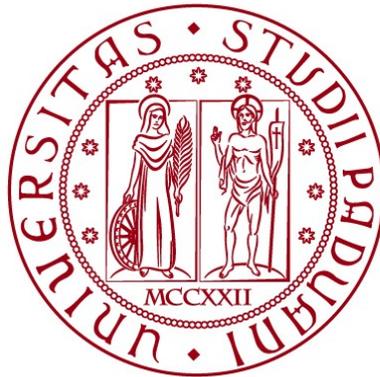


UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

DIPARTIMENTO DI BIOLOGIA

Corso di Laurea in Biologia



**UNIVERSITÀ
DEGLI STUDI
DI PADOVA**

ELABORATO DI LAUREA

**IMPORTANZA DEL MICROBIOTA DEL
SUOLO PER LA CRESCITA E LA SALUTE
DELLA PIANTA**

**Tutor: Prof. Sebastiano Nigris
Dipartimento di Biologia**

Laureando: Giovanni Dal Molin

ANNO ACCADEMICO 2023/2024

Indice

- 1. Introduzione**
 - 1.1 Il concetto di biodiversità
 - 1.2 Il suolo

- 2. La biodiversità del suolo**
 - 2.1 Le comunità microbiche associate: il microbiota
 - 2.1.1 I batteri
 - 2.1.2 I funghi
 - 2.1.3 I virus
 - 2.2 I ruoli chiave del microbiota del suolo per piante e terreni
 - 2.3 I microrganismi patogeni

- 3. Effetti benefici dell'interazione tra microrganismi e pianta**
 - 3.1 La radice e la rizosfera
 - 3.2 Le interazioni tra i microrganismi e la pianta
 - 3.3 I vantaggi per la pianta
 - 3.4 I vantaggi per l'uomo

- 4. Minacce alla biodiversità del suolo e possibili soluzioni**
 - 4.1 La situazione attuale
 - 4.2 Stress ambientale
 - 4.2.1 Gli stress abiotici
 - 4.3 Le minacce a piante, suoli, uomo e possibili soluzioni
 - 4.3.1 Agricoltura sostenibile e biofertilizzanti
 - 4.3.2 Nuove tecniche

- 5. Conclusioni**

- 6. Bibliografia**

Abstract

Il suolo è una matrice complessa composta da una parte minerale, da una percentuale variabile di materia organica inanimata, e da una grande biodiversità di esseri viventi che popolano questo ambiente. In particolare, il vastissimo insieme di microrganismi presenti costituiscono il microbiota del suolo. Un ruolo fondamentale viene svolto dalle comunità microbiche associate alle piante, con le quali sviluppano numerose interazioni mutualistiche. In questa tesi vengono trattati con particolare attenzione i diversi batteri presenti nel suolo e gli effetti benefici generati dall'interazione a livello radicale tra la pianta e queste comunità microbiche del suolo. Questo meccanismo non è completamente conosciuto ed è oggetto di studio, principalmente per cercare di alleviare gli effetti di stress abiotici e biotici che si stanno intensificando in questi decenni. Negli ultimi anni infatti è emerso il tema dell'agricoltura sostenibile, che tra le soluzioni proposte prevede l'utilizzo di microrganismi benefici, i quali potrebbero avere effetti benefici non solo sulle piante, ma anche sul loro microbiota e sull'intero microbiota del suolo. Vengono analizzati quindi diversi studi e risultati sulla possibile ottimizzazione nell'utilizzo di biofertilizzanti, oltre ad una migliore gestione dei suoli destinati all'agricoltura, salvaguardando la salute delle piante ed indirettamente anche quella dell'intero pianeta.

1. Introduzione

1.1 Il concetto di biodiversità

La biodiversità viene definita come "la variabilità tra gli organismi viventi provenienti da tutte le fonti, compresi, tra l'altro, gli ecosistemi terrestri, marini e altri ecosistemi acquatici e i complessi ecologici di cui fanno parte; ciò include la diversità all'interno delle specie, tra le specie e degli ecosistemi" dalla Convenzione della Diversità Biologica (FAO, 2020).

Soffermandosi a livello del suolo, la biodiversità comprende la varietà della vita sotterranea nella sua interezza, dai geni e le specie, alle comunità che vengono a formarsi, fino agli habitat a cui appartengono. Gli studiosi sono concordi nell'affermare che la biomassa sotterranea totale sia potenzialmente superiore rispetto a quella superficiale, così come sia maggiore per diversi ordini di grandezza in termini di biodiversità, considerando l'elevata sottostima principalmente a livello di comunità microbiche del suolo (FAO, 2020).

La perdita di biodiversità rappresenta una minaccia significativa poiché gli organismi del suolo, dopo il loro ciclo vitale, diventano parte della sostanza organica, il cui equilibrio naturale può essere alterato da cambiamenti globali come i cambiamenti climatici, che costituiscono la principale preoccupazione per la conservazione della biodiversità, l'inquinamento, sia chimico che organico, e l'eccessivo sfruttamento del terreno, con effetti dannosi verso gli ecosistemi terrestri. Questi cambiamenti hanno portato a una perdita di specie in molti ecosistemi terrestri e all'introduzione di nuove specie, con impatti significativi sul funzionamento degli ecosistemi. Importanti conseguenze sono dovute alle attività antropogeniche che hanno provocate variazioni significative nel trasferimento di azoto e fosforo, alterando di conseguenza i cicli globali dei nutrienti e provocando squilibri tra carbonio, azoto e fosforo (Nielsen et al., 2015).

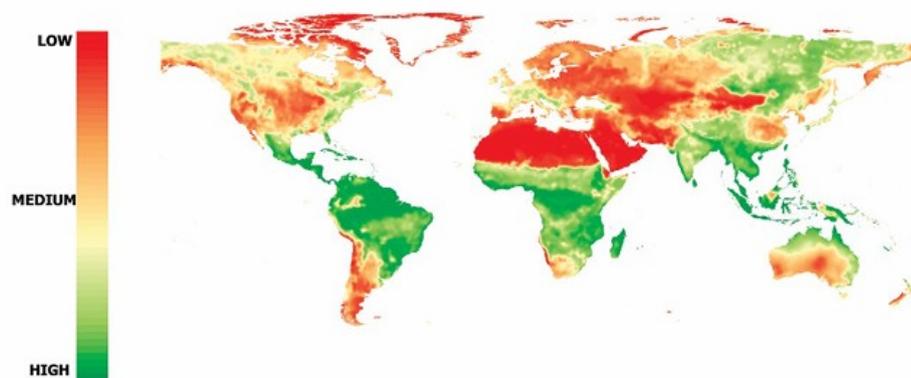


Figura 1: “Mappa di Biodiversità del Suolo. La mappa mostra un indice semplice che descrive il potenziale livello di diversità presente nei suoli del pianeta. Per effettuare questa valutazione preliminare sono stati utilizzati due set di dati. La distribuzione del carbonio microbico nel suolo, sviluppata da Serna-Chavez e colleghi (2013), è stata utilizzata come indicatore della diversità microbica del suolo, e la distribuzione dei principali gruppi di macrofauna del suolo, sviluppata da Mathieu (dati non pubblicati), è stata utilizzata come indicatore della diversità della fauna del suolo (adattato dall'Atlante Globale della Biodiversità del Suolo, JRC, 2019)” (Nielsen et al., 2015)

1.2 Il suolo

Il suolo è una matrice naturale complessa che copre le superfici terrestri, costituendo supporto e sede per attività biotiche degli ecosistemi terrestri. È composto da una parte solida, formata da elementi minerali e sostanza organica, e da una componente fluida costituita da acqua e aria. L'interazione tra le diverse componenti determina le proprietà fisiche, chimiche, meccaniche e idrologiche del suolo. Le caratteristiche dei suoli variano in funzione dell'ambiente di formazione e di diversi fattori come la roccia madre, il clima, la biomassa sia animale che vegetale, la morfologia e il tempo di formazione, con l'influenza crescente delle attività umane negli ultimi secoli (ISPRA, 2021).

La tessitura del suolo viene determinata dalle proporzioni di sabbia, limo e argilla, (triangolo di tessitura) ed influisce sulle proprietà del terreno, quali la disponibilità d'acqua, il drenaggio, la fornitura di nutrienti e l'attività biologica, oltre alle proprietà della pianta come crescita e fertilità. La superficie specifica delle particelle varia notevolmente tra suoli sabbiosi e argillosi, influenzando quindi il comportamento rispetto all'acqua e ai nutrienti (ISPRA, 2021).

Le funzioni del suolo sono innumerevoli, e spaziano dall'ambito ambientale fino a quello sociale ed agronomico/economico, come riciclo di acqua ed elementi, habitat e riserva di geni, produzione di biomassa animale e vegetale, riserva di

cibo, filtro e tampone di inquinanti e contaminanti, fonte di materie prime, ancoraggio di specie arboree, crescita e sviluppo di flora di habitat naturali, parchi e strutture ricreative oltre che vegetali di interesse industriale, forestale e farmaceutico, conservazione di beni naturali (ISPRA, 2021).

Un ruolo chiave appartiene alla sostanza organica che deriva dalla decomposizione di residui animali e vegetali ad opera dei microrganismi, essenziale per le proprietà fisiche, chimiche e biologiche del suolo. La componente biotica del suolo comprende i diversi organismi ed ha un ruolo fondamentale nelle sue funzioni come rigenerazione, stoccaggio del carbonio, sottrazione di inquinanti depurando le acque e controllo di parassiti. Le minacce al suolo coinvolgono principalmente questa componente biotica, provocando un'importante perdita di biodiversità che viene spesso sottostimata ma è cruciale per il funzionamento degli ecosistemi terrestri (ISPRA, 2021).

Ad oggi, larga parte della superficie terrestre è stata convertita per l'utilizzo da parte dell'uomo ed oltre il 15% dei suoli sono considerati degradati, principalmente aree influenzate dall'inquinamento crescente degli ultimi decenni. Inoltre, più del 40% della superficie terrestre viene classificata come ecosistemi aridi e semiaridi, percentuale in costante aumento a causa della desertificazione (Nielsen et al., 2015).

L'importanza della biodiversità del suolo è significativa anche in relazione alla salute umana tramite la regolazione delle malattie e la produzione alimentare: batteri e funghi isolati dal suolo sono utilizzati nella produzione di alimenti fermentati come salsa di soia, formaggio e vino. La relazione tra le radici delle piante e la biodiversità del suolo permette alle piante di produrre molecole antiossidanti che le proteggono e che, quando consumate, migliorano il sistema immunitario umano e la regolazione ormonale. Studi indicano che l'esposizione a suoli con una ricca biodiversità può prevenire malattie infiammatorie croniche, tra cui allergie, asma, malattie autoimmuni, infiammatorie intestinali e depressione. Inoltre, molti farmaci e vaccini derivano da organismi del suolo, inclusi antibiotici come la penicillina, la bleomicina per il cancro e l'amfotericina per infezioni fungine (FAO, 2020).

2. La biodiversità del suolo

2.1 Le comunità microbiche associate: il microbiota

I suoli ospitano ampie e diversificate comunità di organismi, che varia in dimensioni da micrometri a metri. Gli organismi del suolo, classificati per dimensioni o funzioni, sono importanti regolatori del funzionamento dell'ecosistema. I principali gruppi riconosciuti su scala dimensionale sono microrganismi, come batteri, funghi e archaea; microfauna, come protisti e nematodi con larghezze corporee inferiori a 0,1 mm; mesofauna come acari e collemboli con larghezza massima di 2 mm; macrofauna e megafauna, principalmente formiche e lombrichi di dimensioni maggiori (Nielsen et al., 2015).

Una particolare importanza viene riconosciuta ai microrganismi, principalmente batteri e funghi, che costituiscono la base della rete trofica del suolo, oltre alle loro fondamentali azioni per i cicli dei nutrienti. Le componenti batterica e fungina del suolo sono influenzate da molti fattori ecologici ed ambientali, tra cui clima, vegetazione e proprietà fisico-chimiche del suolo. Sono meno abbondanti, anche se comunque diffusi, gli archaea che rappresentano circa il 2% della comunità procariotica del suolo. La fauna del suolo, escludendo animali di grandi dimensioni, rappresenta circa il 2% della biomassa degli organismi a livello globale ed include protisti, nematodi, acari, collemboli, formiche e lombrichi. Questi ultimi, ad esempio, dominano la biomassa faunistica del suolo in gran parte dei biomi grazie alle loro dimensioni corporee relativamente grandi. La loro abbondanza e composizione sono influenzate dall'area geografica, di conseguenza anche dal clima, e dalle caratteristiche del suolo (Nielsen et al., 2015).

È importante considerare inoltre l'interconnessione presente tra il microbiota e la qualità del suolo. I microrganismi influenzano il suolo in modo diretto rilasciando sostanze che migliorano l'aggregazione delle particelle del suolo e trattengono l'umidità, mentre i funghi micorrizici formano reti di ife che facilitano il trasferimento di nutrienti e mantengono la struttura del suolo. Il microbiota del suolo può arricchirsi di microrganismi specifici che sopprimono le malattie attraverso un fenomeno noto come soppressività specifica del suolo, ottenibile anche attraverso la manipolazione specifica del microbiota del suolo, oppure attraverso l'aggiunta generica di materia organica. La presenza di rari taxa batterici può indicare la predisposizione del suolo a future malattie (Giovannetti et al., 2023).

Un suolo ideale ospita un microbioma diversificato che mobilita i nutrienti e sopprime i patogeni. Le piante stressate emettono segnali chimici per attirare microrganismi utili che aiutano nell'assorbimento di nutrienti. Inoltre, le piante

possono reclutare microrganismi per mitigare gli stress da siccità e mobilitare elementi non disponibile nel suolo. Un'importante condizione da prevenire è la disbiosi, un'alterazione dell'equilibrio microbico che può ridurre la crescita delle piante e aumentarne la suscettibilità alle malattie (Giovannetti et al., 2023).

Vengono riportati in seguito alcune importanti definizioni riguardanti il suolo, ricavate da studi precedenti e riportate da Giovannetti et al. (2023): la fertilità, ovvero la capacità del suolo di sostenere la crescita delle piante e di garantire una buona resa delle colture per l'utilizzo da parte dell'uomo, fornendo cibo, fibra o combustibile; la qualità misura l'abilità del suolo di sostenere la crescita delle piante e altri servizi ecosistemici, mantenendo la produttività biologica, la qualità ambientale e la salute di piante e animali; la salute riguarda gli attributi ecologici del suolo, come la biodiversità e la struttura della rete alimentare, che influenzano la capacità del suolo di svolgere varie funzioni, oltre alla produzione di colture specifiche; la sicurezza si riferisce al riconoscimento dell'accesso ai servizi del suolo come un diritto umano fondamentale, considerando gli aspetti culturali, finanziari e legali nella gestione del suolo.

I microrganismi benefici sono noti come rizobatteri o endofiti, ovvero batteri o funghi che vivono nella rizosfera, la sottile porzione di suolo circostante le radici, all'interno dei tessuti radicali senza causare danni e costituiscono il microbiota delle piante. Questi microrganismi benefici promuovono la crescita delle piante attraverso tre meccanismi principali: fitostimolazione, modulando i livelli di ormoni endogeni della pianta o producendo direttamente fitormoni (auxine, giberelline, citochinine ed etilene) che influenzano anche lo sviluppo delle radici; biofertilizzazione, aumentando il livello di sostanze nutritive disponibili come il fosforo attraverso l'espressione di enzimi fitasi e fosfatasi o la solubilizzazione di composti fosforici, l'azoto assimilato in amminoacidi e biomolecole attraverso la produzione di ammonio, il ferro tramite siderofori che formano complessi siderofori-Fe; biocontrollo, per proteggere la pianta dai patogeni, contribuendo così alla resistenza della pianta a malattie (Baldan et al., 2015).

Un importante fattore che regola il microbiota del suolo è la predazione, attraverso il consumo delle prede e l'influenza su risorse basali e densità delle prede. I principali gruppi predatori nel suolo includono protisti, nematodi a vita libera, collemboli, acari, lombrichi e isopodi, organismi che variano in dimensioni e modalità di alimentazione influenzando il microbioma. Analizzando i predatori più in dettaglio, i nematodi sono importanti consumatori sia di batteri che di funghi, collemboli e acari sono anch'essi consumatori diretti del microbioma, mentre i lombrichi sono tra i principali consumatori grazie alla loro efficiente assimilazione di materia organica e al tasso di ingestione, fattori che influenzano la struttura e la funzione del microbioma. Nematodi e lombrichi, invece, effettuano un'alimentazione preferenziale, selezionando le loro prede in base a

caratteristiche specifiche e condizioni ambientali del suolo (Thakur e Geisen, 2019).

Questi predatori influenzano i processi ecosistemici, come il ricambio di nutrienti e la decomposizione, migliorando le prestazioni delle piante: i predatori di batteri, ad esempio, accelerano la mineralizzazione dei nutrienti e la decomposizione della materia organica, mentre i predatori di funghi possono influenzare sia positivamente che negativamente le piante ospiti (Thakur e Geisen, 2019).

Gli effetti indiretti dei predatori superiori del microbioma sono mediati da due meccanismi, ossia la densità della popolazione e i cambiamenti nei tratti delle prede, con cascate trofiche risultanti che influenzano la popolazione microbica e i tassi di decomposizione. La presenza di onnivori nel suolo, inoltre, riduce la prevalenza di predatori chiave, limitando il loro impatto sulle comunità microbiche. In studi recenti viene mostrato che la diversità microbica del suolo raggiunge un picco a basse latitudini, suggerendo una possibile correlazione con la variazione della pressione di predazione (Thakur e Geisen, 2019).

2.1.1 I batteri

La diversità delle comunità batteriche del suolo è così vasta da rendere difficile la caratterizzazione dei singoli taxa e la documentazione riguardo la loro distribuzione globale. Nonostante oltre un secolo di studi, la maggior parte della diversità batterica del suolo rimane sconosciuta a causa della loro abbondanza e varietà, in relazione anche alla diversità degli ecosistemi terrestri. Questa complessità ostacola la comprensione dei loro contributi ai diversi processi ecosistemici, come il ciclo dei nutrienti e del carbonio, la produzione vegetale e le emissioni di gas serra. È praticamente impossibile conoscere gli attributi ecologici di migliaia di taxa batterici del suolo, molti dei quali non corrispondono ai dati esistenti sul gene dell'rRNA 16S, e per i quali sono disponibili ad oggi poche informazioni genomiche, anche per le difficoltà nella coltivazione in vitro (Delgado-Baquerizo et al., 2018).

2.1.2 I funghi

La maggior parte delle specie fungine trascorre almeno una parte del ciclo vitale nel suolo, dove svolgono ruoli ecologici fondamentali come decompositori, mutualisti o patogeni. I funghi guidano il ciclo del carbonio e mediano la nutrizione minerale delle piante sia in ecosistemi naturali che antropogenici. I fattori climatici ed edafici condizionano la ricchezza e la composizione della comunità fungina a livello globale, mentre la diversità vegetale agiscono tipicamente a livello locale (FAO, 2020).

Hanno particolare importanza nelle trasformazioni del carbonio poiché decompongono sostanze complesse e, attraverso le interazioni con la pianta,

contribuiscono agli stock di carbonio del suolo; sono coinvolti nel ciclo dei nutrienti a livello rizosferico, inclusa la fissazione dell'azoto e la mobilizzazione del fosforo, facilitando il ciclo dei nutrienti e migliorando l'assorbimento delle piante; influenzano la struttura del suolo tramite le ife che avvolgono le particelle di suolo e la produzione di sostanze; svolgono, inoltre, ruoli chiave nelle reti trofiche del suolo come mutualisti, patogeni e fornitori di cibo per altri microrganismi, oltre ad influenzare la competizione tra le piante, controllare l'abbondanza di patogeni vegetali e formare relazioni mutualistiche con batteri azotofissatori (FAO, 2020).

Lo svolgimento di questi ruoli viene limitato da attività antropiche sempre più diffuse ed intense come la deforestazione e l'agricoltura intensiva, obbligando le piante allo sviluppo di sistemi difensivi. Ad oggi, sono necessari ulteriori studi per comprendere come le attività fungine nel suolo possono migliorare questi sistemi (FAO, 2020).

2.1.3 I virus

La tassonomia virale non è necessariamente legata a quella dell'ospite, poiché taxa virali diversi possono infettare la stessa specie e membri dello stesso taxon virale possono infettare ospiti diversi. Tuttavia, nel contesto delle reti alimentari del suolo, è preferibile raggruppare i virus secondo i taxa degli ospiti che infettano. In generale, i virus agiscono come predatori e possono influenzare le comunità degli organismi ospiti a vari livelli trofici: i batteriofagi, ad esempio, provocano la lisi dei batteri ospiti, liberando contenuti cellulari come carbonio e nutrienti che diventano risorse per altri microrganismi o per le piante (FAO, 2020).

Gli effetti dei virus alla biodiversità ed alla struttura del suolo sono ancora poco conosciuti. La granulometria del suolo e i movimenti delle particelle che compongono il suolo sembrerebbero influenzare la composizione e l'infettività delle comunità virali. Alcuni studi ipotizzano che i batteriofagi temperati siano i più diffusi nel suolo perché in grado di modificare strategia di replicazione attraverso lisi o ciclo lisogeno (FAO, 2020).

2.2 I ruoli chiave del microbiota del suolo per piante e terreni

Un'importante fonte energetica per i microrganismi del suolo consiste negli essudati radicali, composti secreti dalla pianta come zuccheri, acidi organici, vitamine, ormoni, amminoacidi, acidi grassi e composti antimicrobici (Yadav et al., 2021).

Nel ciclo dei nutrienti, i microrganismi del suolo migliorano la fertilità del terreno e sono fondamentali per il riciclaggio di sostanze essenziali. Le piante assorbono nutrienti dal terreno, che vengono poi consumati dagli animali e rilasciati

nell'ambiente alla loro morte come materia organica, la quale viene in seguito decomposta dai microrganismi per rendere nuovamente disponibili i nutrienti alle piante. Questo processo include la sintesi di proteine, amminoacidi, DNA e RNA che compongono le strutture cellulari dei vari organismi. Inoltre, questi microrganismi influenzano l'erosione minerale, processo tramite cui sono rilasciati nutrienti come calcio, potassio, magnesio e fosforo nel suolo, contribuendo al ciclo degli ioni e ai nutrienti delle piante. Sono coinvolti anche nella formazione di combustibili fossili, attraverso la decomposizione di materia organica in condizioni anaerobiche nel corso di milioni di anni (Yadav et al., 2021).

I microrganismi isolati dal suolo vengono utilizzati in agricoltura come biofertilizzanti e biopesticidi, migliorando la produttività e la protezione delle colture e contribuendo alla bonifica ambientale, tema approfondito nel capitolo finale di questa tesi. È fondamentale il loro coinvolgimento nella promozione della crescita delle piante ed il miglioramento della resistenza a stress biotici ed abiotici, riducendo gli impatti negativi dei fertilizzanti chimici sull'ambiente. Essi favoriscono la fertilità del suolo e la resa delle colture, migliorando l'apporto e l'assorbimento dei nutrienti attraverso vari meccanismi come la fissazione dell'azoto, la solubilizzazione del fosforo e del potassio, e la produzione di fitormoni (Yadav et al., 2021).

In agricoltura, sempre più spesso sono utilizzati per sostituire prodotti di origine chimica per la coltivazione, competendo con i patogeni per spazio e nutrienti o nutrendosi direttamente di essi, impedendo a questi ultimi di assorbire nutrienti essenziali o rilasciando tossine per sopprimerli (Yadav et al., 2021).

Hanno anche numerose applicazioni ambientali, come la decomposizione della materia organica e il biorisanamento, trattando contaminazioni da xenobiotici, pesticidi, fanghi oleosi, metalli pesanti, idrocarburi poli-aromatici e cellulosa, riducendo l'inquinamento e migliorando la qualità del suolo. La decomposizione della materia organica è un processo che trasforma materia organica morta in molecole semplici, producendo compost, ovvero un processo regolamentato dall'uomo per il riciclaggio di scarti agricoli che include materiali come piante e letame animale. Il compostaggio avviene tramite decomposizione aerobica e anaerobica, con batteri, funghi, protozoi e muffe che iniziano la decomposizione, seguiti da collemboli, millepiedi, acari, lombrichi e coleotteri. La decomposizione produce humus, materia organica complessa che migliora la qualità del suolo, influenzando colore, stabilità e capacità di scambio cationico, e viene facilitata da enzimi idrolitici extracellulari prodotti dal microbiota del suolo, oltre ad essere influenzata da fattori ambientali come umidità, temperatura e diversità microbica (Yadav et al., 2021).

2.3 I microrganismi patogeni

Nonostante i numerosi microrganismi benefici, nel suolo sono presenti anche molti patogeni contro cui la pianta deve difendersi. Il sistema immunitario innato delle piante può spiegare la selezione di un microbiota radicale specifico. Questo sistema comprende recettori immunitari che rilevano la presenza di molecole non-self all'interno e sulla superficie delle cellule ospiti. Quando i recettori identificano molecole associate a microrganismi, ovvero i MAMPs, attivano risposte immunitarie per interrompere la moltiplicazione dei patogeni (Bulgarelli et al., 2013).

L'identificazione di recettori per il riconoscimento di pattern sulla superficie cellulare delle piante, che rilevano una vasta gamma di MAMPs, pone un dilemma interessante: i pattern sono essenziali per la difesa delle piante contro i patogeni, poiché permettono alla pianta di riconoscere e di attivare risposte immunitarie difensive in modo rapido contro microrganismi estranei e potenzialmente dannosi, ma la presenza di questi stessi recettori crea un'apparente contraddizione quando si considera la colonizzazione interna delle radici da parte degli endofiti derivati dal suolo. Questi microrganismi vivono all'interno delle piante senza causare danni apparenti, ma instaurando una relazione simbiotica con la pianta ospite per la protezione contro patogeni o la tolleranza a stress abiotici. La presenza di questi microrganismi, quindi, sarebbe giustificata se intercettassero la risposta immunitaria come i patogeni, oppure se avessero sviluppato meccanismi per non essere riconosciuti dai recettori, mimetizzando i MAMPs, ma anche se l'attivazione del sistema immunitario innato avvenisse durante la colonizzazione degli endofiti, limitando la moltiplicazione microbica a livelli insufficienti per causare una malattia (Bulgarelli et al., 2013).

I suoli soppressivi delle malattie rappresentano un fenomeno in cui il microbiota radicale svolge un ruolo cruciale nel proteggere le piante dai patogeni. Questa protezione può essere intrinseca o svilupparsi nel tempo attraverso pratiche agricole come la monocoltura. La chiave di questo fenomeno risiede nel microbiota del suolo che impedisce l'insorgenza delle malattie: la capacità di alcune piante di evitare malattie in questi suoli non è dovuta a caratteristiche genetiche proprie, quanto piuttosto all'interazione con il microbiota del suolo, evidenziando l'importanza delle comunità microbiche nella salute delle piante. Nonostante i meccanismi molecolari che innescano la formazione di suoli soppressivi siano ancora poco conosciuti, un'analisi del microbiota rizosferico delle piante di barbabietola da zucchero coltivate in questo tipo di suoli evidenzia come i cambiamenti di queste comunità microbiche, dovuti ad una grave malattia, contribuiscano al fenomeno della soppressività del suolo (Bulgarelli et al., 2013).

3. Effetti benefici dell'interazione tra microrganismi e pianta

3.1 La radice e la rizosfera

Le radici delle piante forniscono ampie superfici per l'accumulo di nutrienti tramite processi che avvengono sulla superficie delle radici. *Arabidopsis thaliana*, in particolare, è diventata un modello per lo studio della struttura cellulare e dello sviluppo radicale, con radici suddivise in tre zone longitudinali successive sovrapposte, ossia meristemica, di transizione/allungamento e di differenziazione/maturazione, e tre strati concentrici che comprendono epidermide o rizoderma, corteccia ed endoderma che circondano il sistema vascolare centrale (Tsai et al., 2023). Le radici delle piante rilasciano, sotto forma di essudati radicali, molte sostanze nel suolo, tra cui ioni, acidi organici ed inorganici, fitosiderofori, zuccheri, vitamine, aminoacidi, purine e nucleosidi. Questi composti influenzano direttamente l'ambiente a contatto con la radice, creando condizioni favorevoli per la crescita e la proliferazione di specifici microrganismi e sono essenziali per molti batteri organotrofi che dipendono da substrati organici per la loro crescita. Inoltre, a livello di cuffia radicale sono prodotte mucillagini polisaccaridiche che contribuiscono ulteriormente a modellare l'ambiente circostante (Bulgarelli et al., 2013). Questa zona associata alle radici delle piante e al suolo circostante è nota come rizosfera ed è popolata da numerosi microrganismi, soprattutto batteri dei generi *Bacillus* e *Pseudomonas*, e funghi come *Penicillium sp.*, *Trichoderma sp.*, *Aspergillus*, e *Eupenicillium spp.* (Yadav et al., 2021).

La popolazione e l'abbondanza di microrganismi rizosferici sono influenzate da diversi fattori come il tipo ed il pH del suolo, nonché altre condizioni ambientali che circondano le piante (Yadav et al., 2017). Per formare e mantenere un microbiota rizosferico distintivo, diverso da quello del suolo circostante, interviene la rizodeposizione, un processo che si verifica quando le radici delle piante interagiscono con il suolo attraverso la produzione e il rilascio di composti e cellule, contribuendo al ciclo dei nutrienti, principalmente carbonio ed azoto, stimolando la crescita microbica nella rizosfera (Bulgarelli et al., 2013).

3.2 Le interazioni tra i microrganismi e la pianta

Il microbiota colonizza preferenzialmente specifiche regioni delle radici, come gli apici e i peli radicali esposti all'ambiente: durante la colonizzazione, i batteri possono accumularsi nei solchi tra le cellule epidermiche e i peli radicali, aree che ospitano diverse comunità microbiche. Un importante esempio viene fornito da *Rhizobium* che colonizza le leguminose attraverso i peli radicali, portando alla formazione di noduli grazie ad una regolazione spazio-temporale dell'espressione

genica nella pianta e nei batteri, assicurando lo scambio di segnali tra i due partner in relazione agli stadi della nodulazione (Tsai et al., 2023). La penetrazione dei patogeni nella radice avviene spesso nella zona di allungamento, dove la barriera endodermica non è ancora completamente formata, rendendola una zona vulnerabile, oltre ai siti di emergenza delle radici laterali, dove la barriera è temporaneamente danneggiata e permette l'ingresso anche di batteri benefici. Tuttavia, sia i patogeni che i batteri benefici hanno sviluppato strategie per eludere o sopprimere l'immunità dell'ospite, come la modifica dei MAMPs per evitare il riconoscimento o la produzione di auxina per promuovere la colonizzazione. Di conseguenza, l'integrità delle barriere di diffusione endodermica e la capacità delle piante di regolare le risposte di difesa, insieme alle strategie microbiche per sopprimere l'immunità, influenzano la struttura delle comunità microbiche e lo sviluppo delle radici (Tsai et al., 2023). Inoltre, le proprietà fisico-chimiche del suolo determinano la composizione del microbioma rizosferico, seguite dalle condizioni ambientali, dal genotipo dell'ospite e dalla disponibilità di nutrienti (Pantigoso et al., 2022).

I microrganismi nella rizosfera percepiscono e interpretano i segnali prodotti sia da loro stessi che da altri microrganismi e dalle piante, e possono influenzare l'ospite attraverso il rilascio di molecole di segnalazione. Questi segnali sono coinvolti nell'induzione di immunità nelle piante, nel migliorare la tolleranza allo stress, nell'ottimizzazione di crescita, salute e nutrizione delle piante, nonché nel mantenimento del microbioma rizosferico. Esempi di tali molecole includono lattoni N-acil-omoserina, fattori di segnale diffusibili, dichetopiperazine, molecole fitormonali e composti organici volatili (Pantigoso et al., 2022).

Le interazioni tra microrganismi e piante possono verificarsi sia a livello di singolo ceppo che di microbioma, e queste interazioni possono essere benefiche, neutre o dannose. I meccanismi di segnalazione nella rizosfera possono essere classificati in base al percorso della comunicazione ed agli organismi coinvolti: tra microrganismi avviene principalmente attraverso il meccanismo del Quorum Sensing (QS), importante anche nella comunicazione tra batteri e funghi associati alle piante; tra pianta e rizobatteri attraverso essudati radicali che fungono da segnali, riconosciuti dai microrganismi tramite recettori di riconoscimento di pattern, fondamentali per stabilire interazioni benefiche. Diversi gruppi chimici essudati servono sia come fonti di nutrimento sia come segnali per vari microrganismi nella rizosfera; tra rizobatteri e pianta attraverso molecole segnali di produzione microbica che influenzano lo sviluppo, l'espressione genica e le risposte delle piante a stress e infezioni, inclusi MAMPs come lipopolisaccaridi, peptidoglicani, flagellina e chitina, che attivano risposte di difesa sistemica e resistenza sistemica acquisita nelle piante. Altri segnali, come i fattori Nod e Myc

prodotti da rizobi e micorrize, avviano la simbiosi con le piante (Pantigoso et al., 2022).

Un'importante interazione consiste nelle micorrize, simbiosi tra funghi non patogeni e le radici delle piante, diffuse in quasi tutte le specie vegetali e caratterizzate da benefici reciproci. La classificazione delle micorrize si basa sulle caratteristiche anatomiche dell'interfaccia radice-fungo e sulla tassonomia di entrambi i partner. I funghi micorrizici principali sono gli arbuscolari, presenti in circa il 90% delle famiglie vegetali, con una bassa diversità di specie ed una comunità influenzata dalla fertilità del suolo con effetti variabili sulla crescita delle piante, e gli ectomicorrizici, molto più diversificati in specie. Il processo di formazione della simbiosi micorrizica comporta il riconoscimento, l'infezione e la colonizzazione delle radici da parte del fungo (Paul et al., 2007).

L'effetto benefico principale svolto dalle micorrize verso la pianta consiste nel migliorare l'assorbimento di nutrienti, ma possono anche essere utili nella degradazione di inquinanti e nella protezione da tossicità, diventando però svantaggiose per le piante ospiti in condizioni di alta disponibilità di nutrienti. Infine, creano un "effetto micorrizosfera" a livello radicale che altera la composizione microbica del suolo. Questo effetto è legato alla permeabilità della membrana radicale e ai cambiamenti nella composizione degli essudati radicali, che possono influenzare il microbiota del suolo (Paul et al., 2007).

3.3 I vantaggi per la pianta

I microrganismi benefici possono solubilizzare fosforo, potassio e zinco, fissare l'azoto, produrre siderofori per la biofortificazione del ferro e aumentare la resa delle colture. Inoltre, possono rimuovere contaminanti, inibire patogeni e produrre sostanze utili (Yadav et al., 2017).

Recenti ricerche suggeriscono che il microbiota radicale delle piante sia influenzato da composti chimici specifici, come le cumarine, prodotte dalle radici in terreni con carenze di nutrienti per favorire interazioni tra l'ospite vegetale e i microrganismi, migliorando l'assorbimento del ferro. Allo stesso modo, è stato evidenziato che la biosintesi di camalexina nelle radici può influenzare la promozione della crescita da parte di diversi ceppi batterici, anche se senza implicazioni nutrizionali dirette. Altre ricerche hanno dimostrato che amminoacidi, acido shikimico e acido chinico, aumentati in condizioni carenza di fosforo, sono preferenzialmente assorbiti da microrganismi benefici per la crescita delle radici. Questo suggerisce che le piante regolano i loro essudati radicali per stimolare la proliferazione di microrganismi che aiutano nell'acquisizione di nutrienti o nella comunicazione pianta-microrganismo (Pantigoso et al., 2022).

Particolare importanza viene attribuita ai rizobatteri coinvolti nel processo di promozione della crescita della pianta, noti anche come PGPR (Plant Growth-Promoting Rhizobacteria), appartenenti ai generi *Bacillus*, *Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Penicillium* e *Rhizobium* (Bulgarelli et al., 2013). La ricerca ha dimostrato che l'inoculo di PGPR o il trattamento delle piante con composti segnale microrganismo-pianta possono stimolare la crescita delle colture e migliorare la tolleranza agli stress abiotici come siccità, calore e salinità. Queste strategie sono diventate cruciali per ridurre l'uso di fertilizzanti sintetici e prodotti chimici, portando alla formulazione di prodotti multifunzionali a base di PGPR per l'agricoltura commerciale. La co-evoluzione pianta-microrganismo ha portato alcuni batteri a diventare endofiti intracellulari facoltativi, e i PGPR hanno mostrato di migliorare l'assorbimento di acqua e nutrienti e la tolleranza agli stress. I PGPR influenzano positivamente la crescita delle piante e la loro risposta agli stress ambientali attraverso la produzione di vari fitormoni, migliorando così la sostenibilità agricola e la resa delle colture (Backer et al., 2018).

Quando i rizobatteri si insediano a livello della pianta, possono influenzarne la crescita attraverso diversi meccanismi molecolari presentati in seguito:

- la fissazione biologica dell'azoto, un processo mediante il quale l'azoto gassoso (N_2) viene ridotto ad ammoniaca grazie al complesso enzimatico nitrogenasi, noto soprattutto nella simbiosi tra rizobi e leguminose (Bulgarelli et al., 2013);
- la solubilizzazione del fosforo, elemento disponibile nel sottosuolo per meno del 5%, tramite la produzione di acidi organici o fosfatasi, che liberano ortofosfato dai pool di fosforo inorganico e organico, anche se la distinzione tra solubilizzazione microbica diretta e stimolazione indiretta delle radici da parte dei microrganismi non è ancora stata chiarita (Bulgarelli et al., 2013);
- l'aumento di ferro disponibile, elemento abbondante nel terreno ma poco disponibile alle piante a causa della bassa solubilità degli ossidi ferrici, grazie ad alcuni microrganismi che rilasciano acidi organici e siderofori in condizioni di carenza di ferro, creando una competizione rizosferica per l'assorbimento del ferro tra batteri e piante (Bulgarelli et al., 2013);
- la produzione di fitormoni come auxine, citochinine, gibberelline, acido abscissico ed etilene, composti chimici che regolano la crescita e lo sviluppo delle piante, sebbene l'effetto sulla crescita delle piante non sia sempre chiaro (Bulgarelli et al., 2013);
- l'interferenza con il Quorum Sensing, un meccanismo di regolazione genica basato sulla densità cellulare attraverso il rilascio e l'accumulo di molecole segnale chiamate autoinduttori ed efficaci a brevi distanze e ad

alta concentrazione (Pantigoso et al., 2022), studiato in batteri per la difesa contro il patogeno *Alternaria alternata* nelle piante di pomodoro. Quando la concentrazione di queste molecole raggiunge una certa soglia, viene attivato un regolatore che modula l'espressione genica, consentendo ai batteri di coordinare comportamenti collettivi come virulenza, formazione di biofilm, simbiosi e sopravvivenza (Backer et al., 2018). Infine, possono modificare l'architettura radicale, come viene studiato in *Arabidopsis thaliana*, in modo simile alla risposta auxinica (Bulgarelli et al., 2013);

- il rilascio di composti volatili, come documentato in diversi tipi di *Bacillus*, per la promozione della crescita, la resistenza sistemica nelle piante ed il coinvolgimento in diverse vie ormonali come quella auxinica (Bulgarelli et al., 2013), efficaci a lunghe distanze e a bassa concentrazione (Pantigoso et al., 2022);
- il biocontrollo, ovvero la soppressione di organismi patogeni mediante l'uso di altri organismi viventi, proteggendo la pianta attraverso la produzione di composti antimicrobici, derivati dal metabolismo secondario o dalla sintesi peptidica a partire dall'acido corismico. I ceppi di biocontrollo non promuovono direttamente la crescita delle piante ma influenzano i PGPR e hanno effetto di soppressione dei patogeni. Nelle interazioni pianta-microrganismi più complesse si ipotizza il ruolo di molecola segnale da parte di 2,4-DAPG (Bulgarelli et al., 2013);
- la resistenza sistemica indotta contro diversi patogeni tramite l'inoculo di batteri non patogeni, basata sulla segnalazione del jasmonato e dell'etilene, preparando le piante a reagire più rapidamente e con maggiore forza all'attacco di patogeni. Questo tipo di risposta è stata osservata con molti microrganismi e i loro MAMPs, componenti derivati cellulari come flagelli, componenti dell'involucro cellulare e siderofori. Le risposte delle piante sono state studiate in *Arabidopsis*, ma osservate anche in fagioli, ravanelli, riso, tabacco e pomodoro (Bulgarelli et al., 2013).

A livello globale, gli studi sull'uso dei PGPR analizzati da Backer et al. (2018) si sono concentrati principalmente su colture commerciali come cotone, canna da zucchero, tabacco e juta. I rizobatteri svolgono un ruolo cruciale nella crescita di queste colture, specialmente in condizioni di stress come la carenza di nutrienti. Per esempio, la loro applicazione con fosforo rivestito ha migliorato la crescita e la qualità del cotone, mentre i consorzi di PGPR hanno mostrato effetti positivi sul controllo dei nematodi e sulla resa. Analogamente, nella canna da zucchero, ceppi di PGPR come *Bacillus* e *Burkholderia* hanno dimostrato capacità di fissazione dell'azoto e di biocontrollo contro micopatogeni, con effetti positivi sulla crescita e sull'efficienza dei fertilizzanti. Anche nel tabacco, i PGPR hanno migliorato la crescita e il biocontrollo di malattie fungine e batteriche. Per la juta, ceppi di

Staphylococcus e *Bacillus* hanno mostrato efficacia sia nella promozione della crescita sia nel controllo dei fitopatogeni. Questi risultati evidenziano l'importanza dei PGPR nel migliorare la produttività e la sostenibilità delle colture in diverse condizioni agronomiche (Backer et al., 2018).

La stimolazione della crescita delle piante avviene attraverso la fissazione dell'azoto, la produzione di regolatori della crescita come acido indolacetico (IAA), acidi gibberellici e citochinine, e il biocontrollo dei fitopatogeni tramite antibiotici, antimicotici e siderofori (Yadav et al., 2017).

Gli endofiti batterici apportano benefici significativi alla crescita delle piante, in particolare attraverso la produzione di siderofori, che sono composti chelanti ad alta affinità per il ferro. Questi siderofori migliorano la disponibilità di ferro all'interno dei tessuti vegetali e forniscono un vantaggio competitivo contro i patogeni, contribuendo così al biocontrollo. La secrezione di enzimi litici come le endoglucanasi, inoltre, facilita l'ingresso e la diffusione degli endofiti nei tessuti vegetali e agisce contro i microrganismi patogeni (Baldan et al., 2015). In un lavoro svolto da Baldan et al. (2015) su ceppi batterici endofiti di vite della cultivar Glera sulla crescita delle radici di *Arabidopsis*, viene evidenziato il ruolo determinante svolto dall'ormone auxina: con l'inoculo di ceppi batterici produttori di IAA si osserva un aumento significativo dei livelli di auxina nelle radici e di un'importante modifica dell'architettura radicale. Inoltre, la solubilizzazione del fosfato è stata associata all'aumento delle radici laterali e della biomassa radicale, suggerendo che i ceppi di endofiti della Glera abbiano un grande potenziale per l'utilizzo come biofertilizzanti e agenti di biocontrollo, contribuendo a una viticoltura più sostenibile.

3.4 I vantaggi per l'uomo

I microrganismi benefici provenienti da ambienti naturali ed estremi, così come quelli associati alle piante, sono promettenti per vari usi, tra cui applicazioni nutrizionali nell'alimentazione umana e animale. Questi microrganismi, in particolare i produttori di fitasi, migliorano la biodisponibilità dei minerali nei cereali, aumentando l'assorbimento di ferro e zinco e riducendo il contenuto di fitati che inibiscono tali minerali. Ad esempio, l'aggiunta di fitasi esogena nei porridge di cereali migliora la biodisponibilità del ferro, e l'uso di bifidobatteri nella panificazione riduce i fitati e aumenta il Fe-assorbibile (Yadav et al., 2017).

La moderna agricoltura ha ridotto la diversità delle colture, concentrandosi su specie ad alta resa ma povere di ferro e zinco, con conseguente malnutrizione da micronutrienti. La biofortificazione e l'uso di PGPR sono strategie emergenti per migliorare la disponibilità di nutrienti nelle colture alimentari principali. I PGPR mobilitano i nutrienti attraverso vari meccanismi, rendendo le piante più nutritive e resistenti. L'attenzione si sta anche spostando verso lo sviluppo di alimenti

funzionali e probiotici, che migliorano la salute intestinale e prevengono diverse malattie. I probiotici, come le specie di *Lactobacillus*, sono utilizzati per fermentare alimenti e bevande, migliorando la conservazione e apportando benefici alla salute dell'ospite. Questi microrganismi vivi migliorano l'equilibrio microbico, hanno proprietà antimicrobiche, e sono utilizzati in applicazioni farmaceutiche per trattare disturbi intestinali, diarrea, intolleranza al lattosio, e modulare il sistema immunitario (Yadav et al., 2017).

4. Minacce alla biodiversità del suolo e possibili soluzioni

4.1 La situazione attuale

Negli ultimi anni l'UE ha stabilito otto obiettivi che propongono nuovi indicatori fisici, chimici, biologici e socioeconomici per monitorare lo stato del suolo, ma i parametri proposti potrebbero essere inadeguati per tutti gli ecosistemi e l'insieme di indicatori è limitata, con una scarsa rappresentanza delle proprietà biologiche, nonostante il loro impatto sulla fertilità del suolo e sulla salute delle piante e umana. Sebbene l'UE riconosca l'importanza del microbiota del suolo, il monitoraggio della biodiversità microbica non è incluso tra gli indicatori principali. Grazie ai progressi nella tecnologia di sequenziamento, sono in fase di studio nuovi criteri basati sulla diversità di questi microrganismi per migliorare la valutazione della qualità del suolo (Giovannetti et al., 2023).

Il quadro dei "Limiti planetari" definisce uno spazio operativo sicuro per l'umanità, basato sui processi che regolano la stabilità del pianeta. L'attuale perdita di biodiversità ha superato soglie critiche, con un tasso di estinzione delle specie tra 100 e 1.000 volte superiore al corso naturale, causato da cambiamenti climatici rapidi ed attività antropiche. Questo indica che la Terra non può sostenere tale perdita senza un significativo esaurimento della resilienza dell'ecosistema. Come riportato dal Living Planet Report 2020 del WWF, l'Indice del Pianeta Vivente ha registrato un calo medio del 68% delle popolazioni monitorate di vertebrati, ma oggi si cerca di includere anche gli invertebrati per una maggior comprensione delle variazioni di popolazioni della fauna selvatica. La biodiversità del suolo è minacciata da attività umane, cambiamenti climatici e disastri ambientali, spesso determinati dall'uomo come deforestazione, urbanizzazione, intensificazione agricola, perdita di materia organica nel suolo, inquinamento, salinizzazione, incendi, erosione e frane (FAO, 2020). Pratiche come la conversione dei terreni, l'eccesso di fertilizzazione, l'uso smodato di pesticidi, l'inquinamento e l'aumento delle emissioni di gas serra hanno causato la progressiva degradazione del suolo. L'agricoltura industriale attuale, focalizzata sulla massimizzazione della produttività mediante la coltivazione di monoculture o rotazioni semplici, utilizza alti input di prodotti agrochimici e lavorazioni intensive del suolo. Questa strategia, efficace a breve termine, è spesso associata a impatti ambientali negativi come degrado del suolo, inquinamento delle acque, emissioni di gas serra e perdita di biodiversità. L'agricoltura intensiva è tra le principali minacce alla biodiversità e ai servizi ecosistemici, causando alterazioni strutturali che riducono la produttività del suolo e la salute degli ecosistemi. Di conseguenza, sono necessarie pratiche agricole sostenibili per soddisfare la domanda alimentare mondiale e, al tempo stesso, preservare la biodiversità. Il

suolo, inoltre, essendo una risorsa non rinnovabile, risente in modo duraturo la degradazione degli agroecosistemi (Hartmann e Six, 2023).

La biodiversità del suolo può, per esempio, mitigare queste minacce: l'integrazione di microrganismi, piante e lombrichi, rispettivamente note come bioaumento, fitodepurazione e vermirisanamento, sono strumenti di biorisanamento che dimostrano particolare efficienza nella rimozione di idrocarburi da suoli contaminati. Si registra un sempre maggiore utilizzo di tecnologie di biorisanamento che sfruttano organismi del suolo per degradare contaminanti come idrocarburi. Particolare importanza viene attribuita ai microrganismi coinvolti nei cicli biogeochimici, nella nutrizione delle piante, nel sequestro del carbonio e nella mitigazione delle emissioni di gas serra: le piante possono assorbire CO₂ e, attraverso la decomposizione microbica, immagazzinarla nel suolo a lungo termine, contribuendo alla mitigazione dei cambiamenti climatici. I microrganismi del suolo aiutano anche a ridurre le emissioni di N₂O derivanti dall'uso di fertilizzanti azotati. Soluzioni basate sulla natura, come l'uso di ceppi batterici che fissano l'azoto, possono sostituire i fertilizzanti minerali, riducendo l'inquinamento delle acque e le emissioni di gas serra (FAO, 2020).

Prodotti biologici come i biocontrolli e i biostimolanti possono migliorare la struttura del suolo promuovendo la crescita delle piante, aumentando la tolleranza agli stress abiotici e migliorando la biodiversità e l'attività microbica. Tuttavia, il successo nell'uso di inoculanti microbici dipende dalla capacità di insediarsi nel suolo e dalla loro influenza sulle comunità microbiche locali. Promuovere le specie microbiche autoctone attraverso la selezione indiretta mediata dall'ospite potrebbe essere un approccio più sostenibile rispetto all'introduzione di nuove specie con effetti incerti a lungo termine (Hartmann e Six, 2023).

4.2 Stress ambientali

I meccanismi che regolano la tolleranza allo stress nelle piante sono complessi a causa della natura sessile delle piante. Migliorare la tolleranza allo stress attraverso metodi convenzionali o ingegneria genetica è lungo e controverso, ma i microrganismi benefici PGPR stanno diventando il principale target di studio per la gestione dello stress e lo sviluppo di un'agricoltura resiliente ai cambiamenti climatici. Recenti studi molecolari hanno approfondito i meccanismi delle interazioni tra pianta e microrganismo, rivelando come i PGPR migliorino la tolleranza delle piante a vari stress, soprattutto verso quelli abiotici (Backer et al., 2018).

Comunemente, si pensa che fattori abiotici quali pH ed umidità governino la struttura del microbioma del suolo, soprattutto su scale spaziali ampie, ma negli ultimi tempi l'attenzione si è spostata anche verso i fattori biotici. Mentre la

competizione per i nutrienti tra batteri e funghi gioca un ruolo centrale nella regolazione del microbioma del suolo, su scale spaziali minori, invece, i predatori influenzano l'abbondanza e la composizione del microbioma. Le piante, ad esempio, modellano il loro microbiota, influenzando batteri e funghi micorrizici. Predatori che si nutrono preferenzialmente di funghi possono aumentare il rapporto batteri/funghi con effetti diversi percepiti dalla pianta (Neshat et al., 2022).

4.2.1 Gli stress abiotici

Si stima che, attualmente, circa il 70% della produzione agricola mondiale venga persa a causa di stress abiotici come salinità, alte temperature e siccità: la salinità, ad esempio, è dannosa quando l'evaporazione supera le precipitazioni poiché causa l'accumulo di sali nel suolo. Ad oggi, circa il 6% delle terre emerse è soggetto a salinità ed il 20% delle terre irrigate soffre di salinità secondaria, ma si stima che in futuro, oltre il 50% delle terre coltivabili subiranno gli effetti della salinità (Neshat et al., 2022).

La salinità è uno degli stress abiotici con conseguenze più gravi sulle colture poiché influenza negativamente terreni irrigati e provoca squilibri ionici, soprattutto tra sodio e potassio, oltre all'accumulo di specie reattive dell'ossigeno che causano stress ossidativo nelle piante. Sono quindi necessarie soluzioni che limitino questo stress come l'utilizzo di PGPR che, colonizzando le radici, forniscono nutrienti e producono fitormoni per migliorare la tolleranza delle piante. Uno studio precedente, analizzato da Neshat et al. (2022), dimostra che l'inoculo con *Enterobacter* sp. *S16-3* e *Pseudomonas* sp. *C16-20* migliora diversi parametri della colza sotto stress salino, una coltura ricca di olio e proteine, spesso colpita da questo stress che ne inibisce la crescita e ne provoca l'accumulo di ioni tossici a livello fogliare, con conseguenti danni cellulari e stress idrico. L'inoculo di questi batteri, infatti, riduce i livelli di sodio tossico tramite secrezione di esopolisaccaridi ed aumento nell'espressione di pompe antiporto Na^+/H^+ , mentre aumentano i livelli di potassio (Neshat et al., 2022).

4.3 Le minacce a piante, suoli, uomo e possibili soluzioni

Con una popolazione mondiale in crescita e una maggiore frequenza di siccità e malattie attribuibili al cambiamento climatico, è fondamentale aumentare l'approvvigionamento alimentare in modo sostenibile. I fertilizzanti sintetici e i prodotti agrochimici hanno aumentato la resa delle colture e ridotto la povertà e la fame, ma hanno anche causato inquinamento, degrado del suolo e perdita di biodiversità. Inoltre, gran parte dell'azoto dei fertilizzanti viene dispersa nell'ambiente, causando inquinamento e bassa efficienza d'uso. L'applicazione di fertilizzanti, agenti fitosanitari e ammendanti del suolo ha un importante impatto

sulla relazione tra la struttura del suolo e i microbiomi. L'agricoltura industriale si focalizza sulla massimizzazione della produttività mediante la coltivazione di monoculture o rotazioni semplici, utilizzando alti input di prodotti agrochimici e operazioni intensive del suolo. Questa strategia, sebbene efficace nel breve termine, è spesso associata a impatti ambientali negativi come degradazione del suolo, inquinamento delle acque, emissioni di gas serra e perdita di biodiversità. Adattare le strategie di gestione agricola per bilanciare la resa delle colture e la protezione delle risorse è essenziale per sostenere la produzione alimentare in una popolazione mondiale in costante crescita. Pratiche agricole come la gestione meccanica del suolo, la gestione delle colture e l'uso di input esterni come fertilizzanti, pesticidi e prodotti biologici, influenzano significativamente il microbioma del suolo, alterando le proprietà strutturali del suolo. A differenza dell'agricoltura industriale, le pratiche di gestione integrata della fertilità del suolo e di gestione integrata dei parassiti combinano l'uso di prodotti agrochimici con fertilizzanti organici, agenti di controllo biologico e specie vegetali efficienti in termini di risorse. Questi approcci mirano a sostenere la fertilità del suolo, aumentare la biodiversità e migliorare la struttura del suolo a lungo termine. I condizionatori del suolo, come il biochar, vengono utilizzati per migliorare la salute del suolo. Questo, ad esempio, aumenta il sequestro del carbonio, trattiene i nutrienti, regola l'umidità e migliora la struttura del suolo, influenzando positivamente la biomassa, la composizione e l'attività microbica, ma possono anche ridurre i patogeni delle piante, attivare i meccanismi di difesa delle piante e stimolare la degradazione microbica di pesticidi (Hartmann e Six, 2023).

I fertilizzanti minerali forniscono nutrienti direttamente alle piante, riducendo la dipendenza dal ciclo dei nutrienti del microbioma del suolo. Tuttavia, questo porta a una limitazione del carbonio per i microrganismi, aumentando la decomposizione degli agenti leganti organici e riducendo la stabilità degli aggregati del suolo. Al contrario, i fertilizzanti organici come letame e compost richiedono la decomposizione microbica, migliorando l'abbondanza e la diversità microbica. Inoltre, fungono da substrati complessi che promuovono la formazione di aggregati, lo sviluppo delle reti ifali fungine e la produzione di polisaccaridi microbici, migliorando la struttura del suolo. La concimazione organica, invece, aumenta l'attività della fauna del suolo, come i lombrichi, che migliorano l'aggregazione e la porosità del suolo. L'incorporazione dei residui colturali dopo la raccolta migliora ulteriormente i livelli di umidità, la stabilità degli aggregati e la resistenza alla compattazione del suolo, influenzando positivamente la diversità e l'attività microbica, il ciclo dei nutrienti e la presenza di agenti patogeni (Hartmann e Six, 2023).

La concimazione organica aumenta l'attività della fauna del suolo, come i lombrichi, che migliorano l'aggregazione e la porosità del suolo. L'incorporazione

dei residui colturali dopo la raccolta migliora ulteriormente i livelli di umidità, la stabilità degli aggregati e la resistenza alla compattazione del suolo, influenzando positivamente la diversità e l'attività microbica, il ciclo dei nutrienti e la presenza di agenti patogeni (Gupta et al., 2022).

L'uso di pesticidi, sempre più comune nella coltivazione commerciale, ha un forte impatto negativo sul microbiota del suolo. I pesticidi influenzano il microbiota in modi diversi: alcuni li utilizzano come fonte energetica e nutrizionale, mentre altri ne subiscono la tossicità. Questo impatto altera la rete ecologica microbica, provocando effetti indiretti sui processi del suolo. Per esempio, l'erbicida sulfonilurea interferisce con la sintesi di valina, leucina e isoleucina, mentre il glifosato aumenta la mineralizzazione di carbonio e azoto, segnalando un'attività microbica più alta senza influenzare la biomassa microbica del suolo a dosi normali, ma riducendola a dosi elevate. Alcuni studi precedenti indicano che i pesticidi aumentano le emissioni di CO₂ nel suolo, potenzialmente a causa dell'aumento dell'energia richiesta per i processi cellulari o dell'incremento della popolazione microbica che degrada i pesticidi (Gupta et al., 2022).

Prodotti biologici come agenti di biocontrollo e i biostimolanti possono migliorare la struttura del suolo promuovendo la crescita delle piante, aumentando la tolleranza agli stress abiotici e migliorando la biodiversità e l'attività microbica. Tuttavia, l'uso di inoculanti microbici comporta diverse sfide poiché il loro successo dipende dalla capacità di insediarsi nel suolo e dalla loro influenza sulle comunità microbiche locali. Promuovere le specie microbiche autoctone attraverso la selezione indiretta mediata dall'ospite potrebbe essere un approccio più sostenibile rispetto all'introduzione di nuove specie con effetti incerti a lungo termine. L'applicazione di fertilizzanti, agenti fitosanitari e condizionatori del suolo ha un impatto significativo sulla relazione tra la struttura del suolo e i microbiomi. A differenza dell'agricoltura industriale, le pratiche di gestione integrata della fertilità del suolo e di gestione integrata dei parassiti combinano l'uso di prodotti agrochimici con fertilizzanti organici, agenti di controllo biologico e piante efficienti in termini di risorse (Hartmann e Six, 2023).

4.3.1 Agricoltura sostenibile e biofertilizzanti

I microrganismi come biofertilizzanti sono considerati fondamentali per un'agricoltura sostenibile poiché migliorano la produttività delle piante senza danneggiare gli ecosistemi naturali. Le bioformulazioni microbiche si classificano in quattro tipi principali: batteri azotofissatori, microrganismi solubilizzanti del fosforo, microbiomi di compostaggio e biopesticidi. Questi microrganismi, oltre ai loro ruoli specifici, possono produrre polisaccaridi, fitormoni, aminoacidi e

siderofori, contribuendo ulteriormente al miglioramento delle colture (Yadav et al., 2021).

Gli inoculanti microbici, che contengono cellule vive o dormienti di batteri o funghi, migliorano la fertilità del suolo e la produttività delle piante fissando l'azoto e solubilizzando nutrienti essenziali come fosforo, potassio, zinco e ferro. A differenza dei fertilizzanti chimici, i biofertilizzanti non sono una fonte diretta di nutrienti, ma facilitano l'accesso delle piante ai nutrienti disponibili. Tra i più famosi troviamo gli azotofissatori come *Azotobacter*, *Rhizobium*, *Azospirillum* e *Azolla*, cianobatteri come *Anabaena*, batteri solubilizzanti il fosfato come *Pseudomonas sp.* e funghi micorrizici arbuscolari. Inoltre, la formulazione dei biofertilizzanti include batteri produttori di fitormoni e microrganismi litici (Yadav et al., 2021).

I progressi biotecnologici e bioinformatici degli ultimi anni hanno permesso la modificazione genetica dei ceppi di PGPR per ottimizzare la promozione della crescita delle piante, i biofertilizzanti, il biorisanamento, la tolleranza alle biomolecole, la mobilizzazione dei nutrienti, il biocontrollo dei parassiti e la riduzione degli stress. La formulazione e l'utilizzo di ceppi PGPR offrono numerosi benefici a livello rizosferico, rendendoli ideali come bioinoculanti, biofertilizzanti e biopesticidi. Queste soluzioni devono essere efficaci in diverse condizioni climatiche, geografiche e ambientali, sebbene possano influenzare negativamente il loro potenziale. Nonostante diverse problematiche, i ricercatori hanno sviluppato biofertilizzanti e biopesticidi di alta qualità con una migliore durata di conservazione. La loro applicazione nell'agricoltura sostenibile e biologica ha un grande potenziale per migliorare la produttività delle colture, la fertilità del suolo, la resilienza agli stress e il biorisanamento dei terreni contaminati. La maggior parte dei prodotti PGPR commercializzati provengono dagli Stati Uniti, con progressi limitati nell'UE e nei paesi meno sviluppati (Nagrle et al., 2023).

L'adozione globale dei PGPR potrebbe aiutare a raggiungere gli Obiettivi di Sviluppo Sostenibile delle Nazioni Unite, in particolare il progetto "Fame Zero", migliorando la produttività agricola e riducendo la dipendenza dai prodotti chimici.

Attualmente, le applicazioni dei PGPR sono limitate principalmente a leguminose e cereali, ma dovrebbero essere estese efficacemente anche ad altre colture già nei prossimi anni. Prima della produzione massiva e dell'applicazione in campo, è necessario un sistema di somministrazione ottimale (Nagrle et al., 2023).

Un metodo promettente per migliorare la diversità e l'efficacia degli inoculanti microbici è l'isolamento ad alto rendimento di microrganismi benefici, un approccio che utilizza diluizioni limitate e terreni selettivi per isolare e caratterizzare microrganismi dalla rizosfera. Per migliorare l'efficacia degli

inoculanti vengono studiate comunità sintetiche dette SynCom che aumentano la diversità dei ceppi inoculati e migliorano le prestazioni rispetto all'inoculo di un ceppo singolo. Le comunità sintetiche SynCom create con questi microrganismi possono essere testate per identificare le combinazioni più efficaci per migliorare la crescita delle piante (Hu et al., 2021).

Tra le principali problematiche ci sono lo screening e la selezione degli inoculanti, la conservazione e la colonizzazione della rizosfera e l'uso di biorisanamento e fertilizzanti (Backer et al., 2018). Questi biostimolanti possono essere formulati in polveri, pellet, gel o granuli. Sono importanti gli alginati, utilizzati per incapsulare i PGPR per un rilascio lento dei ceppi batterici. Per ottenere una biomassa sufficientemente efficace di PGPR, sono necessarie tecniche avanzate per il trattamento delle sementi che vengono spesso pellettizzate con composti naturali o adesivi artificiali. Le formulazioni possono essere distribuite come polvere e granuli e applicate in vari modi per la gestione delle malattie ma il problema principale consiste nel fatto che i risultati di laboratorio non sempre si traducono efficacemente in quelli di campo. Le principali sfide nella commercializzazione dei PGPR includono lo sviluppo di formulazioni con ceppi altamente efficaci, compatibilità con i pesticidi e capacità di colonizzare la rizosfera (Nagrle et al., 2023). Inoltre, sono necessari ulteriori studi su come integrare la selezione delle piante basata sul microbioma per ottenere comunità di PGPR ereditabili al fine di migliorare la produttività delle colture (Backer et al., 2018). Nonostante i numerosi progressi raggiunti nell'ultimo decennio, ad oggi manca ancora una comprensione completa di come le piante reclutino microrganismi benefici in presenza di stress e di come questi interagiscano tra loro e con le piante a supporto delle colture (Hu et al., 2021).

4.3.2 Nuove tecniche

Il sistema di monocoltura agricola altera i parametri del suolo, influenzando negativamente la ricchezza di specie, l'attività microbica e la struttura delle comunità microbiche. La diversificazione di colture migliora la produttività del suolo e la diversità microbica grazie agli essudati radicali rilasciati dalle piante che, in condizioni di stress, secernono molecole segnale utilizzate dal microbiota per attivare i meccanismi di difesa della pianta (Gupta et al., 2022). Le strategie di gestione conservativa, come la riduzione o l'assenza di lavorazione e la gestione delle colture, mirano a preservare la struttura del suolo (Hartmann e Six, 2023).

Con il tema più che mai attuale della qualità e della salute del suolo, l'agricoltura conservativa emerge come un metodo alternativo di preservare le proprietà chimico-fisiche e biologiche del suolo. Questo approccio, che include pratiche come il no-tillage e l'agricoltura biologica, dimostra di migliorare la salute del suolo, incrementando e stabilizzando la diversità e la comunità microbica del

suolo. La lavorazione convenzionale del terreno, come l'uso di aratri a dischi, a versoio e a scalpello, ha causato gravi danni al suolo, ha alterato i flussi di gas ed acqua sotterranei, influenzando negativamente l'habitat per gli organismi viventi e la diversità funzionale microbica. Al contrario, le pratiche che riducono fino ad eliminare la lavorazione profonda del terreno (no-tillage) riducono tali danni e l'ossidazione del carbonio organico del suolo, migliorando la sua struttura, l'aggregazione e la capacità di infiltrazione dell'acqua e, di conseguenza, diminuendo l'erosione ed il trasporto di inquinanti (Gupta et al., 2022).

La lavorazione minima del terreno, combinata con l'agricoltura biologica, si è dimostrata una strategia efficace per migliorare sia la biomassa microbica che l'abbondanza del suolo. Combinando questa lavorazione con l'agricoltura biologica, si ottiene un miglioramento significativo delle proprietà microbiche del suolo rispetto all'utilizzo di una singola pratica o alla lavorazione convenzionale grazie alla maggiore disponibilità di carboidrati nel terreno superficiale, derivante dalla decomposizione dei residui agricoli, che stimola l'attività microbica nella rizosfera. Inoltre, le pratiche di non lavorazione e le colture di copertura dimostrano l'aumento di diversità dei substrati disponibili nel terreno e l'influenza positiva della produzione di enzimi microbici (Gupta et al., 2022).

Studi recenti evidenziano che l'agricoltura biologica e la lavorazione minima del terreno migliorano la conservazione della biomassa microbica, gli acidi grassi fosfolipidici totali e aumentano le popolazioni batteriche e micorriziche (Gupta et al., 2022). Queste pratiche agricole influenzano positivamente la struttura del suolo e le funzioni del microbioma riducendo l'erosione e la perdita di carbonio organico, anche se spesso comportano una riduzione della resa delle colture. Inoltre, la diversità delle colture può aumentare la diversità microbica, reclutare microrganismi benefici e ridurre i patogeni. La lavorazione ridotta favorisce i taxa microbici che producono esopolisaccaridi e lipopolisaccaridi, aumentando la stabilità degli aggregati del suolo e la tolleranza all'essiccazione (Hartmann e Six, 2023).

5. Conclusioni

Le tecnologie moderne possono supportare interventi specifici, come evitare la coltivazione di piante suscettibili a patogeni presenti nel suolo o inoculare ceppi benefici quando necessario. Questi interventi possono influenzare positivamente la qualità e la durata delle colture raccolte. In futuro, si prevede che l'uso combinato di tecnologie avanzate come il sequenziamento di nuova generazione e tecniche di monitoraggio in situ diventi comune. Gli agricoltori potrebbero eseguire monitoraggi su larga scala delle loro colture e terreni, utilizzare attrezzature per autoinoculare i terreni con organismi benefici e trattare i parassiti in tempo reale, migliorando così la sostenibilità dell'intera catena agricola. L'interesse commerciale per le soluzioni basate su microrganismi è sempre maggiore, con la creazione di nuove aziende e investimenti da parte delle grandi imprese. Tuttavia, biofertilizzanti e biopesticidi spesso mostrano risultati eccellenti in condizioni controllate ma non sempre in campo aperto. Questo è dovuto a vari fattori, tra cui la difficoltà dei ceppi microbici di sopravvivere e stabilirsi in ambienti naturali altamente competitivi. Le sfide principali includono la necessità di formulazioni adeguate e approcci applicativi specifici per i microrganismi. La colonizzazione efficace del suolo da parte degli inoculi microbici richiede ceppi di alta qualità e nuove formulazioni, specialmente per microrganismi sensibili. La selezione di ceppi con potenziale di insediamento ottimale richiede una migliore comprensione delle reti microbiche e dei microbiomi essenziali. In futuro, modelli predittivi basati sulla conoscenza dei microbiomi vegetali potrebbero aiutare a prevedere le funzioni e le prestazioni dei ceppi inoculanti in ambienti specifici, ottimizzando le pratiche agronomiche e le scelte di coltura (FAO, 2020).

Per ottenere una comprensione completa del microbiota vegetale e delle sue interazioni con le piante, è essenziale sviluppare piante di riferimento e stabilire standard sperimentali minimi. Questo permetterà una comparazione e integrazione più efficace dei dati tra diversi laboratori. È fondamentale il lavoro sui PGPR, esplorando la diversità delle strategie di promozione della crescita e considerando il contesto comunitario, finora trascurato. Le collezioni di colture batteriche ad accesso aperto di tutte le componenti del microbiota, basate su sequenze di ribotipi di rRNA 16S, insieme al sequenziamento dell'intero genoma, offriranno strumenti per un'analisi più precisa delle interazioni tra microbiota e pianta, rispetto agli approcci basati solo sull'rRNA 16S (Bulgarelli et al., 2013).

Sviluppare sistemi modello e saggi funzionali con comunità sintetiche ridurrà la complessità degli ecosistemi, a chiarire i principi molecolari che regolano la competizione per le nicchie ecologiche e ad identificare le interazioni sintrofiche tra le comunità microbiche. Inoltre, il confronto tra rizosfera, endosfera radicale e

fillosfera con approcci metagenomici permetterà di rivelare tratti batterici specifici per l'adattamento a questi habitat. Sebbene la rizosfera sia più ricca di nutrienti rispetto al suolo circostante grazie agli essudati radicali, la competizione tra i microrganismi determina l'esito delle interazioni con la pianta. Con l'aumento delle sequenze genomiche e dei dati di espressione per i microrganismi della rizosfera, si prevedono informazioni su flussi e conversioni metaboliche sempre più dettagliate (Bulgarelli et al., 2013).

Soffermandosi sugli essudati radicali, Pantigoso et al. (2022) suggeriscono che la ricerca futura dovrebbe concentrarsi sull'identificazione di molecole che stimolano l'attività microbica, microrganismi che alleviano la scarsità di nutrienti, e meccanismi molecolari che influenzano la composizione degli essudati radicali, oltre allo sviluppo di protocolli standardizzati per raccogliere e analizzare gli essudati in condizioni simili a quelle del suolo. Inoltre, comprendere i compromessi tra essudazione radicale, morfologia delle radici e simbiosi microbica è essenziale per migliorare l'approvvigionamento di nutrienti delle piante. Altre ricerche devono soffermarsi su come sfruttare i tratti degli essudati radicali di linee parentali selvatiche delle colture per rivelare molecole perse durante l'addomesticamento, migliorando l'efficienza dell'acquisizione delle risorse delle piante, oltre a ricercare le differenze nei profili genetici degli essudati radicali tra colture moderne e linee parentali selvatiche per ridurre l'utilizzo di fertilizzanti e pesticidi. L'integrazione di genetica vegetale, biologia molecolare, microbiologia del suolo e bioinformatica è essenziale per sviluppare applicazioni pratiche e migliorare il miglioramento genetico delle piante. Le nuove tecniche molecolari, come il sequenziamento di nuova generazione, permettono una valutazione approfondita della biodiversità del suolo e dei gruppi funzionali degli organismi presenti. Questi approcci consentono di analizzare le interazioni tra le comunità microbiche, le colture e l'ambiente del suolo, offrendo previsioni sui cambiamenti dovuti a fattori climatici o pratiche agricole. Inoltre, possono aiutare a identificare e ottimizzare gli organismi simbiotici come i funghi micorrizici e i batteri azotofissatori, che possono migliorare la salute delle colture (Pantigoso et al., 2022).

6. Bibliografia

Backer R., Rokem J.S., Ilangumaran G., Lamont J., Praslickova D., Ricci E., Subramanian S., Smith DL (2018). Plant Growth-Promoting Rhizobacteria: Context, Mechanisms of Action, and Roadmap to Commercialization of Biostimulants for Sustainable Agriculture. *Frontiers in Plant Science*. 9, p.1473

Baldan E., Nigris S., Romualdi C., D'Alessandro S., Clocchiatti A., Zottini M., Stevanato P., Squartini A., Baldan B. (2015). Beneficial Bacteria Isolated from Grapevine Inner Tissues Shape *Arabidopsis thaliana* Roots. *PLoS ONE* 10 (10): e0140252

Bulgarelli D., Schlaeppi K., Spaepen S., van Themaat E.V.L., Schulze-Lefert P. (2013). Structure and Functions of the Bacterial Microbiota of Plants. *Annual Review of Plant Biology*. 64, pp.807-838

Delgado-Baquerizo M., Oliverio A.M., Brewer T.E., Benavent-González A., Eldridge D.J., Bardgett R.D., Maestre F.T., Singh B.K., Fierer N. (2018). A global atlas of the dominant bacteria found in soil. *Science*. 359, pp.320–325

FAO, ITPS, GSBI, CBD, EC. (2020). State of knowledge of soil biodiversity - Status, challenges and potentialities. Report, Rome, FAO. pp.7, 19-29, 324-328

Giovannetti M., Salvioli di Fossalunga A., Stringlis I.A., Proietti S., Fiorilli V. (2023). Unearthing soil-plant-microbiota crosstalk: Looking back to move forward. *Frontiers in Plant Science*. 13:1082752

Gupta A., Singh U.B., Sahu P.K., Paul S., Kumar A., Malviya D., Singh S., Kuppusamy P., Singh P., Paul D., Rai J.P., Singh H.V., Manna M.C., Crusberg T.C., Kumar A., Saxena A.K. Linking Soil Microbial Diversity to Modern Agriculture Practices: A Review (2022). *International Journal of Environmental Research and Public Health*. 19(5), p.3141

Hartmann M. and Six J. Soil structure and microbiome functions in agroecosystems (2023). *Nature Reviews Earth & Environment*. 4, pp.4-18

Hu H., Chen Q. and He J. (2021). The end of hunger: fertilizers, microbes and plant productivity. *Microbial Biotechnology*. 15, pp.1050–1054

ISPRA (2021). Libro Bianco sulla Gestione Sostenibile dei Suoli. Report. Soil4Life Life GIE/IT/000477. pp7-11

Nagrle D.T., Chaurasia A., Kumar S., Gawande S.P., Hiremani N.S., Shankar R., Gokte-Narkhedkar N., Renu, Prasad Y.G. (2023). PGPR: the treasure of multifarious beneficial microorganisms for nutrient mobilization, pest biocontrol and plant growth promotion in field crops. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. 39, p.100

Neshat M., Abbasi A., Hosseinzadeh A., Sarikhani M.R., Chavan D.D., Rasoulnia A. (2022). Plant growth promoting bacteria (PGPR) induce antioxidant tolerance against salinity stress through biochemical and physiological mechanisms. *Physiology and Molecular Biology of Plants*. 28(2), pp.347–361

Nielsen U.N., Wall D.H. and Six J. (2015). Soil Biodiversity and the Environment. *Annual Review of Environment and Resources*, 40, pp.63–90

Pantigoso, H.A., Newberger, D., Vivanco, J.M. (2022). The rhizosphere microbiome: Plant– microbial interactions for resource acquisition. *Journal of Applied Microbiology*, 133, pp.2864–2876

Paul E.A. (2007). *Soil Microbiology, Ecology, and Biochemistry*. A cura di: J. Powell, J. Klironomos. *The Ecology of Plant–Microbial Mutualisms*. Academic Press is an imprint of Elsevier, Cambridge, Massachusetts, pp.259-265

Thakur M.P. and Geisen S. (2019). Trophic Regulations of the Soil Microbiome. *Trends in Microbiology*. 27(9), pp.771-780

Tsai H., Wang J., Geldner N., Zhou F. (2023). Spatiotemporal control of root immune responses during microbial colonization. *Current Opinion in Plant Biology*. 74:102369

Yadav A.N., Koura D., Kaura T., Devia R., Yadav A., Dikilitasc M., Abdel Azeemd A.M., Singh A.A., Saxena A.K. (2021). Biodiversity, and biotechnological contribution of beneficial soil microbiomes for nutrient cycling, plant growth improvement and nutrient uptake. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 33

Yadav A.N., Kumar R., Kumar S., Kumar V., Sugitha T.C.K., Singh B., Chauhan V.S., Dhaliwal H.S., Saxena A.K. (2017). Beneficial microbiomes: Biodiversity and potential biotechnological applications for sustainable agriculture and human health. *Journal of Applied Biology & Biotechnology*. 5(6), pp. 45-57