica em relação à bacteriana, enquanto o aumento da disponibilidade do substrato vegetal, induzido pela elevação do CO₂, permitiu o aumento da abundância bacteriana sob temperatura elevada (CASTRO et al., 2010).

Os efeitos diretos do aumento da temperatura sobre os microrganismos do solo são menores quando comparados aos efeitos indiretos causados pelas mudanças na quantidade de plantas, composição da flora, fornecimento de nutrientes, modificação nas características físico-químicas do solo devido a erosão e lixiviação de nutrientes, inundações, etc. Por isso, para fazer uma previsão realista sobre o comportamento das comunidades microbianas em relação a elevação das temperaturas e elucidar os mecanismos mediados pelos microrganismos é necessário ter uma visão holística de todo o ecossistema terrestre, incluindo suas características físico-químicas e as espécies vegetais e animais (NIKLAUS et al., 2007; PANIKOV, 1999).

Efeito do aumento do CO₂ na comunidade microbiana

Desde meados do século XIX, a concentração de CO₂ atmosférico aumentou aproximadamente 36%, principalmente em virtude das atividades humanas, como a queima de combustíveis fósseis e uso da terra para agricultura. Levando em consideração a taxa atual de aumento (1,9 ppm ano⁻¹), a perspectiva é que a concentração atinja 700 ppm até o final deste século (MEEHL; STOCKER, 2007). Os efeitos estimulantes do CO₂ elevado no crescimento vegetal são bem estabelecidos (AINSWORTH; LONG, 2005; LUO et al., 2006; REICH et al., 2001), por exemplo, o aumento do CO₂ estimula o crescimento de raízes finas (HUNGATE et al., 1997), da biomassa total da planta, incluindo raízes e parte aérea (CURTIS; WANG, 1998), e o sequestro de carbono no solo (HU et al., 2001; ZAK et al., 1993).

Os microrganismos do solo são muitas vezes limitados pela concentração de carbono. Assim, a comunidade bacteriana no solo provavelmente tem um papel chave na resposta à elevação do CO₂ atmosférico, pois em situação normal de 12% a 54% do carbono fixado pela vegetação é liberado no solo pelas raízes (DIAZ et al., 1993; PATERSON et al., 1999; ZAK et al., 1993, 2000a, 2000b). O aumento da produção de exsudatos pela raiz em condição de CO₂ elevado é comumente observado (LEKKERKERK et al., 1990). Este fato sugere que essa mudança deve levar a alterações quantitativas e qualitativas na comunidade microbiana da rizosfera. Aceita-se que quando submetida a altos níveis de CO₂ a vegetação tende a aumentar a produção de exsudatos ricos em carbono e diminuir os ricos em nitrogênio (TARNAWSKI; ARAGNO, 2006). No entanto, seu efeito sobre a comunidade microbiana do solo ainda é controverso (HE et al., 2010, 2012), pois alguns estudos demonstraram efeito estimulante (JANUS et al., 2005; JOSSI et al., 2006; LESAULNIER et al., 2008; MITCHELL et al., 2003; SONNEMANN; WOLTERS, 2005), bem como efeito inibidor (HORZ et al., 2004), ou ainda

nenhuma alteração (AUSTIN et al., 2009; BARNARD et al., 2004; CHUNG et al., 2006; DRIGO et al., 2007; EBERSBERGER et al., 2004; GE et al., 2010; GRÜTER et al., 2006; LIPSON et al., 2006; LOY et al., 2004). Assim, nos tópicos em que abordam assuntos acerca da influência do CO₂ na comunidade microbiana, serão discutidos esses efeitos para tentar compreender os fatores que levam a essa variação.

Efeito da elevação do CO₂ sobre a biomassa e contagem microbiana

As metodologias mais utilizadas para se avaliar a microbiota de um determinado ambiente são as quantitativas, entre elas podem ser citadas a contagem em placas e a medição da biomassa do solo (HANSON et al., 2000). Assim, desde os primeiros estudos sobre esse assunto, na década de 1990, essas metodologias vêm sendo empregadas. A quantificação da biomassa microbiana no solo de rizosfera de *Populus grandidentata* mostrou um efeito positivo do aumento de CO₂ ao longo de 152 dias devido ao aumento substancial da fotossíntese (ZAK et al., 1993). Além do efeito referente à biomassa microbiana, também foram observados impactos nos ciclos do carbono e do nitrogênio. Efeito semelhante foi observado na rizosfera de *Lolium perenne* onde a contagem de bactérias cultiváveis foi significativamente superior após dois anos sob 600 ppm de CO₂; no entanto, a contagem de bactérias totais no solo não foi alterada (FROMIN et al., 2005; MARILLEY et al., 1999). Já a enumeração de grupos microbianos específicos pela técnica de número mais provável demonstra que esse efeito pode ser sobre um grupo específico de microrganismos e não sobre a comunidade como um todo (SCHORTEMMEYER et al., 1997). Schortemeyer et al. (1997), em um experimento de enriquecimento de CO₂ ao longo de dois anos, mostraram que na rizosfera de *Trifolium repens* hou-

ve aumento da contagem de *Rhizobium leguminosarum*, enquanto que os números de bactérias heterotróficas totais e oxidadoras de amônio permaneceram inalterados. Esse aumento na contagem de *Rhizobium leguminosarum* é corroborada pelo aumento da fixação de nitrogênio (ZANETTI et al., 1996). A ausência de efeito, no entanto, é bastante comum nos estudos quantitativos (O'NEILL et al., 1987; RUNION et al., 1994), pois como a maioria dos trabalhos aplica metodologias que visam quantificar grandes grupos (por exemplo, bactérias heterotróficas totais), efeitos em grupos microbianos específicos podem ser mascarados.

Como se observa um aumento da produção de exsudatos pelas plantas, a maioria dos trabalhos indica que a biomassa microbiana (seja ela medida pelo C ou N) aumenta em experimentos com CO₂ elevado (ZAK et al., 2000a). No entanto, parte da literatura indica diminuição da biomassa microbiana mesmo com o aumento da produção vegetal (ZAK et al., 2000b). Fatores como tipo de cobertura vegetal e tipo de solo separadamente não conseguem explicar esse declínio. De acordo com Zak et al. (2000b), uma das possíveis explicações para esse declínio é o aumento da predação no solo por protozoários, nematoides ou collembola (HUNGATE et al., 2000; JONES et al., 1998; LUSSENHOP et al., 1998; RUNION et al., 1994; YEATES et al., 1997) o que indica que uma interação trófica complexa controla a biomassa microbiana no solo.

Efeito da elevação do CO₂ sobre a diversidade microbiana do solo

Nas últimas duas décadas, as metodologias de contagem apresentadas acima vêm perdendo espaço para as metodologias independentes de cultivo, por meio de ferramentas de biologia molecular. Essa substituição se dá pela maior capacidade destas

metodologias detectar alterações e realizar análises comparativas (ANDREOTE et al., 2009). Entretanto, mesmo com a maior resolução dessas técnicas, as tendências observadas são bastante similares às observadas com relação à biomassa. Diversos autores não observaram mudanças significativas por perfis de fosfolipídios (PFLA) ou no DNA total do solo (por hibridização) (GRIFFITHS et al., 1998; KANDELER et al., 1998; TARNAWSKI; ARAGNO, 2006; ZAK et al., 1996) em cultivo de *Lolium perenne* sob atmosfera enriquecida em CO₂. No entanto, no estudo comparando o efeito do CO₂ elevado sobre a comunidade microbiana total (baseado em DNA) e a ativa (baseado em RNA) em rizosfera de *L. perenne* e *Molina coerulea*, foi observado que o aumento desse gás impacta mais na comunidade ativa que na total (JOSSI et al., 2006). Ademais, Jossi et al. (2006) também observaram que alguns grupos específicos, como as actinobactérias e δ -proteobactérias, apresentaram respostas específicas a essas alterações, resultado que foi comprovado em trabalho subsequente (DRIGO et al., 2007). Isto é, actinobactérias são estimuladas no solo sem influência da raiz, enquanto as δ -proteobactérias encontradas na rizosfera são estimuladas pelo aumento do CO₂. Em outro estudo foi observado que a diversidade das actinobactérias é afetada pelo CO₂ elevado, mas apenas com relação a abundância relativa das espécies e não com o surgimento ou desaparecimento de espécies (PIAO et al., 2008). Essas diferenças nas respostas de grupos filogenéticos distintos estão, muito provavelmente, ligadas às características metabólicas destes grupos. Alguns grupos filogenéticos, como as proteobactérias, são geralmente vistos como *r* estrategistas de crescimento rápido bastante adaptados a ambientes ricos em nutrientes, como a rizosfera, e que apresentariam uma resposta mais rápida às alterações no ambiente. Um exemplo de diferenciação entre a velocidade de resposta de grupos distintos foi observado pelo enriquecimento de marcadores de PFLA marcados com ¹³C, o qual demonstrou a capacidade da comunidade fúngica

em consumir o carbono liberado pelas plantas quando comparado à comunidade bacteriana (DENEFF et al., 2007).

Estudo recente, utilizando técnicas de metagenômica (pirossequenciamento e microarranjo), mostrou o efeito da elevação do CO₂ durante 10 anos na comunidade do solo sob pastagem (HE et al., 2010). Esse estudo mostrou que genes relacionados ao metabolismo de compostos de carbono e relacionados à ciclagem de nitrogênio foram significativamente estimulados pelo CO₂. Nesse estudo o mesmo efeito foi observado para a biomassa vegetal e PFLA microbiano, porém, houve um declínio no número de grupos taxonômicos observados (HE et al., 2012). Os filos afetados foram Crenarchaeota, Chloroflexi, OP10, OP9/JS1, Verrucomicrobia. Alguns dos filos não afetados, como Proteobacteria, Firmicutes, Actinobacteria, Bacteroidetes e Acidobacteria, apresentaram alterações em níveis taxonômicos mais profundos, como famílias e gêneros. Notavelmente, He et al. (2012) demonstraram que os efeitos observados na comunidade microbiana são predominantemente indiretos, isto é, o CO₂ sozinho responde apenas por 5,8% da variação, o restante se deve às diferenças nas variáveis do solo e da vegetação modificadas em decorrência do CO₂ elevado.

Assim, como muitas bactérias encontradas na rizosfera têm um papel de estímulo do crescimento da planta, o aumento do CO₂ atmosférico pode afetar negativamente esse grupo, levando, por exemplo, à diminuição da produtividade ou aumento da suscetibilidade a doenças. Tarnawski e Aragno (2006) observaram o declínio nos números de *Pseudomonas* produtoras do antibiótico cianeto de hidrogênio. Entretanto, assim como para as demais características da microbiota do solo, os resultados obtidos em estudos diferentes ainda são contraditórios (DRIGO et al., 2009).

Em conclusão, o aumento do CO₂ atmosférico, por causa da queima de combustíveis fósseis e uso da terra, tem o potencial de afetar a comunidade microbiana dos solos. No entanto, esses efeitos dificilmente podem ser previstos à luz da ciência atual, pois variações nas características do solo, incluindo a própria microbiota, e da vegetação são alguns dos fatores que colaboram com a variação de resposta. Benéficos, maléficos ou aparentemente neutros, esses resultados são preocupantes exatamente em virtude da sua imprevisibilidade, pois podem reduzir a produtividade ou abrir portas a novas doenças.

Efeito do aquecimento global em patógenos de solo

O primeiro efeito das mudanças climáticas globais em doenças de plantas pode ocorrer pelo aumento ou diminuição da frequência de contatos entre o patógeno e o hospedeiro susceptível (GARRETT et al., 2006). Assim, as mudanças globais podem afetar diretamente a sobrevivência e reprodução tanto do patógeno quanto da planta hospedeira. Um dos possíveis efeitos do aumento da temperatura é o conseqüente aumento do número de gerações e rápida adaptação de um patógeno, que por sua vez podem estar positivamente correlacionados com a virulência e agressividade do patógeno.

Em muitos casos, o aumento da temperatura leva à expansão geográfica dos patógenos e vetores, aumentando o contato dos patógenos com os potenciais hospedeiros (BAKER et al., 2000; OLWOCH et al., 2003) e também proporcionando a introdução de fitopatógenos por hibridização interespecífica (BRASIER, 2001; BRASIER et al., 1999). Porém, é importante destacar que o estabelecimento da doença, além da frequência de contatos, também é mediado pela resistência do hospedeiro, que por sua vez também é afetada pelas mudanças globais (BRYANT et al., 2014). Assim, um possível aumento na ocorrência de doença pode ser compensado

pelo aumento da resistência do hospedeiro contra o patógeno sem perdas significativas no campo (GARRETT et al., 2006). Por outro lado, as alterações nas condições climáticas podem levar ao aumento da suscetibilidade das culturas, como foi observado em trigo, onde projeções de condições climáticas indicam o favorecimento da ocorrência de ferrugem da folha (JUNK et al., 2016).

O aquecimento global provoca alterações principalmente na temperatura e regime de precipitação que gera um impacto direto nos ciclos de vida dos organismos vivos do solo (PRITCHARD, 2011). Muitos fitopatógenos habitantes do solo que potencialmente permanecem em estado de latência, podem ser estimulados a se tornarem ativos pelo aumento da temperatura, assim como pelo aumento do regime de precipitação. As mudanças no clima podem influenciar as populações de um determinado patógeno a se reproduzirem sexualmente ou assexuadamente e, em alguns casos, variações na temperatura favorecem os propágulos sexuais que sobrevivem durante o inverno; dessa forma, aumenta o potencial evolucionário de uma determinada população e, conseqüentemente, a ocorrência da doença (PFENDER; VOLLMER, 1999). No caso do patógeno *Phytophthora infestans*, o aumento da temperatura favorece a ocorrência de *mating types*, o que permite a reprodução sexuada, aumentando a sobrevivência deste patógeno no inverno (GARRETT; BOWDEN, 2002). Já o patógeno causador da podridão na raiz, *Monosporascus cannonballus*, aumenta a sua taxa de reprodução em temperaturas mais elevadas (WAUGH et al., 2003).

Um importante ponto a ser considerado é a possibilidade de o aquecimento global acelerar a atividade de patógenos habitantes do solo e aumentar a mortalidade de sementes no solo (CRIST; FRIESE, 1993). O banco de sementes no solo desempenha um papel crítico na dinâmica da vegetação, e sua presença dormente no solo representa uma garantia de estabilidade e capacidade de resi-

liência após uma perturbação ambiental (GRIME, 1989; VENABLE; BROWN, 1988). Em um estudo para avaliar o efeito das mudanças do clima em fungos fitopatogênicos e seus efeitos na dinâmica do banco de sementes, Leishman et al. (2000), enterraram sacos com sementes de quatro espécies de banco de sementes persistentes tratadas ou não com fungicidas. Ao simular temperaturas de inverno mais altas e aumento das chuvas de verão, os autores monitoraram a sobrevivência das sementes ao longo de dois anos. A simulação do aumento das chuvas no período de verão e temperaturas de inverno mais elevadas reduziram a porcentagem de germinação de duas (*Medicago lupulina* e *Lotus corniculatus*) das quatro espécies vegetais avaliadas.

As mudanças globais afetam o aparecimento e o aumento da área de incidência de doenças emergentes. Considerando fatores que controlam adaptação local e especiação ecológica, Giraud et al. (2010) mostraram que certas características da história de vida de muitos fungos fitopatogênicos são passíveis de uma rápida especiação ecológica favorecendo a emergência de novas espécies de patógenos adaptados a novos hospedeiros. Adicionalmente, as mudanças globais podem favorecer a recombinação de patógenos aumentando a gama de insetos vetores. Um exemplo disso ocorreu no Brasil devido a introdução do biótipo B da mosca-branca (*Bemisia tabaci*), que facilitou a veiculação de vírus presentes em diferentes plantas nativas em culturas de tomate em que, recombinados, produziam doenças de novos vírus (FERNANDES et al., 2008). No solo, um efeito esperado é que em condições mais quentes afetarão viroses de origem do solo, pois estas serão mais capazes de infectar culturas em estágios de crescimento mais precoces e estas doenças terão maior impacto no desenvolvimento e produção.

As mudanças nas concentrações de gases atmosféricos podem estimular doenças com o aumento de ozônio e CO₂ reduzindo a expressão de resistência (GREGORY et al., 2009). Níveis elevados

de CO₂ podem aumentar a fecundidade do patógeno, conduzindo a uma maior taxa de sua evolução (CHAKRABORTY; DATTA, 2003; COAKLEY et al., 1999). Em contraste, o aumento de CO₂ foi relacionado com o aumento da latência do patógeno, o que reduziria as taxas epidêmicas. O aumento de CO₂ também foi relacionado com o aumento da resistência da cevada ao patógeno *Blumeria graminis* devido a formação de papilas e acúmulo de silício nos sítios de infecção (CHAKRABORTY et al., 1998; COAKLEY et al., 1999).

No desenvolvimento de estratégias de adaptação às alterações climáticas, será particularmente importante produzir novas variedades resistentes a patógenos quando as plantas são cultivadas em temperaturas mais altas desde que, em certos casos, as temperaturas mais quentes não reduzam componentes de resistência às doenças. Em particular, o desenvolvimento de novas plantas precisa ser capaz de assentir às coleções de genótipos do hospedeiro com a diversidade, tanto quanto possível, a fim de permitir o surgimento de novas respostas às novas doenças.

Considerações finais

O entendimento da ecologia microbiana do solo é fundamental para se avaliar os mecanismos biológicos que regulam a troca de carbono entre o solo e a atmosfera, e como esses processos são afetados pelo aquecimento global. Porém, a complexidade intrínseca à comunidade microbiana do solo e suas interações com as plantas e o ambiente, associada aos inúmeros fatores do clima que podem atuar direta ou indiretamente nestas comunidades, desafiam a capacidade de se chegar a conclusões consistentes neste tópico. Em escala global são evidentes o número de incertezas e as limitações para a avaliação de forma conclusiva desses efeitos. Porém, alguns avanços experimentais podem responder questões fundamentais em escalas menores quando se trata da interação entre o patógeno e a planta. O

uso de técnicas que avaliam comunidades microbianas totais, ao invés da abordagem tradicional que foca em componentes específicos da comunidade, será determinante para avanços nessa área. Metagenomas, transcriptomas e metabolomas obtidos da interação entre o patógeno e seu hospedeiro suscetível frente a variações da concentração de CO₂, da temperatura e precipitação, permitirão um entendimento da dinâmica microbiana em escala menor, mas que será útil para compor modelos em níveis globais de mudanças do clima e esclarecer seus possíveis efeitos na comunidade microbiana do solo.

Referências

- AINSWORTH, E. A.; LONG, S. P. What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. **New Phytologist**, v. 165, n. 2, p. 351-372, 2005.
- ALLISON, S. D.; WALLENSTEIN, M. D.; BRADFORD, M. A. Soil carbon response to warming dependent on microbial physiology. **Nature Geoscience**, v. 3, n. 5, p. 336-340, 2010.
- ANDREOTE, F. D.; AZEVEDO, J. L.; ARAÚJO, W. L. Assessing the diversity of bacterial communities associated with plants. **Brazilian Journal of Microbiology**, v. 40, n. 3, p. 417-432, 2009.
- AUSTIN, E. E.; CASTROA, H. F.; SIDESB, K. E.; SCHADTA, C. W.; CLASSEN, A. T. Assessment of 10 years of CO₂ fumigation on soil microbial communities and function in a sweetgum plantation. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 41, n. 3, p. 514-520, 2009.
- BAKER, R. H. A.; SANSFORD, C. E.; JARVIS, C. H.; CANNON, R. J. C.; MACLEOD, A.; WALTERS, K. F. A. The role of climatic mapping in predicting the potential geographical distribution of non-indigenous pests under current and future climates. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 82, n. 1-3, p. 57-71, 2000.
- BAKKENES, M.; ALKEMADE, J. R. M.; IHLE, F.; LEEMANS, R.; LATOUR, J. B. Assessing effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050. **Global Change Biology**, v. 8, n. 4, p.390-407, 2002.

BARNARD, R.; BARTHES, L.; ROUX, X. L.; LEADLEY, P. W. Dynamics of nitrifying activities, denitrifying activities and nitrogen in grassland mesocosms as altered by elevated CO₂. **New Phytologist**, v. 162, n. 2, p. 365-376, 2004.

BRADFORD, M. A.; DAVIES, C. A.; FREY, S. D.; MADDOX, T. R.; MELILLO, J. M.; MOHAN, J. E.; REYNOLDS, J. F.; TRESEDER, K. K.; WALLENSTEIN, M. D. Thermal adaptation of soil microbial respiration to elevated temperature. **Ecology Letters**, v. 11, n. 12, p. 1316-1327, 2008.

BRASIER C. M.; COOKE D. E. L.; DUNCAN J. M. Origin of a new Phytophthora pathogen through interspecific hybridization. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 96, p. n. 10, 5878-5883, 1999.

BRASIER, C. M. Rapid evolution of introduced plant pathogens via interspecific hybridization. **BioScience**, v. 51, n. 2, p. 123-133, 2001.

BRIONES, M. J. I.; POSKITT, J.; OSTLE, N. Influence of warming and enchytraeid activities on soil CO₂ and CH₄ fluxes. **Soil Biology & Biochemistry**, v. 36, n. 11, p.1851-1859, 2004.

BRYANT, R. R. M.; MCGRANN, G. R. D., MITCHELL, A. R. SCHOONBEEK, H. J., BOYD, L. A., UAUY, C., DORLING, S., RIDOUT, C. J. A change in temperature modulates defence to yellow (stripe) rust in wheat line UC1041 independently of resistance gene Yr36. **BMC Plant Biology**, v. 14, n. 1, p. 1-10, 2014.

CAREY, J. C.; TANG, J.; TEMPLER, P. H.; KROEGER, K. D.; CROWTHER, T. W.; BURTON, A. J.; DUKES, J. S.; EMMETT, B.; FREY, S. D.; HESKEL, M. A.; JIANG, L.; MACHMULLER, M. B.; MOHAN, J.; PANETTA, A. M.; REICH, P. B.; REINSCH, S.; WANG, X.; ALLISON, S. D.; BAMMINGER, C.; BRIDGHAM, S.; COLLINS, S. L. DE DATO, G.; EDDY, W. C.; ENQUIST, B. J.; ESTIARTE, M.; HARTE, J.; HENDERSON, A.; JOHNSON, B. R.; LARSEN, K. S.; LUO, Y.; MARHAN, S.; MELILLO, J. M.; PEÑUELAS, J.; PFEIFER-MEISTER, L.; POLL, C.; RASTETTER, E.; REINMANN, A. B.; REYNOLDS, L. L.; SCHMIDT, I. K.; SHAVER, G. R.; STRONG, A. L.; SUSEELA, V.; TIETEMA, A. Temperature response of soil respiration largely unaltered with experimental warming. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 113, n. 48, p. 13797-13802, 2016.

CASTRO, H. F.; CLASSEN, A. T.; AUSTIN, E. E.; NORBY, R. J.; SCHADT, C. W. Soil microbial community responses to multiple experimental climate change drivers. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 76, n. 4, p. 999-1007. 2010.

CHAKRABORTY, S.; DATTA, S. How will plant pathogens adapt to host plant resistance at elevated CO₂ under a changing climate? **New Phytologist**, v. 159, n. 3, p. 733-742, 2003.

CHAKRABORTY, S.; MURRAY, G. M.; MAGAREY, P. A.; YONOW, T.; O'BRIEN, R.; CROFT, B. J.; BARBETTI, M. J.; SIVASITHAMPARAM, K.; OLD, K. M.; DUDZINSKI, M. J.; SUTHERST, R. W.; PENROSE, L. J.; ARCHER, C.; EMMETT, R. W. Potential impact of climate change on plant diseases of economic significance to Australia. **Australasian Plant Pathology**, v. 27, n. 1, p. 15-35, 1998.

CHUNG, H.; ZAK, D. R.; LILLESKOV, E. A. Fungal community composition and metabolism under elevated CO₂ and O₃. **Oecologia**, v. 147, n. 1, p. 143-154, 2006.

COAKLEY, S. M.; SCHERM, H.; CHAKRABORTY, S. Climate change and plant disease management. **Annual Review of Phytopathology**, v. 37, p. 399-426, 1999.

CRIST, T. O.; FRIESE, C. F. The impact of fungi on soil seeds: implications for plants and granivores in a semiarid shrub-steppe. **Ecology**, v. 74, n. 8, p. 2231-2239, 1993.

CURTIS, P. S.; WANG, X. A meta-analysis of elevated CO₂ effects on woody plant mass, form, and physiology. **Oecologia**, v. 113, n. 3, p. 299-313, 1998.

DAVIDSON, E. A.; JANSSENS, I. A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. **Nature**, v. 440, p. 165-173, 9 Mar. 2006.

DEANGELIS, K. M.; BRODIE, E. L.; DESANTIS, T. Z.; ANDERSEN, G. L.; LINDOW, S. E.; FIRESTONE, M. K. Selective, progressive response of soil microbial community to wild oat roots. **The ISME Journal**, v.3, n. 2, p. 168-178, 2009.

DENEFF, K.; BUBENHEIM, H.; LENHART, K.; VERMEULEN, J.; VAN CLEEMPUT, O.; BOECKX, P.; MÜLLER, C. Community shifts and carbon translocation within metabolically-active rhizosphere microorganisms in grasslands under elevated CO₂. **Biogeosciences**, v. 4, n. 5, p. 769-779, 2007.

DERMODY, O.; WELTZIN, J. F.; ENGEL, E. C.; ALLEN, P.; NORBY, R. J. How do elevated [CO₂], warming, and reduced precipitation interact to affect soil moisture and LAI in an old field ecosystem? **Plant Soil**, v. 301, n. 1-2, p. 255-266, 2007.

DÍAZ, S.; GRIME, J. P.; HARRIS, J.; MCPHERSON, E. Evidence of a feedback mechanism limiting plant response to elevated carbon dioxide. **Nature**, v. 364, n. 6438, p. 616-617, 1993.

DRIGO, B.; KOWALCHUK, G. A.; YERGEAU, E.; BEZEMER, T. M.; BOSCHKER, H. T. S.; VAN VEEN, J. A. Impact of elevated carbon dioxide on the rhizosphere communities of *Carex arenaria* and *Festuca rubra*. **Global Change Biology**, v. 13, n. 11, p. 2396-2410, 2007.

DRIGO, B.; VEEN, J. A. V.; KOWALCHUK, G. A. Specific rhizosphere bacterial and fungal groups respond differently to elevated atmospheric CO₂. **The ISME Journal**, v. 3, n. 10, p. 1204-1217, 2009.

EBERSBERGER, D.; WERMBTER, N.; NIKLAUS, P. A.; KANDELER, E. Effects of long term CO₂ enrichment on microbial community structure in calcareous grassland. **Plant and Soil**, v. 264, n. 1, p. 313-323, 2004.

EMMETT, B. A.; BEIER, C.; ESTIARTE, M.; TIETEMA, A.; KRISTENSEN, H. L.; WILLIAMS, D.; PENUELAS, J.; SCHMIDT, I.; SOWERBY, A. The response of soil processes to climate change: results from manipulation studies of shrublands across an environmental gradient. **Ecosystems**, v. 7, n. 6, p. 625-637, 2004.

FERNANDES, F. R.; DE ALBUQUERQUE, L. C.; GIORDANO, L. D. B.; BOITEUX, L. S.; DE AVILA, A. C.; INOUE-NAGATA, A. K. Diversity and prevalence of Brazilian bipartite begomovirus species associated to tomatoes. **Virus Genes**, v. 36, n. 1, p. 251-258, 2008.

FRANKLIN, O.; MCMURTRIE, R. E.; IVERSEN, C. M.; CROUS, K. Y.; FINZI, A. C.; TISSUE, D. T.; ELLSWORTH, D. S.; OREN, R.; NORBY, R. J. Forest fine-root production and nitrogen use under elevated CO₂: contrasting responses in evergreen and deciduous trees explained by a common principle. **Global Change Biology**, v. 15, n. 1, p. 132-144, 2009.

FRENCH, S.; LEVY-BOOTH, D.; SAMARAJEEWA, A.; SHANNON, K. E.; SMITH, J.; TREVORS, J. T. Elevated temperatures and carbon dioxide concentrations: effects on selected microbial activities in temperate agricultural soils. **World Journal of Microbiology and Biotechnology**, v. 25, n. 11, p. 1887-1900, 2009.

FROMIN, N.; TARNAWSKI, S.; ROUSSEL-DELIF, L.; HAMELIN, J. BAGGS, E. M.; Aragno, M. Nitrogen fertiliser rate affects the frequency of nitrate-dissimilating *Pseudomonas* spp. in the rhizosphere of *Lolium perenne* grown under elevated CO₂ (Swiss FACE). **Soil Biology and Biochemistry**, v. 37, n. 10, p. 1962-1965, 2005.

GARRETT, K. A.; BOWDEN, R. L. An Allee effect reduces the invasive potential of *Tilletia indica*. **Phytopathology**, v. 92, n. 11, p. 1152-1159, 2002.

GARRETT, K. A.; DENDY, S. P.; FRANK, E. E.; ROUSE, M. N.; TRAVERS, S. E. Climate change effects on plant disease: genomes to ecosystems. **Annual Review of Phytopathology**, v. 44, p. 489-509, 2006.

GARTEN, C. T.; CLASSEN, A. T.; NORBY, R. J.; BRICE, D. J.; WELTZIN, J. F.; SOUZA, L. Role of N₂-fixation in constructed old-field communities under different regimes of [CO₂], temperature, and water availability. **Ecosystems**, v. 11, n. 1, p. 125-137, 2008.

GE, Y.; CHEN, C.; XU, Z.; OREN, R.; HE, J. Z. The spatial factor, rather than elevated CO₂, controls the soil bacterial community in a temperate forest ecosystem. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 76, n. 22, p. 7429-7436, 2010.

GIRAUD, T.; GLADIEUX, P.; GAVRILETS, S. Linking emergence of fungal plant diseases and ecological speciation. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 25, n. 7, p. 387-395, 2010.

GREGORY, P. J.; JOHNSON, S. N.; NEWTON, A. C.; INGRAM, J. S. I. Integrating pests and pathogens into the climate change/food security debate. **Journal of Experimental Botany**, v. 60, n. 10, p. 2827-2838, 2009.

GRIFFITHS, B. S.; RITZ, K.; EBBLEWHITE, N.; PATERSON, E.; KILLHAM, K. Ryegrass rhizosphere microbial community structure under elevated carbon dioxide concentrations, with observations on wheat rhizosphere. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 30, n. 3, p. 315-321, 1998.

GRIME, J. P. Seed banks in ecological perspective. In: PARKER, V. T.; LECK, M. A.; SIMPSON, R. L. (Ed.). **Ecology of soil seed banks**. London: Academic Press, 1989. p. 15-22.

GRÜTER, D.; SCHMID, B.; BRANDL, H. Influence of plant diversity and elevated atmospheric carbon dioxide levels on belowground bacterial diversity. **BMC Microbiology**, v. 6, n. 1, p. 68, 2006.

HAASE, S.; PHILIPPOT, L.; NEUMANN, G.; MARHAN, S.; KANDELER, E. Local response of bacterial densities and enzyme activities to elevated atmospheric CO₂ and different N supply in the rhizosphere of *Phaseolus vulgaris* L. **Soil Biology & Biochemistry**, v. 40, n. 5, p. 1225-1234, 2008.

HANSON, P. J.; EDWARDS, N. T.; GARTEN, C. T.; ANDREWS, J. A. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: a review of methods and observations. **Biogeochemistry**, v. 48, n. 1, p. 115-146, 2000.

HE, Z.; XU, M.; DENG, Y.; KANG, S.; KELLOGG, L.; WU, L.; NOSTRAND, J. D. van; HOBBIE, S. E.; REICH, P. B.; ZHOU, J. Metagenomic analysis reveals a marked divergence in the structure of belowground microbial communities at elevated CO₂. **Ecology Letters**, v. 13, n. 5, p. 564-575, 2010.

HE, Z.; PICENO, Y.; DENG, Y.; XU, M.; LU, Z.; DESANTIS, T.; ANDERSEN, G.; HOBBIE, S. E.; REICH, P. B.; ZHOU, J. The phylogenetic composition and structure of soil microbial communities shifts in response to elevated carbon dioxide. **The ISME Journal**, v. 6, n. 2, p. 259-72, 2012.

HEIMANN, M.; REICHSTEIN, M. Terrestrial ecosystem carbon dynamics and climate feedbacks. **Nature**, v. 451, n. 7176, p. 289-292, 2008.

HOCHACHKA, P. W.; SOMERO, G. N. **Biochemical adaptation**: mechanism and process in physiological evolution. Oxford: Oxford University Press, 2002. 480 p.

HORZ, H. P.; BARBROOK, A.; FIELD, C. B.; BOHANNAN, B. J. Ammonia-oxidizing bacteria respond to multifactorial global change. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 101, n. 42, p. 15136, 2004.

HU, S.; CHAPIN III, F. S.; FIRESTONE, M. K.; FIELD, C. B. CHIARIELLO, N. R. Nitrogen limitation of microbial decomposition in a grassland under elevated CO₂. **Nature**, v. 409, n. 6817, p. 188-191, 2001.

HUNGATE, B. A.; HOLLAND, E. A.; JACKSON, R. B.; CHAPIN III, F. S.; MOONEY, H. A.; FIELD, C. B. The fate of carbon in grasslands under carbon dioxide enrichment. **Nature**, v. 388, n. 6642, p. 576-579, 1997.

HUNGATE, B. A.; JAEGER III, C. H.; GAMARA, G.; CHAPIN III, F. S.; FIELD, C. B. Soil microbiota in two annual grasslands: responses to elevated atmospheric CO₂. **Oecologia**, v. 124, n. 4, p. 589-598, 2000.

HUNGATE, B. A.; JOHNSON, D. W.; DIJKSTRA, P.; HYMUS, G.; STILING, P.; MEGONIGAL, J. P.; PAGEL, A. L.; MOAN, J. L.; DAY, F.; LI, J. H.; HINKLE, C. R.; DRAKE, B. G. Nitrogen cycling during seven years of atmospheric CO₂ enrichment in a scrub oak woodland. **Ecology**, v. 87, n. 1, p. 26-40. 2006.

JANUS, L. R.; ANGELONI, N. L.; MCCORMACK, J.; RIER, S. T.; TUCHMAN, N. C.; KELLY, J. J. Elevated atmospheric CO₂ alters soil microbial communities associated with trembling aspen (*Populus tremuloides*) roots. **Microbial Ecology**, v. 50, n. 1, p. 102-109, 2005.

JONES, T. H.; THOMPSON, L. J.; LAWTON, J. H.; BEZEMER, T. M.; BARDGETT, R. D.; BLACKBURN, T. M.; BRUCE, K. D.; CANNON, P. F.; HALL, G. S.; HARTLEY, S. E.; HOWSON, G.; JONES, C. G.; KAMPICHLER, C.; KANDELER, E.; RITCHIE, D. A. Impacts of rising atmospheric carbon dioxide on model terrestrial ecosystems. **Science**, v. 280, n. 5362, p. 441-443, 1998.

JOSSI, M.; FROMIN, N.; TARNAWSKI, S.; KOHLER, F.; GILLET, F.; ARAGNO, M.; HAMELIN, J. How elevated pCO₂ modifies total and metabolically active bacterial communities in the rhizosphere of two perennial grasses grown under field conditions. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 55, n. 3, p. 339-350, 2006.

JUNK, J.; KOUADIO, L.; DELFOSSE, P.; EL JARROUDI, M. Effects of regional climate change on brown rust disease in winter wheat. **Climatic Change**, v. 135, n. 3, p. 439-451, 2016.

KANDELER, E.; TSCHERKO, D.; BARDGETT, R. D.; HOBBS, P. J.; KAMPICHLER, C.; JONES, T. H. The response of soil microorganisms and roots to elevated CO₂ and temperature in a terrestrial model ecosystem. **Plant and Soil**, v. 202, n. 2, p. 251-262, 1998.

KANDELER, E.; MOSIER, A. R.; MORGAN, J. A.; MILCHUNAS, D. G.; KING, J. Y.; RUDOLPH, S.; TSCHERKO, D. Response of soil microbial biomass and enzyme activities to the transient elevation of carbon dioxide in a semi-arid grassland. **Soil Biology & Biochemistry**, v. 38, n. 8, p. 2448-2460, 2006.

KIRSCHBAUM, M. U. F. The temperature dependence of organic-matter decomposition – still a topic of debate. **Soil Biology & Biochemistry**, v. 38, n. 9, p. 2510-2518, 2006.

LARSON, J. L.; ZAK, D. R.; SINSABAUGH, R. L. Extracellular enzyme activity beneath temperate trees growing under elevated carbon dioxide and ozone. **Soil Science Society of America Journal**, v. 66, n. 6, p. 1848-1856, 2002.

LEISHMAN, M. R.; MASTERS, G. J.; CLARKE, I. P.; BROWN, V. K. Seed bank dynamics: the role of fungal pathogens and climate change. **Functional Ecology**, v. 14, n. 3, p. 293-299, 2000.

LEKKERKERK, L. J. A.; GEIJN, S. C. V. D.; VEEN, J. A. V. Effects of elevated atmospheric CO₂-levels on the carbon economy of a soil planted with wheat. BOUWMAN A. F. (Ed.) **Soils and the Greenhouse Effect**. New York: J. Wiley, p. 423-439, 1990.

LESAULNIER, C.; PAPAMICHAIL, D.; MCCORKLE, S.; OLLIVIER, B.; SKIENA, S.; TAGHAVI, S.; ZAK, D.; VAN DER LELIE, D. Elevated atmospheric CO₂ affects soil microbial diversity associated with trembling aspen. **Environmental Microbiology**, v. 10, n. 4, p. 926-941, 2008.

LIPSON, D. A.; BLAIR, M.; BARRON-GAFFORD, G.; GRIEVE, K.; MURTHY, R. Relationships between microbial community structure and soil processes under elevated atmospheric carbon dioxide. **Microbial Ecology**, v. 51, n. 3, p. 302-314, 2006.

LLORET, F.; PENUELAS, J.; PRIETO, P.; LLORENS, L.; ESTIARTE, M. Plant community changes induced by experimental climate change: seedling and adult species composition. **Perspectives in Plant Ecology and Evolution and Systematics**, v. 11, n. 1, p. 53-63, 2009.

LOY, A.; KÜSEL, K.; LEHNER, A.; DRAKE, H. L.; WAGNER, M. Microarray and functional gene analyses of sulfate-reducing prokaryotes in low-sulfate, acidic fens reveal co-occurrence of recognized genera and novel lineages. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 70, n. 12, p. 6998-7009, 2004.

LUO, Y.; HUI, D.; ZHANG, D. Elevated CO₂ stimulates net accumulations of carbon and nitrogen in land ecosystems: a meta-analysis. **Ecology**, v. 87, n. 1, p. 53-63, 2006.

LUSSENHOP, J.; TREONIS, A.; CURTIS, P. S.; TEERI, J. A.; VOGEL, C. S. Response of soil biota to elevated atmospheric CO₂ in poplar model systems. **Oecologia**, v. 113, n. 2, p. 247-251, 1998.

MARILLEY, L.; HARTWIG, U. A.; ARAGNO, M. Influence of an Elevated Atmospheric CO₂ Content on Soil and Rhizosphere Bacterial Communities Beneath *Lolium perenne* and *Trifolium repens* under Field Conditions. **Microbial Ecology**, v. 38, n. 1, p. 39-49, 1999.

MEEHL, G. A.; STOCKER, T. F. (Coord.). Global climate projections. In: SOLOMON, S., QIN, D.; MANNING, M.; CHEN, Z.; MARQUIS, M.; AVERYT, K. B.; TIGNOR, M.; MILLER, H. L. (Ed.). **Climate change 2007: the physical science basis: contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change**. Cambridge: Cambridge University Press, 2007. p. 747-845.

MENDES, R.; KRUIJT, M.; BRUIJN, I. D.; DEKKERS, E.; VOORT, M. V. D.; SCHNEIDER, J. H. M.; PICENO, Y. M.; DESANTIS, T. Z.; ANDERSEN, G. L.; BAKKER, P. A. H. M.; RAAIJMAKERS, J. M. Deciphering the rhizosphere microbiome for disease-suppressive bacteria. **Science**, v. 332, n. 6033, p.1097-1100, 2011.

MITCHELL, E. A. D.; GILBERT, D.; BUTTLER, A.; AMBLARD, C.; GROSVERNIER, P.; GOBAT, J. M. Structure of microbial communities in Sphagnum peatlands and effect of atmospheric carbon dioxide enrichment. **Microbial Ecology**, v. 46, n. 2, p. 187-199, 2003.

MONTGOMERY, D. R. Soil. In: 2020 visions. **Nature**, v. 463, n. 7277, p. 31-32, 2010.

NIKLAUS, P. A.; ALPHEI, J.; KAMPICHLER, C.; KANDELER, E.; KÖRNER, C.; TSCHERKO, D.; WOHLFENDER, M. Interactive effects of plant species diversity and elevated CO₂ on soil biota and nutrient cycling. **Ecology**, v. 88, n. 12, p. 3153-3163, 2007.

NORBY, R. J.; COTRUFO, M. F.; INESON, P.; O'NEILL, E. G.; CANADELL, J. G. Elevated CO₂, litter chemistry, and decomposition: a synthesis. **Oecologia** v. 127, n. 2, p. 153-165, 2001.

NORBY, R. J.; LEDFORD, J.; REILLY, C. D.; MILLER, N. E.; O'NEILL, E. G. Fine-root production dominates response of a deciduous forest to atmospheric CO₂ enrichment. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 101, n. 26, p. 9689-9693, 2004.

O'NEILL, E.; LUXMOORE, R.; NORBY, R. Elevated atmospheric CO₂ effects on seedling growth, nutrient uptake, and rhizosphere bacterial populations of *Liriodendron tulipifera* L. **Plant and Soil**, v. 104, n. 1, p. 3-11, 1987.

OLWOCH, J. M.; DE RAUTENBACH, C. J. D.; ERASMUS, B. F. N.; ENGELBRECHT, F. A.; VAN JAARSVELD, A. S. Simulating tick distributions over sub-Saharan Africa: the use of observed and simulated climate surfaces. **Journal of Biogeography**, v. 30, n. 8, p. 1221-32, 2003.

PANIKOV, N. S. Understanding and prediction of soil microbial community dynamics under global change. **Applied Soil Ecology**, v. 11, n. 2-3, p. 161-176, 1999.

PATERSON, E.; HODGE, A.; THORNTON, B.; MILLARD, P.; KILLHAM, K. Carbon partitioning and rhizosphere C-flow in *Lolium perenne* as affected by CO₂ concentration, irradiance and below-ground conditions. **Global Change Biology**, v. 5, n. 6, p. 669-678, 1999.

PAUL, E. A.; CLARK, F. E. **Soil microbiology and biochemistry**. 2nd ed. San Diego: Academic Press, 1996. 340 p.

PETTERSSON, M.; BAATH, E. Temperature-dependent changes in the soil bacterial community in limed and unlimed soil. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 45, n. 1, p. 13-21, 2003.

PFENDER, W. F.; VOLLMER, S. S. **Plant Disease**, v. 83, n. 11, p. 1058-1062, 1999.

PIAO, Z.; YANG, L.; ZHAO, L.; YIN, S. Actinobacterial community structure in soils receiving long-term organic and inorganic amendments. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 74, n. 2, p. 526-530, 2008.

PRITCHARD, S. G. Soil organisms and global climate change. **Plant Pathology**, v. 60, p. 82-99, 2011. Special edition.

REICH, P. B.; KNOPS, J.; TILMAN, D.; CRAINE, J.; ELLSWORTH, D.; TJOELKER, M.; LEE, T.; WEDIN, D.; NAEEM, S.; BAHAUDDIN, D.; HENDREY, G.; JOSE, S.; WRAGE, K.; GOTH, J.; BENGSTON, W. Plant diversity enhances ecosystem responses to elevated CO₂ and nitrogen deposition. **Nature**, v. 410, n. 6830, p. 809-810, 2001.

RUNION, G.; CURL, E.; ROGERS, H. H.; BACKMAN, P. A.; RODRÍGUEZ-KÁBANA, R.; HELMS, B. E. Effects of free-air CO₂ enrichment on microbial populations in the rhizosphere and phyllosphere of cotton. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 70, n. 1-4, p. 117-130, 1994.

SCHORTEMAYER, M.; HARTWIG, U. A.; HENDREY, G. R.; SADOWSKY, M. J. Microbial community changes in rhizosphere of the white clover and perennial ryegrass exposed to free air dioxide enrichment (FACE). **Soil Biology and Biochemistry**, v. 28, n. 12, p. 1717-1724, 1997.

SMITH, P.; FANG, C.; DAWSON, J. J. C.; MONCRIEFF, J. B. Impact of global warming on soil organic carbon. **Advances in Agronomy**, v. 97, p. 1-43, 2008.

SONNEMANN, I.; WOLTERS, V. The microfood web of grassland soils responds to a moderate increase in atmospheric CO₂. **Global Change Biology**, v. 11, n. 7, p. 1148-1155, 2005.

TARNAWSKI, S.; ARAGNO, M. The influence of elevated CO₂ on diversity, activity and biogeochemical functions of rhizosphere and soil bacterial communities. In: NOSBERGER, J.; LONG, S. P.; NORBY, R. J.; STITT, M. HENDREY, G. R.; BLUM, H. (Ed.). **Managed Ecosystems and CO₂**: case studies, processes, and perspectives. New York: Springer, 2006. p. 393-412. (Ecological Studies, v. 187).

VARGHESE, R; HATHA, M. Significance of soil microorganisms with special reference to climate change. **Indian Journal of Education and Information Management**, v. 1, n. 3, 2012.

VENABLE, D. L.; BROWN, J. S. The selective interactions of dispersal, dormancy and seed size as adaptations for reducing risks in variable environments. **American Naturalist**, v. 131, n. 3, p. 360-384, 1988.

WAUGH, M. M.; KIM, D. H.; FERRIN, D. M.; STANGHELLINI, M. E. Reproductive potential of *Monosporascus cannonballus*. **Plant Disease**, v. 87, n. 1, p. 45-50, 2003.

YEATES, G. W.; TATE, K. R.; NEWTON, P. C. D. Response of the fauna of a grassland soil to doubling of atmospheric carbon dioxide concentration. **Biology and Fertility of Soils**, v. 25, n. 3, p. 307-315, 1997.

ZAK, D. R.; PREGITZER, K. S.; CURTIS, P. S.; HOLMES, W. E. Atmospheric CO₂ and the composition and function of soil microbial communities. **Ecological Applications**, v. 10, n. 1, p. 47-59. 2000a.

ZAK, D. R.; PREGITZER, K. S., CURTIS, P. S.; TEERI, J. A.; FOGEL, R.; RANDLETT, D. L. Elevated atmospheric CO₂ and feedback between carbon and nitrogen cycles. **Plant and Soil**, v. 151, n. 1, p. 105-117, 1993.

ZAK, D. R.; PREGITZER, K. S.; KING, J. S.; HOLMES, W. E. Elevated atmospheric CO₂, fine roots and the response of soil microorganisms: a review and hypothesis. **New Phytologist**, v. 147, n. 1, p. 201-222, 2000b.

ZAK, D. R.; RINGELBERG, D. B.; PREGITZER, K. S.; RANDLETT, D. L.; WHITE, D. C.; CURTIS, P. S. Soil microbial communities beneath *Populus grandidentata* crown under elevated atmospheric CO₂. **Ecological Applications**, v. 6, n. 1, p. 257-262, 1996.

ZANETTI, S.; HARTWIG, U. A.; LUSCHER, A.; HEBEISEN, T.; FREHNER, M.; FISCHER, B. U.; HENDREY, G. R.; BLUM, H.; NOSBERGER, J. Stimulation of symbiotic N₂ fixation in *Trifolium repens* L. under elevated atmospheric pCO₂, in a grassland ecosystem. **Plant Physiology**, v. 112, n. 2, p. 575-583, 1996.

ZHANG, W.; PARKER, K. M.; LUO, Y.; WAN, S.; WALLACE, L. L. HU, S. Soil microbial responses to experimental warming and clipping in a tallgrass prairie. **Global Change Biology**, v. 11, n. 2, p. 266-277, 2005.

ZOGG, G. P.; ZAK, D. R.; RINGELBERG, D. B.; MACDONALD, N. W.; PREGITZER, K. S.; WHITE, D. C. Compositional and functional shifts in microbial communities due to soil warming. **Soil Science Society of America Journal**, v. 61, n. 2, p. 475-481, Mar.-Apr. 1997.