

Microrganismos Promotores do Crescimento de Plantas



***Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Embrapa Milho e Sorgo
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento***

Documentos 208

Microrganismos Promotores do Crescimento de Plantas

Eliane Aparecida Gomes
Ubiana de Cássia Silva
Christiane Abreu de Oliveira Paiva
Ubiraci Gomes de Paula Lana
Ivanildo Evódio Marriel
Vera Lúcia dos Santos

Embrapa Milho e Sorgo
Sete Lagoas, MG
2016

Exemplares desta publicação podem ser adquiridos na:

Embrapa Milho e Sorgo

Rod. MG 424 Km 45

Caixa Postal 151

CEP 35701-970 Sete Lagoas, MG

Fone: (31) 3027-1100

Fax: (31) 3027-1188

www.embrapa.br/fale-conosco

Comitê de Publicações da Unidade

Presidente: Sidney Netto Parentoni

Secretário-Executivo: Elena Charlotte Landau

Membros: Antonio Claudio da Silva Barros, Cynthia Maria Borges

Damasceno, Maria Lúcia Ferreira Simeone, Monica Matoso

Campanha, Roberto dos Santos Trindade, Rosângela Lacerda de

Castro

Revisão de texto: Antonio Claudio da Silva Barros

Normalização bibliográfica: Rosângela Lacerda de Castro

Tratamento de ilustrações: Tânia Mara Assunção Barbosa

Editoração eletrônica: Tânia Mara Assunção Barbosa

Foto(s) da capa: Eliane Aparecida Gomes

1ª edição

Versão Eletrônica (2016)

Todos os direitos reservados

A reprodução não-autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei no 9.610).

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Embrapa Milho e Sorgo

Microrganismos promotores do crescimento de plantas / Eliane Aparecida Gomes ... [et al.]. – Sete Lagoas : Embrapa Milho e Sorgo, 2016.

51 p. -- (Documentos / Embrapa Milho e Sorgo, ISSN 1518-4277; 208).

1. População microbiana. 2. Nutriente. 3. Microbiologia do solo. I. Gomes, Eliane Aparecida. II. Série.

CDD 631.46 (21. ed.)

© Embrapa 2016

Autores

Eliane Aparecida Gomes

Bióloga, D.Sc. em Genética, Pesquisadora da
Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, Rod MG
424 Km 45, Zona Rural, Sete Lagoas, MG, 35701-
970 MG, eliane.a.gomes@embrapa.br

Ubiana Cássia Silva Bióloga

M.Sc. em Microbiologia Agrícola pela
Universidade Federal de Viçosa, doutoranda pela
Universidade Federal de Minas Gerais, v. Antônio
Carlos, 6627, Pampulha, Belo Horizonte, MG,
ubiana.microb.ufmg@gmail.com

Christiane Abreu de Oliveira

Eng.-Agr., D.Sc., Biologia Vegetal, Pesq. da
Embrapa Milho e Sorgo, Rod MG 424 Km 45,
Zona Rural, CEP 35701-970, Sete Lagoas, MG,
christiane.paiva@embrapa.br

Ubiraci Gomes de Paula Lana

Químico, Mestre em Genética, Analista da
Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, Rod MG
424 Km 45, Zona Rural, Sete Lagoas, MG, CEP
35701-970, Minas Gerais,
ubiraci.lana@embrapa.br

Ivanildo Evódio Marriel

Eng.-Agrôn., D.Sc. em Biologia Celular,
Pesquisador em Microbiologia da Embrapa Milho
e Sorgo, Sete Lagoas, Rod MG 424 Km 45, Zona
Rural, CEP 35701-970, Sete Lagoas, MG,
ivanildo.marriel@embrapa.br

Vera Lúcia dos Santos

Eng.-Agrôn., Ph.D., Professora da Universidade
Federal de Minas Gerais, Av. Antônio Carlos, 6627,
Pampulha, CEP 31270901, Belo Horizonte, MG,
verabio@gmail.com

Apresentação

Dentre os grupos de microrganismos com potencial para utilização na agricultura encontram-se aqueles associados à promoção de crescimento de plantas. O estudo desses microrganismos vem merecendo destaque nos últimos anos em razão da grande demanda por tecnologias sustentáveis, podendo reduzir os custos de produção, aumentando a produtividade e a rentabilidade do agronegócio. Esse documento aborda os vários aspectos da participação de bactérias e fungos nos processos de promoção de crescimento de plantas, com destaque para a aquisição de nutrientes, produção de fito-hormônios e controle biológico.

Antonio Alvaro Corsetti Purcino
Chefe-Geral
Embrapa Milho e Sorgo

Sumário

Introdução	7
Microrganismos da Rizosfera e Endofíticos de Milho	9
Microrganismos da Rizosfera de Milho	9
Microrganismos Endofíticos de Milho	10
Microrganismos Promotores do Crescimento de Plantas (MPCP)	12
Aquisição de Nutrientes	12
Bactérias Fixadoras de N	12
Microrganismos Solubilizadores e Mineralizadores de P	14
Fungos Micorrízicos e Disponibilização de P	16
Produção de Fitohormônios	17
Controle Biológico	22
Biofertilizantes: Do Laboratório para o Campo	27
Referências	32

Microrganismos Promotores do Crescimento de Plantas

Eliane Aparecida Gomes¹

Ubiana de Cássia Silva²

Christiane Abreu de Oliveira Paiva³

Ubiraci Gomes de Paula Lana⁴

Ivanildo Evódio Marrie⁵

Vera Lúcia dos Santos⁶

Introdução

Os microrganismos podem interagir de diferentes formas com as plantas, funcionando coletivamente como um microbioma. Podem colonizar virtualmente todos os tecidos internos das plantas, a superfície das folhas (filosfera) e os três compartimentos da raiz separadamente: rizosfera, rizoplane e endosfera. O efeito da interação planta-microrganismo pode ser benéfico para a planta hospedeira, auxiliando no seu desenvolvimento, ou tornar-se prejudicial quando o microrganismo parasita a planta levando à diminuição do seu crescimento ou à morte. Em ambos os casos, mostra-se importante o estudo dos grupos microbianos que se associam com as plantas visando compreender esta interação para estimular aqueles que auxiliam no desenvolvimento vegetal, bem como estabelecer formas de controle dos fitopatógenos (MENDES et al., 2013).

O papel benéfico da comunidade microbiana na promoção do crescimento das plantas pode ocorrer de inúmeras formas, por

exemplo, atuando na mobilização e transporte de nutrientes para a planta pela fixação de nitrogênio e solubilização/mineralização de fósforo, aumento da área de absorção das raízes, produção de fito-hormônios e de compostos orgânicos voláteis que estimulam o desenvolvimento vegetal e proteção das plantas contra patógenos. Além disso, a comunidade microbiana pode auxiliar na tolerância à alta salinidade e à seca que interferem no desenvolvimento e produtividade das plantas (CASTIGLIONI et al., 2008; ZHANG et al., 2008). Dentro deste grupo conhecido como microrganismos promotores de crescimento de plantas (MPCP) destacam-se bactérias gram-negativas dos gêneros *Azospirillum*, *Gluconacetobacter*, *Pseudomonas* e *Rhizobium*, embora alguns gêneros gram-positivos, como *Bacillus* e *Paenibacillus* também sejam conhecidos. Algumas características como motilidade, quimotaxia, crescimento, aderência e resistência a estresses contribuem para a sobrevivência desses microrganismos na rizosfera e sucesso na colonização dos tecidos internos das plantas. As plantas, por sua vez, transferem para os microrganismos, além de carbono e aminoácidos que atuam na nutrição microbiana, metabólitos secundários, como alguns flavonoides específicos que podem influenciar a composição e atividade microbianas (MOE, 2013; WESTON; MATHESIUS, 2013; BERG et al., 2014). O conhecimento e a manipulação do microbioma das plantas podem configurar um recurso biotecnológico alinhado aos interesses de diminuição dos custos de produção e aumento da sustentabilidade na agricultura, como por exemplo, a inoculação de microrganismos com capacidade de promover o crescimento vegetal ou microrganismos que atuam como agentes de controle biológico de pragas e doenças (MENDES et al., 2013).

Microrganismos da Rizosfera e Endofíticos de Milho

Microrganismos da Rizosfera de Milho

O milho (*Zea mays* L.) é uma das mais importantes culturas produtoras de grãos no mundo, sendo sua comunidade bacteriana intensivamente investigada por uma série de estratégias, tendo como objetivo melhorar sua produtividade e resistência a estresses bióticos e abióticos. A rizosfera do milho, região intimamente ligada à raiz onde as propriedades químicas, físicas e biológicas do solo são influenciadas pela planta, exerce grande influência sobre a comunidade bacteriana, sendo ricamente povoada por microrganismos, principalmente quando comparada com a região não rizosférica. Contudo, a diminuição da riqueza de bactérias na região da rizosfera também tem sido reportada (UROZ et al., 2010; PEIFFER et al., 2013), demonstrando que pode ocorrer uma seleção pela planta de grupos de bactérias na colonização do entorno das raízes. É uma região onde ocorre depósito de mucilagem e exsudados liberados pelas raízes, como ácidos orgânicos, açúcares, compostos aromáticos, ácidos graxos, vitaminas, fatores de crescimento, hormônios, enzimas, além de células mortas, o que facilita o crescimento e a diversidade da microbiota (BERTIN et al., 2003; BAIS et al., 2006; PEIFFER et al., 2013; JOHNSTON-MONJE et al., 2016).

A maioria dos trabalhos mostra a predominância do filo *Proteobacteria* na rizosfera de milho, principalmente as classes α -, β -, and γ -*Proteobacteria* (CHAUHAN et al., 2011; PEIFFER et al., 2013; TURNER et al., 2013; JOHNSTON-MONJE et al., 2016). Os gêneros *Burkholderia*, *Pantoea*, *Enterobacter*, *Pseudomonas*,

Massilia, *Sphingobium*, *Sphingomonas*, *Agrobacterium*, *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, e *Ochrobactrum* são mais comumente encontrados na rizosfera de milho, porém muitos deles podem também ser endofíticos (JOHNSTON-MONJE et al., 2016).

Microrganismos Endofíticos de Milho

Microrganismos endofíticos vivem, pelo menos uma parte do ciclo de vida, dentro dos tecidos das plantas, como folhas, raízes ou caules, podendo ter um efeito direto na produtividade e no crescimento dos hospedeiros, uma vez que existe contato muito próximo com a planta (JOHNSTON-MONJE; RAIZADA, 2011). Geralmente não são patogênicos para as plantas, mas podem incluir patógenos latentes que, dependendo das circunstâncias ambientais, podem causar doenças. Endofíticos podem ser considerados uma subpopulação dos microrganismos rizosféricos, apresentando também algumas características distintas, sugerindo que nem todos os microrganismos rizosféricos podem entrar nas plantas ou que, uma vez dentro da planta, podem alterar seu metabolismo e se adaptarem ao ambiente interno.

O processo de aquisição da microbiota endofítica da raiz ocorre em duas etapas: os exsudados da raiz, representando uma mistura complexa de compostos orgânicos que são secretados, promovendo um enriquecimento geral da rizosfera, seguido por uma diferenciação direcionada pelo genótipo que seleciona e dirige os microrganismos para o interior da raiz (EDWARDS et al., 2015). Dentro da planta, os microrganismos endofíticos podem colonizar o apoplasto, incluindo os espaços intercelulares das paredes celulares e vasos dos xilemas das

raízes, caules e folhas. Tipicamente, maior número de bactérias endofíticas estão presentes nas raízes quando comparado com as partes aéreas das plantas, sugerindo as raízes como o principal ponto de entrada de potenciais endofíticos do solo para as plantas hospedeiras (MILIUTE et al., 2015). A bactérias podem entrar no tecido da planta através de sítios de emergência de raízes laterais, lesões, aberturas naturais como estômatos e radículas em germinação. Dentro da raiz, apesar de migrarem para a parte aérea provavelmente via vasos do xilema através do fluxo de transpiração, este movimento é limitado. Embora sejam adaptadas à vida dentro das plantas, vários relatos indicam que a estrutura das comunidades de bactérias endofíticas pode ser influenciada por fatores abióticos e bióticos, tais como condições ambientais, interações entre microrganismos ou entre microrganismos e plantas ou diferentes práticas agrícolas (SEGHERS et al., 2004; RYAN et al., 2008).

De um modo geral, as espécies de bactérias endofíticas comumente presentes em milho pertencem a α , β e γ -*Proteobacteria*, sendo o último grupo dominante e com maior diversidade, embora *Bacteroidetes*, *Actinomycetes* e *Firmicutes* sejam também comumente observados. Dentre as *Proteobactérias*, destacam-se espécies de *Rhizobium*, *Burkholderia*, *Enterobacter*, *Erwinia*, *Pseudomonas* e *Flavobacterium*, além de *Bacillus* que pertence ao grupo dos *Firmicutes* (SEGHERS et al., 2004; RAI et al., 2007; PEREIRA et al., 2011; PEIFFER et al., 2013; PHILIPPOT et al., 2013).

Microrganismos Promotores do Crescimento de Plantas (MPCP)

Aquisição de Nutrientes

Nitrogênio (N) e fósforo (P) são alguns dos mais importantes macronutrientes requeridos no crescimento das plantas. Em geral, como os solos tropicais são naturalmente pobres em espécies químicas de N e P prontamente disponíveis para a absorção pelas raízes (TILMAN et al., 2002), os sistemas de produção são altamente dependentes de fertilizantes químicos, especialmente nitrogenados e fosfatados. Essa adubação constitui a maior parcela dos custos de produção de culturas de grãos como o milho, podendo ainda impactar negativamente o meio ambiente (NOVAIS; SMYTH, 1999). Dessa forma, microrganismos são alternativas atrativas para vários processos biotecnológicos visando aumentar a disponibilidade de nutrientes no solo e consequente substituição parcial ou total de insumos químicos.

Bactérias Fixadoras de N

A fixação biológica de N (FBN) é realizada por alguns microrganismos por meio da conversão da molécula de N_2 gasoso em espécies químicas nitrogenadas que podem ser prontamente utilizadas pelas plantas (NUNES et al., 2003). As bactérias fixadoras de N, chamadas de diazotróficas, são encontradas na natureza na forma de vida livre, associadas a gramíneas ou em associação simbiótica com plantas, principalmente leguminosas, sendo amplamente distribuídas no solo (DIDONET et al., 2000). No caso das leguminosas, o gênero mais estudado é o *Rhizobium*, que são bactérias que se associam em simbiose mutualística com as raízes

com formação de nódulos. As bactérias mais estudadas em gramíneas são do gênero *Azospirillum* e podem aumentar o rendimento de grãos de muitos cereais no campo em até 30% (BASHAN et al., 2004). No entanto, alguns resultados com a inoculação não são reprodutíveis, principalmente porque as características básicas das interações planta e microrganismos ainda não são bem compreendidas (HOLGUIN et al., 1999). A inconstância na eficiência de inoculação das bactérias provavelmente deve-se à diversidade de ambientes e competições inerentes às condições de solo e ao genótipo (SIQUEIRA; FRANCO, 1988). Dentre as alternativas para fixação biológica do N encontra-se a exploração de microrganismos endofíticos que sofrem menos competição do que as bactérias presentes no solo, disponibilizando possivelmente parte do N fixado diretamente para a planta (BALACHANDAR et al., 2006). Vários grupos de endofíticos fixadores de N em plantas têm sido relatados, incluindo os gêneros *Acetobacter*, *Azoarcus*, *Gluconacetobacter*, *Herbaspirillum*, *Methylobacterium*, *Klebsiella* e *Burkholderia* (BALACHANDAR et al., 2006; GOVINDARAJAN et al., 2007).

A fixação biológica de N consiste num processo complexo que requer a expressão conjunta de vários genes que codificam um complexo enzimático chamado nitrogenase que, dentre outros substratos alternativos, reduz o N atmosférico a amônia. Os genes *nif* são responsáveis pela síntese do complexo nitrogenase, sendo o homólogo *nifH* mais amplamente utilizado para estudos filogenéticos em diazotróficos simbioses (ZHAO et al., 2010; GABY; BUCKLEY, 2012).

As plantas de milho podem ser colonizadas simultaneamente por uma grande diversidade de bactérias diazotróficas

(CHELIUS; TRIPLETT, 2001; LODEWYCKX et al., 2002). Relatos da associação de bactérias dos gêneros *Azospirillum*, *Herbaspirillum* e *Klebsiella* são os mais frequentes em estudos da interação de diazotróficos com o milho (BALDANI et al., 1986; CHELIUS; TRIPLETT, 2001; MONTEIRO et al., 2008; ALVES et al., 2015). O gênero *Burkholderia* também tem sido apontado como de ampla ocorrência em associação com o milho cultivado em condições tropicais, incluindo as espécies *B. tropica* e *B. unamae* (REIS et al., 2004; GOVINDARAJAN et al., 2006; PERIN et al., 2006). Recentemente, isolados de *Bacillus pumilus* mostraram-se eficientes na fixação biológica de N em milho em condições de casa de vegetação (KUAN et al., 2016).

Microrganismos Solubilizadores e Mineralizadores de P

O P é o segundo nutriente que mais limita o desenvolvimento das plantas, afetando drasticamente o rendimento de grãos. Embora os solos contenham geralmente uma grande quantidade de P total, apenas uma pequena proporção está prontamente disponível para absorção pelas plantas, principalmente como íon ortofosfato (NOVAIS; SMYTH, 1999). Em condições tropicais, a precipitação e a fixação de P são os principais responsáveis pela baixa eficiência dos fertilizantes fosfatados solúveis, sendo que até 80% do fertilizante pode ser complexado com íons ferro, alumínio e cálcio presentes no solo, diminuindo sua absorção pelo sistema radicular (NOVAIS; SMYTH, 1999; NOVAIS et al., 2007). Assim, o uso de microrganismos, que apresentam a capacidade de solubilizar P inorgânico e mineralizar P orgânico deixando-o disponível para as plantas, consiste numa importante estratégia para melhorar a eficiência no aproveitamento deste nutriente no solo (GOLDSTEIN et al., 2003; KHAN et al., 2007; OLIVEIRA et al., 2009; JORQUERA et al., 2011; MANDER et al., 2012).

Os mecanismos associados à disponibilização de P no solo por microrganismos são variados e estão relacionados, principalmente, à liberação de ácidos orgânicos, como acetato, succinato, citrato e gluconato (WHITELAW, 2000; GOLDSTEIN et al., 2003), liberação de cátions H^+ e consequente redução de pH do solo (VILLEGAS; FORTIN, 2002), produção de exopolissacarídeos (YI et al., 2008) e sideróforos - compostos com alta afinidade por ferro (HAMDALI et al., 2008), além da ação de enzimas fosfatases (RICHARDSON et al., 2009; OGBO, 2010; VASSILEVA et al., 2010) e fitases (GREINER, 2006). Entre os grupos de bactérias e fungos que desempenham estas funções, destacam-se os gêneros *Bacillus*, *Burkholderia*, *Bradyrhizobium*, *Enterobacter*, *Mesorhizobium*, *Paenibacillus*, *Pantoea*, *Pseudomonas*, *Rhizobium*, *Serratia*, *Penicillium* e *Aspergillus* (MARRA, 2012).

Alguns genes de microrganismos envolvidos na solubilização e/ou mineralização de P, incluindo *pqq* e *bpp*, respectivamente, já foram identificados e isolados em diferentes espécies de microrganismos (RODRÍGUEZ et al., 2006; JORQUERA et al., 2011; KIM et al., 2003). Tais genes poderão ser utilizados na seleção e desenvolvimentos de estirpes mais eficientes na solubilização ou mineralização de P na agricultura.

Bactérias isoladas da rizosfera de genótipos de milho eficientes no uso de P já foram identificadas e mostraram-se eficientes na solubilização de fontes insolúveis inorgânicas de P, podendo disponibilizar até 67% do P total *in vitro* (OLIVEIRA et al., 2009). Diferentes espécies de bactérias, incluindo os gêneros *Burkholderia* e *Bacillus* isolados da rizosfera de milho, têm sido eficientes na solubilização de P *in vitro* (GOMES et al., 2014). Entre os fungos mais comuns associados à solubilizadores de P,

destacam-se os gêneros *Aspergillus* e *Penicillium* (COUTINHO et al., 2012).

Diversos trabalhos têm relatado o aumento do crescimento de plantas e absorção de nutrientes em milho a partir da inoculação com microrganismos solubilizadores de P sob condições de casa de vegetação ou campo (KUMAR et al., 2007; HAMEEDA et al., 2008). A maioria desses microrganismos promoveu efeitos significativamente positivos sobre rendimentos de grãos, peso seco total e conteúdo de P em plantas de milho. Assim, tais microrganismos têm o potencial para o desenvolvimento de biofertilizantes de baixo custo, de forma a possibilitar uma diminuição da utilização de fosfatos solúveis, além de permitir a manutenção da produtividade das culturas de uma forma mais econômica e ambientalmente sustentável.

Fungos Micorrízicos e Disponibilização de P

Os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) são simbiotróficos obrigatórios, pois completam seu ciclo de vida apenas se estiverem associados a uma planta hospedeira, que fornece carboidratos e outros fatores necessários ao seu desenvolvimento e esporulação e o fungo, por sua vez, facilita a absorção de nutrientes pela planta, principalmente P (SMITH; READ, 2008).

O efeito mais conhecido das micorrizas consiste no aumento da disponibilidade de fosfato para as plantas por meio da exploração de um volume maior de solo pelas hifas (BERBARA et al., 2006) e/ou a solubilização de P orgânico por fosfatases produzidas pelos fungos (YAO et al., 2001; CARDOSO; KUYPER, 2006). Os fungos micorrízicos formam uma extensa malha de

hifas, que se estende a partir das raízes, permitindo à planta explorar um grande volume de solo, superando limitações impostas pela baixa difusão de P no solo (SCHACHTMAN et al., 1998).

A tolerância de algumas cultivares aos diversos estresses presentes nos solos agricultáveis, principalmente a deficiência de P, pode estar relacionada com a permanência desta simbiose (CHU et al., 2013). Efeitos positivos da associação micorrízica têm sido relatados no aumento na produção da biomassa e no melhor desenvolvimento e produção em diversos cereais, incluindo o milho (HU et al., 2009; COZZOLINO et al., 2013). Na cultura do milho, as espécies de FMA frequentemente associadas às raízes e utilizadas como inoculantes pertencem, principalmente, ao gênero *Glomus*, também conhecido como *Rhizophagus* (CHU et al., 2013; DHAWI et al., 2015). Desse modo, a inoculação com FMA pode ser um importante componente na gestão integrada de nutrientes da cultura do milho, com impacto direto na produtividade de forma mais econômica e ambientalmente sustentável.

Produção de Fitohormônios

Os microrganismos produzem hormônios que auxiliam no desenvolvimento vegetal, incluindo auxinas, citocininas, giberelinas, ácido abscísico e etileno, e mais recentemente outros compostos com atividade hormonal como estrigolactonas e brassinosteroides foram identificados (SANTNER; ESTELLE, 2009). Essas moléculas podem exercer o papel direto na promoção do crescimento das plantas, alongamento celular, tolerância a estresses abióticos, estimulação da reprodução e a colonização de microrganismos

benéficos, podendo também, indiretamente, contribuir para o desenvolvimento vegetal mediante a regulação da resposta imune da planta contra patógenos e insetos herbívoros (PIETERSE et al., 2012). São substâncias frequentemente encontradas no meio de cultura de muitas bactérias de solo ou associadas com plantas, sendo que diferentes compostos podem ser produzidos por uma única estirpe.

Existem vários compostos pertencentes ao grupo das auxinas que são produzidos por MPCP, sendo o mais abundante e bem caracterizado o ácido indol-acético (AIA). A via de biossíntese de auxina é bastante complexa e ainda não está totalmente elucidada (ZHAO et al., 2010), mas sabe-se que rizobactérias sintetizam AIA a partir de triptofano que é encontrado em diferentes concentrações nos exsudatos radiculares, variando de acordo com o genótipo da planta (WOODWARD; BARTEL, 2005). O AIA tem acentuado efeito no crescimento e desenvolvimento vegetal, podendo atuar na divisão celular, iniciação e diferenciação das raízes, diferenciação dos tecidos vasculares em floema e xilema, promoção do florescimento e auxílio na formação e crescimento dos frutos (KORASICK et al., 2013). Além disso, a produção de auxina leva a uma maior proliferação de raízes laterais e aumento da formação de pelos radiculares, resultando em maior superfície total da raiz e a uma maior absorção de nutrientes e água pela planta. Experimentos de casa de vegetação com uma estirpe de *Azospirillum brasilense* selvagem e uma mutante, deficiente na produção de AIA, mostraram que a inoculação com a estirpe com produção normal de AIA resultou em um aumento do peso seco da planta e das raízes de plantas de trigo, número de espigas e melhor eficiência na absorção de nitrogênio, levando à conclusão de que a produção de auxina é o principal

efeito desse microrganismo na promoção de crescimento de plantas (SPAEPEN et al., 2008). Em outro trabalho, rizobactérias do gênero *Pseudomonas* isoladas de milho apresentaram capacidade de produzir AIA, sendo relatado que nas raízes das plantas híbridas houve aumento da colonização de *Pseudomonas* AIA positivas, demonstrando uma superioridade dos híbridos em comparação às linhagens parentais para o recrutamento de bactérias benéficas (PICARD; BOSCO, 2005). Além de *Pseudomonas* e *Azospirillum*, rizobactérias do gênero *Bacillus*, *Burkholderia* e *Micrococcus* também foram capazes de produzir AIA (PAL et al., 2001; NAVEED et al., 2015) e citocinina (RAZA; FAISAL, 2013) e contribuíram para o crescimento de milho durante a sua colonização. Dentro do grupo dos fungos, a colonização de milho pelo fungo micorrízico *Glomus intraradices* resultou em um aumento na produção de auxina, neste caso, a molécula IBA (ácido indol-butírico), bem como no aumento da atividade da enzima IBA sintetase (LUDWIG-MÜLLER et al., 1997). Tendo em vista os efeitos benéficos da auxina sobre a estrutura radicular, contribuindo para o crescimento das raízes, pode-se explicar a importância desse fito-hormônio para o estabelecimento da interação fungo-planta (SUKUMAR et al., 2013).

As citocininas são compostos do tipo adenina, sendo a zeatina a citocinina mais comumente encontrada em vários MPCP, como *Arthrobacter*, *Azospirillum*, *Bradyrhizobium*, *Bacillus*, *Pseudomonas* e *Paenibacillus* (BULGARELLI et al., 2013). As citocininas estimulam processos de divisão celular, controlam a diferenciação de meristema da raiz, induzem a proliferação de pelos radiculares e inibem a formação de raízes laterais e a elongação das raízes primárias (DAVIES, 2010; SANTNER; ESTELLE, 2009). A inoculação de plantas de alface com

bactérias produtoras de citocinina mostrou a estimulação de crescimento da parte aérea e redução da razão raiz:parte aérea (MURRAY et al., 2007).

Dentre as mais de 130 moléculas diferentes que pertencem ao grupo das giberelinas, o ácido giberélico é o mais ativo e conhecido. As giberelinas estão envolvidas, principalmente, com a divisão e alongação celular dentro do meristema apical. Além disso, estimulam a germinação das sementes, crescimento do tubo polínico e florescimento das plantas. A produção de giberelinas foi documentada em vários MPCP, incluindo os gêneros *Azospirillum* e *Bacillus* (BOTTINI et al., 2004). A aplicação de giberelinas em milho a uma concentração similar às produzidas por *Azospirillum* promoveu o crescimento radicular, e foi observado que o conteúdo de giberelina aumenta na raiz de milho inoculado com *Azospirillum* (COHEN et al., 2009). Dentre os fungos, a espécie *Trichoderma harzianum* apresenta a capacidade de produzir giberelina e auxina e contribuir para o crescimento de plantas de milho (AKLADIOUS; ABBAS, 2012).

Ácido abscísico (ABA) é um fito-hormônio envolvido na resposta das plantas aos estresses bióticos e abióticos, como a inibição da germinação das sementes e florescimento em resposta aos estresses por seca, salinidade e metais tóxicos (SMYTH, 2011). ABA estimula a transcrição de genes envolvidos com a proteção contra desidratação e estresse osmótico, o que, conseqüentemente, leva à expressão de proteínas que ajudam na estabilização osmótica, enzimas para destoxificação de espécies reativas de oxigênio, bem como aquaporinas que facilitam a circulação de água e íons através das membranas, além de controlar a taxa de perda de águas pela abertura

dos estômatos (DAVIES, 2010). Dentro deste contexto, Cohen et al. (2009) observaram que a inoculação com *Azospirillum brasilense* levou a um aumento no conteúdo de ABA em *Arabidopsis*, especialmente quando cultivada sob estresse osmótico.

O etileno é um hormônio gasoso (C_2H_4) sintetizado a partir da metionina pela maioria dos tecidos da planta, em resposta a estresses biótico e abiótico que inibem a elongação da raiz e o transporte de auxina, promovem senescência e queda de órgãos das plantas e levam ao amadurecimento de frutos (PIETERSE et al., 2012). Também está envolvido na resposta ao ataque de patógenos, atuando neste caso sinergisticamente com o ácido jasmônico. Alguns MPCP são capazes de reduzir o nível de etileno nas plantas pela expressão da enzima ACC (1-aminociclopropano-1-carboxilato) desaminase que degrada o ACC precursor de etileno em α -cetobutirato e amônia, reduzindo, assim, a produção de etileno que, por sua vez, alivia o efeito repressor deste hormônio no crescimento da raiz, especificamente sob condições de estresse (BULGARELLI et al., 2013).

Além desses, outros fito-hormônios, como estrigolactona, têm sido relacionados a processos de crescimento e desenvolvimento vegetal. Estrigolactonas são derivados carotenoides sintetizados nas células plastidiais por diferentes rotas de biossíntese, dependendo da planta (PANDEY et al., 2016). Estes fito-hormônios auxiliam na manutenção da arquitetura da planta, regulando o crescimento da parte aérea e radicular, atuam também como moléculas sinalizadoras por via endógena e exógena em resposta a vários estímulos ambientais, como luminosidade, nutrientes e temperatura

(KOHLEN et al., 2011; PANDEY et al., 2016). Além disso, também estão envolvidos nas vias de sinalização responsáveis pela germinação de sementes de muitas plantas cultivadas, auxiliam na interação *Rhizobium*-leguminosa (PELÁEZ-VICO et al., 2016), além de atuarem na regulação da ramificação das hifas de fungos micorrízicos na simbiose com a planta (KOHLEN et al., 2011; PANDEY et al., 2016).

Embora a produção de fito-hormônios pelos MPCP seja bem descrita, os genes envolvidos na sua biossíntese são pouco conhecidos e existem poucas bactérias mutantes deficientes na produção destes fito-hormônios disponíveis para estudos.

Controle Biológico

O controle biológico pode envolver um ou mais mecanismos de ação de microrganismos contra os patógenos, podendo ser por antagonismo direto como antibiose, micoparasitismo, competição ou pela indução de resistência sistêmica nas plantas hospedeiras (SHORESH et al., 2010).

Dentre os mecanismos de antibiose, destacam-se a produção de compostos com atividade antimicrobiana derivados do metabolismo primário, secundário ou polipeptídios de baixo peso molecular, como os antibióticos, as bacteriocinas, os sideróforos e a secreção de enzimas hidrolíticas (BULGARELLI et al., 2013). Dentre os compostos antimicrobianos para controle biológico disponíveis comercialmente, a maioria contém bactérias do grupo das *Pseudomonas*, *Bacillus* ou fungos do gênero *Trichoderma* (JUNAID et al., 2013). Embora os microrganismos que atuam no controle biológico não promovam o crescimento das plantas diretamente, eles podem

influenciar os MPCP que estimulam diretamente o crescimento das plantas, como o 2,4-DAPG produzido por *Pseudomonas fluorescens* que aumenta o efeito fitoestimulatório de *Azospirillum brasilense* e altera a expressão de genes envolvidos na promoção do crescimento das plantas.

Os antibióticos são toxinas microbianas que podem, em baixas concentrações, matar ou reduzir o crescimento de outros microrganismos. Alguns microrganismos são capazes de produzir diferentes classes de antibióticos que podem suprimir um ou mais patógenos, aumentando assim a capacidade de controle biológico. Por exemplo, antibióticos como polimixina, circulina e colistina, produzidos por espécies de *Bacillus* são ativos contra bactérias Gram-positivas e Gram-negativas, assim como muitos fungos fitopatogênicos (MAKSIMOV et al., 2011). De acordo com Haas e Défago (2005), as principais classes de compostos antibióticos que apresentam ação no controle de fitopatógenos são as fenazinas, 2,4-diacetilfloroglucinol (2,4-DAPG), pioluteorina, pirrolnitrina, glitoxina. Além desses, os biossurfactantes lipopeptídicos produzidos por espécies de *Pseudomonas* e *Bacillus* são compostos com ação de biocontrole, em razão do seu potencial efeito em outros organismos, incluindo bactérias, fungos, oomicetos, protozoários, nematoides e plantas (RAAIJMAKERS et al., 2010).

Bacteriocinas são proteínas ou peptídeos sintetizados nos ribossomos com atividade bactericida ou bacteriostática contra espécies próximas ou estirpes não relacionadas às bactérias produtoras (RILEY; WERTZ, 2002). A maioria das bacteriocinas mata as células formando poros ou canais na membrana interna, o que resulta no vazamento do conteúdo citoplasmático, destruição do gradiente eletroquímico da célula,

perda de íons e morte celular. Também podem atuar interferindo com o metabolismo de DNA, RNA e proteína apresentando atividades de DNase, 16S rRNase, e tRNase, ou podem degradar precursores do peptidoglicano, o que leva à morte celular pela ausência desta substância na membrana celular (RILEY; WERTZ, 2002). As bacteriocinas diferem dos antibióticos tradicionais no sentido de que apresentam um espectro de ação mais estreito, sendo tóxicas somente para bactérias muito próximas taxonomicamente da estirpe produtora. As colicinas, proteínas produzidas por algumas estirpes de *Escherichia coli* são as bacteriocinas mais conhecidas dentre as bactérias Gram-negativas. Do mesmo modo que a colicina, outras bacteriocinas são denominadas de acordo com a espécie produtora, como piocinas de *Streptococcus pyogenes*, cloacinas de *Enterobacter cloacae*, marcescinas de *Serratia marcescens* e megacinas de *Bacillus megaterium* (CASCALES et al., 2007).

Sideróforos são peptídeos de baixo peso molecular produzidos por microrganismos e plantas com capacidade de quelar íons de Fe, permitindo sua solubilização e extração de complexos orgânicos ou minerais do solo, seguido de transporte e depósito dentro das células bacterianas. A produção de sideróforos pelas bactérias pode promover o crescimento das plantas diretamente, facilitando a aquisição de Fe ou indiretamente, inibindo o estabelecimento de patógenos pelo sequestro de Fe do ambiente, limitando assim a quantidade disponível deste metal para o crescimento de patógeno (RADZKI et al., 2013). Entre os sideróforos conhecidos, aqueles produzidos por *Pseudomonas* podem inibir o crescimento de bactérias e fungos que apresentam sideróforos menos potentes em ambientes com baixo teor de ferro. Por exemplo, o sideróforo pseudobactina produzido por *P. putida* foi capaz

de suprimir o crescimento de *Fusarium oxysporum* em solo deficiente de ferro; no entanto, a supressão foi perdida quando o solo foi corrigido com ferro, uma condição que reprime a produção de sideróforos pelos microrganismos (KLOEPPER et al., 1980).

A secreção de enzimas hidrolíticas, incluindo quitinases, proteinases, celulasas, hemicelulasas e DNAses produzidas por microrganismos, pode interferir no crescimento e nas atividades de patógenos, podendo ser consideradas como agentes de biocontrole. Por exemplo, alguns isolados de *Lysobacter* e *Myxobacteria*, que produzem elevadas concentrações de enzimas hidrolíticas, são efetivos no controle de fungos patógenos de plantas (BULL et al., 2002), indicando não ser muito clara a separação entre competição, hiperparasitismo e antibiose.

No contexto da resistência sistêmica, os fito-hormônios produzidos por bactérias podem atuar como estimulantes do sistema imune das plantas, interferindo no funcionamento dos principais sistemas de defesa vegetal. Dentre estes, destacam-se a resistência sistêmica adquirida (SAR) e a resistência sistêmica induzida (ISR) (PIETERSE et al., 2012). SAR é uma via de largo espectro, que depende do ácido salicílico e não apresenta especificidade à infecção inicial, tendo efeito, principalmente, contra patógenos biotróficos. Geralmente, a capacidade de defesa da planta é adquirida após a primeira infecção por um microrganismo não patogênico que leva a uma morte celular programada através do acúmulo de ácido salicílico e secreção sistêmica de proteínas antimicrobianas PR (relacionadas à patogênese) que protegem a planta contra infecções secundárias por um período de semanas a meses

(FU; DONG, 2013). A ISR é dependente do ácido jasmônico e da sinergia com o etileno, sendo ativada por patógenos necrotróficos e insetos herbívoros (GFELLER et al., 2010).

Esta via reforça o sistema de defesa de toda a planta e sofre regulação durante a colonização das raízes por microrganismos mutualistas. A razão entre ácido jasmônico e etileno induz a expressão das enzimas quitinases, glucanases que degradam as paredes celulares, principalmente de fungos fitopatógenos, e aumentam a expressão da enzima fenilalanina amônia-liase que promove o acúmulo de lignina nos tecidos próximos ao local da infecção, além de peroxidases que produzem espécies reativas de oxigênio com ação antimicrobiana (HOWE; JANDER, 2008). Além disso, a resistência induzida pelo ácido jasmônico pode ser desencadeada nas partes distais ao dano na planta, levando à produção de substâncias repelentes, antinutritivas, compostos tóxicos que ajudarão a planta a se proteger aos ataques futuros. Dentre os microrganismos indutores da via ISR, destacam-se *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Serratia* e *Trichoderma harzianum*.

Alguns microrganismos podem exercer a indução da resistência em diferentes espécies de plantas, enquanto outros apresentam especificidade para uma determinada planta hospedeira, o que sugere a necessidade de reconhecimento do microrganismo por parte da planta (PIETERSE et al., 2012). Pseudomonas putida, por exemplo, induz a resistência em Arabidopsis, mas não em rabanete e cravo, enquanto P. fluorescens é capaz de induzir a resistência em rabanete e não em Arabidopsis (LEEMAN et al., 1995; VAN WEES et al., 1999).

No caso do milho, algumas bactérias não patogênicas, como *Pseudomonas putida*, por exemplo, induziram a

resistência sistêmica de milho contra antracnose causada por *Colletotrichum graminicola* (PLANCHAMP et al., 2014). Neste trabalho foi observada forte redução do crescimento do fungo patogênico e das necroses foliares nas plantas inoculadas com *P. putida*. Houve também uma correlação da indução da resistência ao longo da inoculação em função do metabolismo de fosfolipídeos e de fito-hormônios, indicando que os fosfolipídeos estimularam a expressão de ácido abscísico, etileno, auxina, ácido jasmônico e citocinas, todos envolvidos com o sistema de defesa da planta. Em outro trabalho, *P. aurantiaca* apresentou capacidade de induzir a resistência de plantas de milho infectadas com o fungo *Bipolaris maydis*. Tanto o extrato quando o sobrenadante de células livres de *P. aurantica* foram efetivos para a redução das necroses foliares causadas pelo fungo patogênico, levando à redução de cerca de 30% da severidade da doença (FANG et al., 2013). *B. subtilis* e *A. brasilense* também foram capazes de induzir o sistema de defesa de milho (SANTOS et al., 2014; GONG et al., 2015). *B. subtilis* estimulou a expressão dos genes relacionados a resistência (PR-1 e PR-4) em plantas de milho infectadas com o fungo *Fusarium verticillioides* (sin.: *F. moniliforme*) e impediu o aparecimento de lesões radiculares (GONG et al., 2015) e *A. brasilense* induziu a resistência de plantas de milho contra o ataque do inseto herbívoro *Diabrotica speciosa* (SANTOS et al., 2014).

Biofertilizantes: Do Laboratório para o Campo

Dentre os principais grupos de microrganismos avaliados para a produção de biofertilizantes, merece destaque aqueles do tipo “multifuncionais”, tanto rizosféricos quanto endofíticos

que são os já citados MPCP. Esta multifuncionalidade está relacionada à capacidade de produzir enzimas, fito-hormônios e substâncias que favorecem o desenvolvimento e proteção das plantas (PIETERSE et al., 2012). Microrganismos multifuncionais possuem características de biofertilização, como a fixação de N e solubilização de fosfato pela produção de ácidos orgânicos e de enzimas da classe das fosfatases, entre elas as fitases (OLIVEIRA et al., 2009; JORGUERA et al., 2011). É desejável que este grupo inclua também a produção de enzimas hidrolíticas, como celulases, xilanases, amilases, pectinases, lipases e proteases (BULL et al., 2002), sideróforos, fitoestimulantes (fito-hormônios) e outras características de biocontrole associadas (MALUSÀ et al., 2016).

Pesquisas relacionadas às aplicações práticas de MPCP têm se destacado na medida em que já existem produtos comerciais à base desses microrganismos em vários países. Entretanto, apenas alguns grupos específicos de microrganismos fixadores de N₂ têm sido utilizados em larga escala na agricultura como inoculantes comerciais na cultura da soja (HUNGRIA, 2011). Muitas vezes, o baixo uso em gramíneas, como o milho, está relacionado ao fato de que estes microrganismos vivem em associação com as raízes, não estabelecendo, portanto, simbiose com essas plantas, e com isso, o processo de inoculação pode não surtir efeitos satisfatórios em termos de estabelecimento no ambiente rizosférico. Os microrganismos endofíticos, que habitam o interior das plantas e podem também colonizar a região rizosférica, por sua vez, possuem uma relação de simbiose bem estreita com a planta. A principal razão para o interesse atual em endófitos é a constatação de que, se estas bactérias podem ser reintroduzidas na fase endofítica, pode ser estabelecida aí uma relação mais estável

com a planta em comparação com os microrganismos rizosféricos (SZILAGYI-ZECCHIN et al., 2014).

Um dos principais gargalos para o uso de MPCP como biofertilizantes em larga escala é a transferência dos resultados gerados em laboratório para a escala industrial e campo. Nem sempre os microrganismos eficientes encontrados em laboratório são potentes no campo, e nem sempre são também satisfatórios nos processos de *scale up* da indústria, onde a fermentação exige estabilidade e qualidade do microrganismo. Com este desafio, cresce a demanda por novos produtos, novos microrganismos e rotas biotecnológicas capazes de suprir lacunas referentes ao desenvolvimento de inoculantes mais eficazes (MALUSÀ et al., 2016).

Dentro deste contexto de busca por novos microrganismos inoculantes, a primeira etapa consiste no isolamento, seleção, identificação e avaliação dos microrganismos com características de promoção de crescimento de plantas em laboratório. Outras características devem ser avaliadas, como a taxa de sobrevivência, adaptação e multiplicação dos microrganismos na rizosfera (competência rizosférica) e a capacidade de colonização e infecção das plantas hospedeiras (competência endofítica) em testes de casa de vegetação e de campo (SATHYA et al., 2016).

A etapa seguinte envolve o desenvolvimento de formulações que propiciem uma alta taxa de sobrevivência dos microrganismos no solo, adaptação e multiplicação na rizosfera, seguidas da infecção e colonização da planta hospedeira (SATHYA et al., 2016). Na formulação, a estirpe deve manter as suas propriedades durante o armazenamento e ser tolerante

a fatores de estresse, tais como acidez, dessecação, altas temperaturas e pesticidas químicos. Além disso, o veículo utilizado para inocular uma estirpe deve proporcionar uma boa taxa de adesão às sementes, além de proteger as células bacterianas, proporcionando a manutenção das células viáveis durante o armazenamento e no solo até o período em que surgirem as raízes (SAHU; BRAHMAPRAKASH, 2016). Como proposto por Stephens e Rask (2000), para que se possa formular e produzir comercialmente os inoculantes é necessária a integração de parâmetros físicos, químicos e biológicos, permitindo assim elevadas populações do microrganismo alvo e maior tempo de sobrevivência. Os mesmos autores relatam que formulações inadequadas são frequentemente as barreiras mais comuns para a comercialização dos inoculantes.

Ao longo das últimas décadas, a maioria dos inoculantes comercializados no Brasil e, também em outros países, utilizaram a turfa como veículo, e ainda hoje este veículo é considerado adequado, especialmente porque, além de possibilitar a manutenção de elevado número de bactérias viáveis, oferece proteção física contra as adversidades do solo (LUPWAYI et al., 2005). Contudo, este veículo é um recurso natural não renovável e está cada vez mais escasso, havendo, portanto, a necessidade de importação deste substrato, o que acarreta a elevação dos custos de produção (FERNANDES JÚNIOR et al., 2009). Desse modo, a busca de alternativas viáveis em substituição à turfa tem levado ao desenvolvimento de veículos utilizando polímeros naturais como os alginatos, gomas arábicas e a goma xantana, além de polímeros sintéticos, como o polivinilpirrolidona, polivinilálcool, carboximetilcelulose sódico, sendo preferíveis aqueles provenientes de recursos naturalmente abundantes

ou de resíduos disponíveis. Alguns polímeros promovem o encapsulamento das células, liberando-as após a degradação do material no ambiente e protegendo as células contra estresses ambientais, podendo, assim, favorecer a multiplicação e sobrevivência das células, quando aplicados ao solo. Vários estudos têm relatado que existem diferenças intrínsecas entre os microrganismos testados quanto ao melhor veículo de transporte do inóculo, em termos de sobrevivência e viabilidade celular. Ou seja, o melhor tipo de veículo para uma bactéria não é necessariamente o melhor para o outro (SILVA et al., 2012).

No caso do milho, por ser uma planta C₄ de ciclo curto (anual) e altamente exigente em nutrientes, o uso de inoculantes tem encontrado barreiras com relação à redução e ou substituição dos fertilizantes químicos pelos produtores. Entretanto, o seu uso complementar à adubação vem ganhando espaço, e resultados de ganhos de produtividade e aumento do número de sacas são uma realidade (OLIVEIRA et al., 2013). Por exemplo, Hungria (2011) relatou um aumento de 24% na produção (kg de grãos ha⁻¹) de milho inoculado com estirpes de *Azospirillum brasilense* em relação ao tratamento controle não inoculado. Considerando-se o baixo custo do inoculante em termos de valor de mercado e seu papel ambiental, o uso de inoculantes à base de MPCP em milho se torna uma prática cada vez mais viável e promissora dentro do contexto da agricultura sustentável (SZILAGYI-ZECCHIN et al., 2014). Entretanto, para a otimização do uso de inoculantes em culturas como o milho, é necessário um melhor entendimento do sistema microrganismo-planta no solo, além de melhoria das formulações e determinação da eficiência agrônômica dos inoculantes para a promoção do crescimento das plantas e também na proteção contra fitopatógenos.

Referências

ALVES, G. C.; VIDEIRA, S. S.; URQUIAGA, S.; REIS, V. M. Differential plant growth promotion and nitrogen fixation in two genotypes of maize by several *Herbaspirillum* inoculants. **Plant and Soil**, The Hague, v. 387, p. 307-321, 2015.

AKLADIOUS, S. A.; ABBAS, S. M. Application of *Trichoderma harziunum* T22 as a biofertilizer supporting maize growth. **African Journal of Biotechnology**, v. 11, p. 8672-8683, 2012.

BAIS, H. P.; WEIR, T. L.; PERRY, L. G.; GILROY, S.; VIVANCO, J. M. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 57, n. 1, p. 233-266, 2006.

BALACHANDAR, D.; SANDHIYA, G. S.; SUGITHA, T. C. K.; KUMAR, K. Flavonoids and growth hormones influence endophytic colonization and in plant nitrogen fixation by a diazotrophic *Serratia* sp. in rice. **World Journal of Microbiology and Biotechnology**, Oxford, v. 22, p. 707-712, 2006.

BALDANI, V. L. D.; ALVAREZ, M. A. de B.; BALDANI, J. I.; DÖBEREINER, J. Establishment of inoculated *Azospirillum* spp in the rhizosphere and in roots of field grown wheat and sorghum. **Plant and Soil**, The Hague, v. 90, p. 35-46, 1986.

BASHAN, Y.; HOLGUIN, G.; DE-BASHAN, L. E. *Azospirillum*-plant relationships: physiological, molecular, agricultural, and environmental advances (1997-2003). **Canadian Journal of Microbiology**, Ottawa, v. 50, p. 521-577, 2004.

BERBARA, R. L. L.; SOUZA, F. A.; FONSECA, H. M. A. C. Fungos micorrízicos arbusculares: muito além da nutrição. In: FERNANDES, M. S. (Ed.). **Nutrição mineral de plantas**. Viçosa, MG: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2006. p. 54-79.

BERG, G.; MAHNERT, A.; MOISSE-EICHINGER, C. Beneficial effects of plant-associated microbes on indoor microbiomes and human health? **Frontiers in Microbiology**, v. 5, p. 15, 2014.

BERTIN, C.; YANG, X. H.; WESTON, L. A. The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere. **Plant and Soil**, The Hague, v. 256, p. 67-83, 2003.

BOTTINI, R.; CASSÁN, F.; PICCOLI, P. Gibberellin production by bacteria and its involvement in plant growth promotion and yield increase. **Applied Microbiology Biotechnology**, Oxford, v. 65, p. 497-503, 2004.

BULGARELLI, D.; SCHLAEPPI, K.; SPAEPEN, S.; VER LOREN VAN THEMAAT, E.; SCHULZE-LEFERT, P. Structure and functions of the bacterial microbiota of plants. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 64, p. 807-838, 2013.

BULL, C. T.; SHETTY, K. G.; SUBBARAO, K. V. Interactions between Myxobacteria, plant pathogenic fungi, and biocontrol agents. **Plant Disease**, Saint Paul, v. 86, p. 889-896, 2002.

CARDOSO, I. M.; KUYPER, T. W. Mycorrhizas and tropical soil fertility. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, Amsterdam, v. 116, p. 72-84, 2006.

CASCALES, E.; BUCHANAN, S. K.; DUCHE, D.; KLEANTHOUS, C.; LLOUBÈS, R.; POSTLE, K.; RILEY, M.; SLATIN, S.; CAVARD, D. Colicin biology. **Microbiology and Molecular Biology Reviews**, New York, v. 71, p. 158-229, 2007.

CASTIGLIONI, P.; WARNER, D.; BENSEN, R. J.; ANSTROM, D. C.; HARRISON, J.; STOECKER, M.; ABAD, M.; KUMAR, G.; SALVADOR, S.; D'ORDINE, R.; NAVARRO, S.; BACK, S.; FERNANDES, M.; TARGOLLI, J.; DASGUPTA, S.; BONIN, C.; LUETHY, M. H.; HEARD, J. Bacterial RNA chaperones confer abiotic stress tolerance in plants and improved grain yield in maize under water-limited conditions. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 147, n. 2, p. 446-455, 2008.

CHAUHAN, P. S.; CHAUDHRY, V.; MISHRA, S.; NAUTIYAL, C. S. Uncultured bacterial diversity in tropical maize (*Zea mays* L.) rhizosphere. **Journal of Basic Microbiology**, Weinheim, v. 51, p. 15-32, 2011.

CHELIUS, M. K.; TRIPLETT, E. W. The diversity of archaea and bacteria in association with the roots of *Zea mays* L. **Microbial Ecology**, New York, v. 41, p. 252-263, 2001.

CHU, Q.; WANG, X.; YANG, Y.; CHEN, F.; ZHANG, F.; FENG, G. Mycorrhizal responsiveness of maize (*Zea mays* L.) genotypes as related to releasing date and available P content in soil. **Mycorrhiza**, Berlin, v. 23, p. 497- 505, 2013.

COHEN, A. C.; TRAVAGLIA, C. N.; BOTTINI, R.; PICCOLI, P. N. Participation of abscisic acid and gibberellins produced by endophytic *Azospirillum* in the alleviation of drought effects in maize. **Botany**, Ottawa, v. 87, p. 455-462, 2009.

COUTINHO, F. P.; FELIX, W. P.; YANO-MELO, A. M. Solubilization of phosphates in vitro by *Aspergillus* spp. and *Penicillium* spp. **Ecological Engineering**, Oxford, v. 42, p. 85-89, 2012.

COZZOLINO, V.; DIMEO, V.; PICCOLO, A. Impact of arbuscular mycorrhizal fungi applications on maize production and soil phosphorus availability. **Journal of Geochemical Exploration**, Amsterdam, v. 129, p. 40-44, 2013.

DAVIES, P. J. Regulatory factors in hormone action: level, location and signal transduction. In: DAVIES, P. J. (Ed.). **Plant hormones**. Dordrecht: Springer, 2010. p. 16-35.

DHAWI, F.; DATTA, R.; RAMAKRISHNA, W. Mycorrhiza and PGPB modulate maize biomass, nutrient uptake and metabolic pathways in maize grown in mining-impacted soil. **Plant Physiology and Biochemistry**, New Delhi, v. 97, p. 390-399, 2015.

DIDONET, D. A.; LIMA, O. S.; CANDATEN, M. H.; RODRIGUES, O. Realocação de nitrogênio e de biomassa para os grãos, em trigo submetido à inoculação de *Azospirillum*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 35, p. 401-411, 2000.

EDWARDS, J.; JOHNSON, C.; SANTOS-MEDELLÍN, C.; LURIE, E.; PODISHETTY, N. K.; BHATNAGAR, S.; EISEN, J. A.; SUNDARESAN, V. Structure, variation, and assembly of the root-associated microbiomes of rice. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 112, p. 911-920, 2015.

FANG, R.; LIN, J.; YAO, S.; WANG, Y.; WANG, J.; ZHOU, C.; WANG, H.; XIAO, M. Promotion of plant growth, biological

control and induced systemic resistance in maize by *Pseudomonas aurantiaca* JD37. **Annals of Microbiology**, v. 63, p. 1177-1185, 2013.

FERNANDES JÚNIOR, P. I.; ROHR, T. G.; OLIVEIRA, P. J.; XAVIER, G. R.; RUMJANEK, N. G. Polymers as carrier for rhizobial inoculant formulations. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 44, n. 9, p. 1184-1190, 2009.

FU, Z. Q.; DONG, X. Systemic acquired resistance: turning local infection into global defense. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 64, p. 839-863, 2013.

GABY, J. C.; BUCKLEY, D. H. A comprehensive evaluation of PCR primers to amplify the *nifH* gene of nitrogenase. **Plos One**, San Francisco, v. 7, p. e42149, 2012.

GFELLER, A.; DUBUGNON, L.; LIECHTI, R.; FARMER, E. E. Jasmonate biochemical pathway. **Science Signaling**, v. 16, n. 3, p. 109, 2010.

GOLDSTEIN, A.; LESTER, T.; BROWN, J. Research on the metabolic engineering of the direct oxidation pathway for extraction of phosphate from ore has generated preliminary evidence for PQQ biosynthesis in *Escherichia coli* as well as a possible role for the highly conserved region of quinoprotein dehydrogenases. **Biochimica et Biophysica Acta**, Amsterdam, v. 1647, p. 266-271, 2003.

GOMES, E. A.; SILVA, U. C.; MARRIEL, I. E.; OLIVEIRA, C. A.; LANA, U. G. P. Rock phosphate solubilizing microorganisms

isolated from maize rhizosphere soil. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 13, p. 69-81, 2014.

GONG, A. D.; LI, H. P.; YUAN, Q. S.; SONG, X. S.; YAO, W.; HE, W. J.; LIAO, Y. C. Antagonistic mechanism of iturin A and plipastatin A from *Bacillus amyloliquefaciens* S76-3 from wheat spikes against *Fusarium graminearum*. **PLoS One**, San Francisco, v. 10, p. e0116871, 2015.

GOVINDARAJAN, M.; BALANDREAU, J.; MUTHUKUMARASAMY, R.; REVATHI, G.; LAKSHMINARASIMHAN, C. Improved yield of micropropagated sugarcane following inoculation by endophytic *Burkholderia vietnamiensis*. **Plant and Soil**, The Hague, v. 280, p. 239-252, 2006.

GOVINDARAJAN, M.; KWON, S. W.; WEON, H. Y. Isolation, molecular characterization and growth-promoting activities of endophytic sugarcane diazotroph *Klebsiella* sp. GR9. **World Journal of Microbiology and Biotechnology**, Oxford, v. 23, p. 997-1006, 2007.

GREINER, R. Phytate-degrading enzymes: regulation of synthesis in microorganisms and plants. In: TURNER, B. L.; RICHARDSON, A. E.; MULLANEY, E. J. (Ed.). **Inositol phosphates: linking agriculture and environment**. London: CAB International, 2006. p. 78-96.

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

HAMDALI, H.; BOUIZGARNE, B.; HAFIDI, M.; LEBRIHI, A.; VIROLLE, M. J.; OUHDOUCH, Y. Screening for rock phosphate solubilizing Actinomycetes from Moroccan phosphate mines. **Applied Soil Ecology**, Amsterdam, v. 38, p. 12-19, 2008.

HAMEEDA, B.; HARINI, G.; RUPELA, O. P.; WANI, S. P.; REDDY, G. Growth promotion of maize by phosphate-solubilizing bacteria isolated from composts and macrofauna. **Microbiological Research**, Jena, v. 163, p. 234-242, 2008.

HOLGUIN, G.; BASHAN, Y.; MENDOZA-SALGADO, R. A.; AMADOR SILVA, E. S.; TOLEDO, G.; VAZQUEZ CORREA, P.; AMADOR LUCERO, A. La microbiologia de los manglares, bosques en la frontera entre el mar y la tierra. **Ciencia y Desarrollo**, Mexico, v. 144, n. 25, p. 26-35, 1999.

HOWE, G. A.; JANDER, G. Plant immunity to insect herbivores. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 59, p. 41-46, 2008.

HU, J.; LIN, X.; WANG, J.; DAI, J.; CUI, X.; CHEN, R.; ZHANG, J. Arbuscular mycorrhizal fungus enhances crop yield and P-uptake of maize (*Zea mays* L.): a field case study on a sandy loam soil as affected by long-term P-deficiency fertilization. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 41, p. 2460-2465, 2009.

HUNGRIA, M. **Inoculação com *Azospirillum brasilense***: inovação em rendimento a baixo custo. Londrina: Embrapa Soja, 2011. 36 p. (Embrapa Soja. Documentos, 325).

JOHNSTON-MONJE, D.; LUNDBERG, D. S.; LAZAROVITS, G.; REIS, V. M.; RAIZADA, M. N. Bacterial populations in juvenile

maize rhizospheres originate from both seed and soil. **Plant and Soil**, The Hague, v. 405, n. 1, p. 337-355, 2016.

JOHNSTON-MONJE, D.; RAIZADA, M. N. Conservation and diversity of seed associated endophytes in *Zea* across boundaries of evolution, ethnography and ecology. **PLoS One**, San Francisco, v. 6, p. 20396, 2011.

JORGUERA, M. A.; CROWLEY, D. E.; MARSCHNER, P.; GREINER, R.; FERNANDEZ, M. T.; ROMERO, D.; MENEZES-BLACKBURN, D.; MORA, M. L. Identification of α -propeller phytase-encoding genes in culturable *Paenibacillus* and *Bacillus* spp. from the rhizosphere of pasture plants on volcanic soils. **FEMS Microbiology Ecology**, Amsterdam, v. 75, p. 163-172, 2011.

JUNAID, J. M.; DAR, N. A.; BHAT, T. A.; BHAT, A. H.; BHAT, M. A. Commercial biocontrol agents and their mechanism of action in the management of plant pathogens. **International Journal of Modern Plant & Animal Sciences**, v. 1, n. 2, p. 39-57, 2013.

KHAN, M. S.; ZAIDI, A.; WANI, P. A. Role of phosphate-solubilizing microorganisms in sustainable agriculture: a review. **Agronomy for Sustainable Development**, Paris, v. 27, p. 29-43, 2007.

KIM, C. H.; HAN, S. H.; KIM, K. Y.; CHO, B. H.; KIM, Y. H.; KOO, B. S. Cloning and expression of Pyrroloquinoline Quinone (PQQ) genes from a phosphate-solubilizing bacterium *Enterobacter* intermedium. **Current Microbiology**, New York, v. 47, p. 457-461, 2003.

KLOEPPER, J. W.; SCROTH, M. N.; MILLER, W. Effects of rhizosphere colonization by plant growth-promoting rhizobacteria on potato plant development and yield. **Ecology and Epidemiology**, v. 70, p. 1078-1082, 1980.

KOHLEN, W.; CHARNIKHOVA, T.; LIU, Q.; BOURS, R.; DOMAGALSKA, M. A.; BEGUERIE, S.; VERTAPPEN, F.; LEYSER, O.; BOUWMEESTER, H.; RUYTER-SPIRA, C. Strigolactones are transported through the xylem and play a key role in shoot architectural response to phosphate deficiency in nonarbuscular mycorrhizal host Arabidopsis. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 155, n. 2, p. 974-987, 2011.

KORASICK, D. A.; ENDERS, T. A.; STRADER, L. C. Auxin biosynthesis and storage forms. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 64, p. 2541-2555, 2013.

KUAN, K. B.; OTHMAN, R.; ABDUL-RAHIM, K.; SHAMSUDDIN, Z. H. Plant growth-promoting rhizobacteria inoculation to enhance vegetative growth, nitrogen fixation and nitrogen remobilisation of maize under greenhouse conditions. **PLoS ONE**, San Francisco, v. 11, p. e0152478, 2016.

KUMAR, B.; TRIVEDI, P.; PANDEY, A. Pseudomonas corrugate: a suitable bacterial inoculant for maize grown under rainfed conditions of Himalayan region. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 39, p. 3093-3100, 2007.

LEEMAN, M.; VAN PELT, J. A.; DEN OUDEN, F. M.; HEINSBROEK, M.; BAKKER, P. A. H. M.; SCHIPPERS, B. Induction of systemic resistance by Pseudomonas fluorescens in radish cultivars differing in susceptibility to fusarium wilt, using a novel

bioassay. **European Journal of Plant Pathology**, Dordrecht, v. 101, p. 655-664, 1995.

LODEWYCKX, C.; VANGRONSVELD, J.; PORTEOUS, S.; LELIE, D. van der. Endophytic bacteria and their potential applications. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v. 21, p. 583-606, 2002.

LUDWIG-MÜLLER, J.; KALDORF, M.; SUTTER, E. G.; EPSTEIN, E. Indole-3-butyric acid (IBA) is enhanced in young maize (*Zea mays* L.) roots colonized with the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. **Plant Science**, Limerick, v. 125, p. 153-162, 1997.

LUPWAYI, N. Z.; RICE, W. A.; CLAYTON, G. W. Rhizobial inoculants for legume crops. **Journal of Crop Improvement**, v. 15, n. 2, p. 289-321, 2005.

MAKSIMOV, I. V.; ABIZGIL'DINA, R. R.; PUSENKOVA, L. I. Plant growth promoting rhizobacteria as alternative to chemical crop protectors from pathogens: review. **Applied Biochemistry and Microbiology**, New York, v. 47, p. 333-345, 2011.

MALUSÀ, E.; PINZARI, F.; CANFORA L. Efficacy of biofertilizers: challenges to improve crop production. In: SINGH, D. P.; SINGH, H. B.; PRABHA, R. **Microbial inoculants in sustainable agricultural productivity**. New York: Springer, 2016. v. 2, p. 17-40.

MANDER, C.; WAKELIN, S.; YOUNG, S.; CONDRON, L.; O'CALLAGHAN, M. incidence and diversity of phosphate-solubilizing bacteria are linked to phosphorus status in grassland soils. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 44, p. 93-101, 2012.

MARRA, L. M. **Solubilização de fosfato por bactérias e sua contribuição no crescimento de leguminosas e gramíneas.**

2012. 142 f. Tese (Doutorado em Ciência do Solo) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2012.

MENDES, R.; GARBEVA, P.; RAAIJMAKERS, J. M. The rhizosphere microbiome: significance of plant-beneficial, plant-pathogenic and human-pathogenic microorganisms. **FEMS Microbiology Reviews**, Amsterdam, v. 37, p. 634-663, 2013.

MILIUTE, I.; BUZAITE, O.; BANIULIS, D.; STANYS, V. Bacterial endophytes in agricultural crops and their role in stress tolerance: a review. **Zemdirbyste-Agriculture**, v. 102, p. 465-478, 2015.

MOE, L. A. Amino acids in the rhizosphere: from plants to microbes. **American Journal of Botany**, Lancaster, v. 100, n. 9, p. 1692-1705, 2013.

MONTEIRO, R. A.; SCHMIDT, M. A.; BAURA, V. A.; BALSANELLI, E.; WASSEM, R.; YATES, M. G.; RANDI, M. A. F.; PEDROSA, F. O.; SOUZA, E. M. de. Early colonization pattern of maize (*Zea mays* L. Poales, Poaceae) roots by *Herbaspirillum seropedicae* (Burkholderiales, Oxalobacteraceae). **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 31, p. 932-937, 2008.

MURRAY, J. D.; KARAS, B. J.; SATO, S.; TABATA, S.; AMYOT, L.; SZCZYGLOWSKI, K. A cytokinin perception mutant colonized by *Rhizobium* in the absence of nodule organogenesis. **Science**, Washington, v. 315, p. 101-104, 2007.

NAVEED, M.; QURESHI, M. A.; ZAHIR, Z. A.; HUSSAIN, M. B.; SESSITSCH, A.; MITTER, B. L-Tryptophan-dependent biosynthesis of indole-3-acetic acid (IAA) improves plant growth and colonization of maize by Burkholderia phytofirmans PsJN. **Annals of Microbiology**, v. 65, p. 1381-1389, 2015.

NOVAIS, R. F.; ALVAREZ V., V. H.; BARROS, N. F.; FONTES, R. L. F.; CANTARUTTI, R. B.; NEVES, J. C. L. (Ed.). **Fertilidade do solo**. Viçosa, MG: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2007.1017 p.

NOVAIS, R. F.; SMYTH, T. J. **Fósforo em solo e planta em condições tropicais**. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, 1999. 399 p.

NUNES, F. S.; RAIMONDI, A. C.; NIEDWIESKI, A. C. Fixação de nitrogênio: estrutura, função e modelagem bioinorgânica das nitrogenases. **Química Nova**, São Paulo, v. 26, p. 872- 879, 2003.

OGBO, F. C. Conversion of cassava wastes for biofertilizer production using phosphate solubilizing fungi. **Bioresource Technology**, Essex, v. 101, p. 4120-4124, 2010.

OLIVEIRA, C. A.; ALVES, V. M. C.; MARRIEL, I. E.; GOMES, E. A.; SCOTTI, M. R. S. M.; CARNEIRO, N. P.; GUIMARÃES, C. T.; SCHAFFERT, R. E.; SÁ, N. M. A. Phosphate solubilizing microorganisms isolated from rhizosphere of maize cultivated in an oxisol of the Brazilian cerrado biome. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 25, p. 1-6, 2009.

OLIVEIRA, C. A. de; MARRIEL, I. E.; GOMES, E. A.; MATTOS, B. B.; SANTOS, F. C. dos; OLIVEIRA, M. C.; ALVES, V. M. C.

Metodologia de aplicação de microrganismos solubilizadores de fósforo em sementes visando melhor aproveitamento deste nutriente pelas plantas. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2013. 25 p. (Embrapa Milho e Sorgo. Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento, 88).

PAL, K. K.; TILAK, K. V.; SAXENA, A. K.; DEY, R.; SINGH, C. S. Suppression of maize root diseases caused by *Macrophomina phaseolina*, *Fusarium moniliforme* and *Fusarium graminearum* by plant growth promoting rhizobacteria. **Microbiological Research**, Jena, v. 156, p. 209-223, 2001.

PANDEY, A.; SHARMA, M.; PANDEY, G. K. Emerging roles of strigolactones in plant responses to stress and development. **Frontiers in Plant Science**, New Haven, v. 7, n. 434, p. 1-17, 2016.

PEIFFER, J.; SPOR, A.; KOREN, O.; JIN, Z.; TRINGE, S. G.; DANGL, J. L.; BUCKLER, E. S.; LEY, R. E. Diversity and heritability of the maize rhizosphere microbiome under field conditions. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 110, p. 6548-6553, 2013.

PELÁEZ-VICO, M. A.; BERNABÉU-RODA, L.; KOHLEN, W.; SOTO, M. J.; LÓPEZ-RÁEZ, J. A. Strigolactones in the *Rhizobium*-legume symbiosis: stimulatory effect on bacterial surface motility and down-regulation of their levels in nodulated plants. **Plant Science**, Limerick, v. 245, p. 119-127, 2016.

PEREIRA, P.; IBAÑEZ, F.; ROSENBLUETH, M.; ETCHEVERRY, M.; MARTÍNEZ-ROMERO, E. Analysis of the bacterial diversity associated with the roots of maize (*Zea mays* L.) through

culture-dependent and culture-independent methods.

International Scholarly Research Network Ecology, v. 2011, p. 1-10, 2011.

PERIN, L.; MARTÍNEZ-AGUILAR, L.; CASTRO-GONZÁLEZ, R.; SANTOS, P. E. de los; CABELLOS-AVEAR, T.; GUEDES, H. V.; REIS, V. M.; CABALLERO-MELLADO, J. Diazotrophic Burkholderia species associated with field-grown maize and sugarcane. **Applied and Environmental Microbiology**, Washington, v. 72, p. 3103-3110, 2006.

PHILIPPOT, L.; RAAIJMAKERS, J. M.; LEMANCEAU, P.; VAN DER PUTTEN, W. H. Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere. **Nature Reviews Microbiology**, London, v. 11, n. 11, p. 789-799, 2013.

PICARD, C.; BOSCO, M. Maize heterosis affects the structure and dynamics of indigenous rhizospheric auxins-producing *Pseudomonas* populations. **FEMS Microbiology Ecology**, Amsterdam, v. 53, p. 349-357, 2005.

PIETERSE, C. M. J.; VAN DER DOES, D.; ZAMIOUDIS, C.; LEON-REYES, A.; VAN WEES, S. C. M. Hormonal modulation of plant immunity. **Annual Review of Cell and Developmental Biology**, Palo Alto, v. 28, p. 489-521, 2012.

PLANCHAMP, C.; GLAUSER, G.; MAUCH-MANI, B. Root inoculation with *Pseudomonas putida* KT2440 induces transcriptional and metabolic changes and systemic resistance in maize plants. **Frontiers in Plant Science**, v. 5, p. 719, 2014.

RAAIJMAKERS, J. M.; DE BRUIJN, I.; NYBROE, O.; ONGENA, M. Natural functions of lipopeptides from *Bacillus* and *Pseudomonas*: more than surfactants and antibiotics. **FEMS Microbiology Reviews**, Amsterdam, v. 34, n. 6, p. 1037-1062, 2010.

RADZKI, W.; MANERO, F. G.; ALGAR, E.; GARCIA, J. L.; GARCIA, V. A.; SOLANO, B. R. Bacterial siderophores efficiently provide iron to iron-starved tomato plants in hydroponics culture. **Antonie Van Leeuwenhoek**, Amsterdam, v. 104, p. 321-330, 2013.

RAI, R.; PRASANTA, K. D.; PRASANNA, B. M.; SINGH, A. Endophytic bacterial flora in the stem tissue of a tropical maize (*Zea mays* L.) genotype: isolation, identification and enumeration. **World Journal of Microbiology and Biotechnology**, Oxford, v. 23, p. 853-858, 2007.

RAZA, F. A.; FAISAL, M. Growth promotion of maize by desiccation tolerant *Micrococcus luteus*-chp37 isolated from Cholistan desert, Pakistan. **Australian Journal of Crop Science**, v. 7, n. 11, p. 1693-1698, 2013.

REIS, V. M.; ESTRADA DE LOS SANTOS, P.; TENORIO-SALGADO, S.; VOGEL, J.; STOFFELS, M.; GUYON, S.; MAVINGUI, P.; BALDANI, V. L.; SCHMID, M.; BALDANI, J. I.; BALANDREAU, J.; HARTMANN, A.; CABALLERO-MELLADO, J. *Burkholderia tropica* sp. nov., a novel nitrogen-fixing, plant-associated bacterium. **International Journal of Systematic Evolutionary Microbiology**, v. 54, p. 2155-2162, 2004.

RICHARDSON, A. E.; BAREA, J.; McNEILL, A. M.; PRIGENT-COMBARET, C. Acquisition of phosphorus and nitrogen in the

rhizosphere and plant growth promotion by microorganisms.

Plant and Soil, The Hague, v. 321, n. 1, p. 305-339, 2009.

RILEY, M. A.; WERTZ, J. E. Bacteriocins: evolution, ecology, and application. **Annual Review of Microbiology**, Palo Alto, v. 56, p. 117-137, 2002.

RODRÍGUEZ, H.; FRAGA, R.; GONZALEZ, T.; BASHAN, Y. Genetics of phosphate solubilization and its potential applications for improving plant growth-promoting bacteria. **Plant and Soil**, The Hague, v. 287, p. 15-21, 2006.

RYAN, R. P.; GERMAINE, K.; FRANKS, A.; RYAN, D. J.; DOWLING, D. N. Bacterial endophytes: recent developments and applications. **FEMS Microbiology Letters**, Amsterdam, v. 278, n. 1, p. 1-9, 2008.

SAHU, P. K.; BRAHMAPRAKASH, G. P. Formulations of biofertilizers—approaches and advances. In: SINGH, D. P.; SINGH, H. B.; PRABHA, R. **Microbial inoculants in sustainable agricultural productivity**. New York: Springer, 2016. v. 2, p. 179-198.

SANTNER, A.; ESTELLE, M. Recent advances and emerging trends in plant hormone signaling. **Nature**, London, v. 459, p. 1071-1078, 2009.

SANTOS, F.; PEÑAFLO, M. F. G.; PARÉ, P. W.; SANCHES, P. A.; KAMIYA, A. C.; TONELLI, M.; BENTO, J. M. S. A novel interaction between plant-beneficial rhizobacteria and roots: colonization induces corn resistance against the root herbivore *Diabrotica speciosa*. **PLoS One**, San Francisco, v. 9, p. 113280, 2014.

SATHYA, A.; VIJAYABHARATHI, R.; GOPALAKRISHNAN, S. Soil microbes: the invisible managers of soil fertility. In: SINGH, D. P.; SINGH, H. B.; PRABHA, R. **Microbial inoculants in sustainable agricultural productivity**. New York: Springer, 2016. v. 2, p. 1-16.

SCHACHTMAN, D. P.; REID, R. J.; AYLING, S. M. Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 116, p. 447-453, 1998.

SEGHERS, D.; WITTEBOLLE, L.; TOP, E. M.; VERSTRAETE, W.; SICILIANO, S. D. Impact of agricultural practices on the *Zea mays* L. endophytic community. **Applied and Environmental Microbiology**, Washington, v. 70, p. 1475-1482, 2004.

SHORESH, M.; HARMAN, G. E.; MASTOURI, M. Induced systemic resistance and plant responses to fungal biocontrol agents. **Annual Review of Phytopathology**, Palo Alto, v. 48, p. 21-43, 2010.

SILVA, M. F. da; ANTÔNIO, C. S.; OLIVEIRA, P. J.; XAVIER, G. R.; RUMJANEK, N. G.; SOARES, L. H. B.; REIS, V. M. Survival of endophytic bacteria in polymer-based inoculants and efficiency of their application to sugarcane. **Plant and Soil**, The Hague, v. 356, p. 231-243, 2012.

SIQUEIRA, J. O.; FRANCO, A. A. **Biotecnologia do solo: fundamentos e perspectivas**. Brasília, DF: Ministério da Educação: ABEAS; Lavras: ESAL: FAEPE, 1988. 236 p.

SMYTH, E. **Selection and analysis of bacteria on the basis of their ability to promote plant development and growth**. 2011. Tese (Doutorado) - University College Dublin, Dublin.

SMITH, S. E.; READ, D. J. **Mycorrhizal symbiosis**. 3. ed. New York: Academic Press, 2008.

SPAEPEN, S.; DOBBELAERE, S.; CROONENBORGH, A.; VANDERLEYDEN, J. Effects of *Azospirillum brasilense* indole-3-acetic acid production on inoculated wheat plants. **Plant and Soil**, The Hague, v. 312, n. 1, p. 15-23, 2008.

STEPHENS, J. H. G.; RASK, H. M. Inoculant production and formulation. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 65, p. 249-258, 2000.

SUKUMAR, P.; LEGUÉ, V.; VAYSSIÈRES, A.; FRANCIS, M.; TUSKAN, G. A.; KALLURI, U. C. Involvement of auxin pathways in modulating root architecture during beneficial plant-microorganism interactions. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 36, p. 909-919, 2013.

SZILAGYI-ZECCHIN, V. J.; IKEDA, A. C.; HUNGRIA, M.; ADAMOSKI, D.; KAVA-CORDEIRO, V.; GLIENKE, C.; GALLITERASAWA, L. V. Identification and characterization of endophytic bacteria from maize (*Zea mays* L.) roots with biotechnological potential in agriculture. **AMB Express**, v. 4, p. 2-9, 2014.

TILMAN, D.; CASSMAN, K. G.; MATSON, P. A.; NAYLOR, R.; POLASKY, S. Agricultural sustainability and intensive production practices. **Nature**, London, v. 418, p. 671-677, 2002.

TURNER, T. R.; JAMES, E. K.; POOLE, P. S. The plant microbiome. **Genome Biology**, v. 14, n. 209, p. 1-10, 2013.

UROZ, S.; BUÉE, M.; MURAT, C.; FREY-KLETT, P.; MARTIN, F. Pyrosequencing reveals a contrasted bacterial diversity between oak rhizosphere and surrounding soil. **Environmental Microbiology Reports**, v. 2, p. 281-288, 2010.

VAN WEES, S. C.; LUIJENDIJK, M.; SMOORENBURG, I.; VAN LOON, L. C.; PIETERSE, C. M. J. Rhizobacteria-mediated induced systemic resistance (ISR) in *Arabidopsis* is not associated with a direct effect on expression of known defense-related genes but stimulates the expression of the jasmonate-inducible gene *Atvsp* upon challenge. **Plant Molecular Biology**, Dordrecht, v. 41, p. 537-549, 1999.

VASSILEVA, M.; SERRANO, M.; BRAVO, V.; JURADO, E.; NIKOLAEV, I.; MARTOS, V.; VASSILEV, N. Multifunctional properties of phosphate-solubilizing microorganisms grown on agro-industrial wastes in fermentation and soil conditions. **Applied Microbiology Biotechnology**, Berlin, v. 85, p. 1287-1299, 2010.

VILLEGAS, J.; FORTIN, J. A. Phosphorous solubilization and pH changes as a result of the interactions between soil bacteria and arbuscular mycorrhizae fungi on a medium containing NO_3 as nitrogen source. **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v. 80, p. 571-576, 2002.

WESTON, L. A.; MATHESIUS, U. Flavonoids: their structure, biosynthesis and role in the rhizosphere, including allelopathy. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 39, n. 2, p. 283-297, 2013.

WHITELAW, M. A. Growth promotion of plants inoculated with phosphate-solubilizing fungi. **Advances in Agronomy**, San Diego, v. 69, p. 99-151, 2000.

WOODWARD, A. W.; BARTEL, B. Auxin: regulation, action, and interaction. **Annals of Botany**, London, v. 95, p. 707-735, 2005.

YAO, Q.; LI, X. L.; FENG, G.; CHRISTIE, P. Mobilization of sparingly soluble inorganic phosphates by the external mycelium of an arbuscular mycorrhizal fungus. **Plant and Soil**, The Hague, v. 230, p. 279-285, 2001.

YI, Y.; HUANG, W.; GE, H. Exopolysaccharide: a novel important factor in the microbial dissolution of tricalcium phosphate. **World Journal of Microbiology and Biotechnology**, Oxford, v. 24, p. 1059-1065, 2008.

ZHANG, H.; KIM, M. S.; SUN, Y.; DOWD, S. E.; SHI, H.; PARE, P. W. Soil bacteria confer plant salt tolerance by tissue-specific regulation of the sodium transporter HKT1. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, Saint Paul, v. 21, n. 6, p. 737-744, 2008.

ZHAO, L.; DENG, Z.; YANG, W.; CAO, Y.; WANG, E.; WEI, G. Diverse rhizobia associated with *Sophora alopecuroides* grown in different regions of Loess Plateau in China. **Systematic and Applied Microbiology**, Stuttgart, v. 33, p. 468-477, 2010.

