

***Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Embrapa Arroz e Feijão
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento***

DOCUMENTOS 319

**Mitigação dos estresses abióticos na agricultura mediada
pela interação de microrganismos e plantas**

*Anna Cristina Lanna
Marta Cristina Corsi De Filippi
Carlos Magri Ferreira
Adriano Stephan Nascente*

Embrapa Arroz e Feijão
Rodovia GO 462, Km 12 - Zona Rural
Caixa Postal 179
75375-000 Santo Antônio de Goiás, GO
Fone: (62) 3533 2105
Fax: (62) 3533 2100
www.embrapa.br
www.embrapa.br/fale-conosco/sac

Comitê de Publicações
da Embrapa Arroz e Feijão

Presidente
Roselene de Queiroz Chaves

Secretário-Executivo
Luiz Roberto Rocha da Silva

Membros
*Ana Lúcia Delalibera de Faria, Luís Fernando Stone,
Newton Cavalcanti de Noronha Júnior, Tereza
Cristina de Oliveira Borba*

Supervisão editorial
Luiz Roberto Rocha da Silva

Revisão de texto
Luiz Roberto Rocha da Silva

Normalização bibliográfica
Ana Lúcia Delalibera de Faria

Tratamento das ilustrações
Fabiano Severino

Projeto gráfico da coleção
Fabiano Severino

Editoração eletrônica
Fabiano Severino

1ª edição
Publicação digital - PDF (2021)

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 Arroz e Feijão

Mitigação dos estresses abióticos na agricultura mediada pela interação de
microrganismos e plantas / Anna Cristina Lanna... [et al.]. Santo Antônio de
Goiás : Embrapa Arroz e Feijão, 2021.
35 p. : il. (Documentos / Embrapa Arroz e Feijão, ISSN 1678-9644 ; 319).

1. Microrganismos multifuncionais. 2. Tolerância estresses abióticos. 3. Interação
genética. I. Lanna, Anna Cristina. II. Filippi, Marta Cristina Corsi de. III. Ferreira,
Carlos Magri. IV. Nascente, Adriano Stephan. V. Embrapa Arroz e Feijão. VI. Série.

CDD 579

Ana Lúcia Delalibera de Faria (CRB 1/324)

© Embrapa, 2021

Autores

Anna Cristina Lanna

Química, doutora em Fisiologia Vegetal, pesquisadora da Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, GO

Marta Cristina Corsi De Filippi

Engenheira-agrônoma, Ph.D. em Fitopatologia e Microbiologia, pesquisadora da Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, GO

Carlos Magri Ferreira

Engenheiro-agrônomo, doutor em Desenvolvimento Sustentável, analista da Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, GO

Adriano Stephan Nascente

Engenheiro-agrônomo, doutor em Agronomia, pesquisador da Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, GO

Apresentação

Estresses abióticos afetam as plantas de diferentes maneiras, portanto são os principais fatores causadores de redução da produtividade de culturas agrícolas. Tecnologias desenvolvidas a partir de microrganismos multifuncionais e benéficos são soluções inovadoras para desenvolver práticas de manejo do estresse abiótico eficientes e de baixo custo. Microrganismos da rizosfera de plantas cultivadas e de solos inférteis, tal qual microrganismos endofíticos que habitam tecidos vegetais, mostram propriedades bioquímicas que, se exploradas, podem servir à agricultura, aumentando e mantendo a produtividade das culturas. Atualmente, o uso de bioinsumos para promover o crescimento e aumentar a produtividade das culturas através de mecanismos tais como mineralização e disponibilidade de nutrientes, secreção de hormônios, produção de sideróforos e outros metabólitos secundários, formação de biofilme, sinalização celular e supressão de doenças, está bem estabelecido, entretanto, cada vez mais evidente que os efeitos podem ser mais abrangentes, uma vez que as pesquisas baseadas nas interações de microrganismos e plantas, nos níveis fisiológico, bioquímico e molecular, revelam que as associações influenciam amplamente as respostas das plantas aos estresses, como térmico, deficiência hídrica, inundação, salinidade e metais pesados. Este documento dá uma visão geral do atual conhecimento sobre as interações de microrganismos e plantas para mitigar as condições de estresse abiótico em diferentes sistemas de cultivo e oferta uma fascinante perspectiva para obtenção de uma agricultura integrativa e sustentável.

Os autores

Sumário

Introdução	9
O mundo microscópico do sistema solo-planta	10
Estratégias microbianas para mitigar os estresses abióticos em plantas	14
Alteração nas taxas hormonais	15
Alteração na morfologia do sistema radicular e características da parte aérea.....	17
Alteração no status hídrico	17
Biossíntese de enzimas antioxidantes	18
Acúmulo de osmoprotetores	18
Produção de biofilme.....	18
Enriquecimento da absorção de nutrientes.....	19
Cenário atual dos principais estresses abióticos.....	20
Seca	20
Inundação.....	22
Salinidade.....	22
Extremos de temperatura.....	23
Metais pesados	23
Trilhas de aprendizagem para produção e aplicação de inoculantes microbianos	24
Conclusão.....	25
Referências	26

Introdução

Há consenso entre formuladores de políticas públicas, gestores de empresas privadas e comunidade científica sobre a inevitabilidade de esforços coletivos para fornecer alimentos em quantidade e qualidade para uma população mundial crescente e cada vez mais urbanizada (Barea, 2015). Há previsão de que 10 bilhões de pessoas habitem a Terra até 2050, com maior incidência nos países em desenvolvimento e, como consequência, projeta-se a necessidade de aumento de, aproximadamente, 70% na produção atual de alimentos (Saath; Fachinello, 2018). Portanto, a pesquisa agropecuária deve buscar inovações nas práticas de produção capazes de atender às exigências do mercado e, ao mesmo tempo, satisfazer os preceitos ambiental, social e econômico preconizados pelo desenvolvimento sustentável (Zolla et al., 2013), gerando o menor impacto negativo possível sobre os recursos naturais e outras externalidades.

Uma medida sugerida é a intensificação de sistemas agrícolas sustentáveis, definida por Pretty e Bharucha (2014) como sistemas ou processos nos quais a produtividade é aumentada sem causar adversidades ambientais e sem a conversão adicional de terras não agricultáveis. A implementação desse tipo de agricultura depende da descoberta de métodos eficientes para reciclar nutrientes, equilibrar populações de insetos-praga e doenças e aliviar os estresses abióticos, ou seja, utilizar práticas e insumos não dependentes do petróleo e que tenham múltiplas funcionalidades, capazes de manter a saúde do solo e das plantas e a qualidade dos alimentos. Dessa forma, a proposta de intensificação de sistemas agrícolas inclui a substituição de insumos, produzidos ao longo de décadas, por processos industriais com acentuado uso de energia, como os fertilizantes para suprir a deficiência de nutrientes do solo e os agroquímicos usados para o controle do estresse biótico em plantas, cujos princípios ativos podem provocar contaminação ambiental e ameaçar a saúde humana (Browne et al., 2013), além de desequilibrar a complexa interação entre os integrantes de cada bioma. Esse tipo de agricultura contribui para acelerar as causas das mudanças globais no clima que, por sua vez, eleva a temperatura da Terra e afeta a estabilidade da biosfera (Duarte et al., 2006).

As mudanças climáticas geram diferentes fatores de estresse abiótico, como temperaturas extremas (calor ou frio), secas, inundações, radiação ultravioleta (UV), salinidade, deficiências de nutrientes essenciais e contaminação por metais pesados, aumento da erosão do solo, doenças, insetos-praga, plantas daninhas, perdas de biodiversidade, fragmentação de paisagens, dentre outros (Vitousek et al., 1997; Chatterjee et al., 2019). Tais condições ambientais adversas influenciam negativamente a sobrevivência de organismos vivos, a produção de biomassa e a safra de alimentos básicos, em até 70% (Vorasoot et al., 2003; Thakur et al., 2010), ameaçando a segurança alimentar em todo o mundo, especialmente nas regiões tropicais (Chakraborty et al., 2015). O estresse de desidratação causado pela seca, pela salinidade e pela severidade da temperatura é o estresse abiótico mais prevalente que limita o crescimento e a produtividade das plantas (Vorasoot et al., 2003; Jaleel et al., 2009; Thakur et al., 2010). Além do mais, o impacto negativo sobre a funcionalidade e a produtividade dos sistemas agrícolas e dos ecossistemas naturais limita os benefícios fornecidos (Barea, 2015).

Nesse contexto, uma abordagem promissora na produção agrícola intensiva e sustentável, atualmente em uso, é a exploração dos microrganismos multifuncionais e benéficos às plantas, os quais desempenham serviços salutareis na agricultura, tais como a melhoria da nutrição e da saúde das plantas, o fortalecimento dos sistemas de defesa natural e o aumento da qualidade do solo, dada a habilidade em decompor a matéria orgânica e liberar nutrientes para as plantas; produzir húmus; ciclar e acumular nutrientes e energia; e produzir compostos complexos, como substâncias gomosas,

lipídeos e outras insolúveis em água, essenciais para a formação e estabilidade de agregados do solo e decompor xenobióticos (Barea et al., 2013a; Lugtenberg, 2015; Chatterjee et al., 2019). O papel dos microrganismos multifuncionais, os quais estabelecem múltiplas interações com as plantas e demonstram capacidade de fornecer soluções economicamente e ecologicamente sustentáveis, será analisado neste documento.

O mundo microscópico do sistema solo-planta

Os microrganismos benéficos às plantas e que coevoluíram com elas, em associação simbiótica ou de vida livre, são chamados de probióticos de plantas (Chatterjee et al., 2019). A interação de microrganismos e plantas tem graus distintos de proximidade com as raízes e o solo circundante, denominado processo simbiótico, endofítico ou associativo (Figura 1). A maioria dos microrganismos vive nas proximidades das raízes, utilizando metabólitos exsudados das mesmas como fontes de carbono e nitrogênio; outros vivem em micro-habitats da rizosfera, colonizando o rizoplane (superfície das raízes) e uma pequena subpopulação desses, denominada de endofíticos, é capaz de penetrar e viver nos tecidos vegetais (Porras-Alfaro; Bayman, 2011; Hardoim; Van Elsas, 2013; Brader et al., 2014; Mercado-Blanco, 2015). As relações endofíticas não simbióticas ocorrem dentro dos espaços intercelulares de tecidos vegetais que contenham altos teores de carboidratos, aminoácidos e nutrientes inorgânicos (Bacon; Hinton, 2006 citado por Souza et al., 2015). Os endofíticos escapam das respostas imunológicas das plantas e colonizam, sem causar sintomas de doença, diferentes partes da planta (raiz, caule, folha e/ou fruto), em diferentes compartimentos do apoplasto (espaços intercelulares e vasos do xilema) ou dentro das células vegetais.

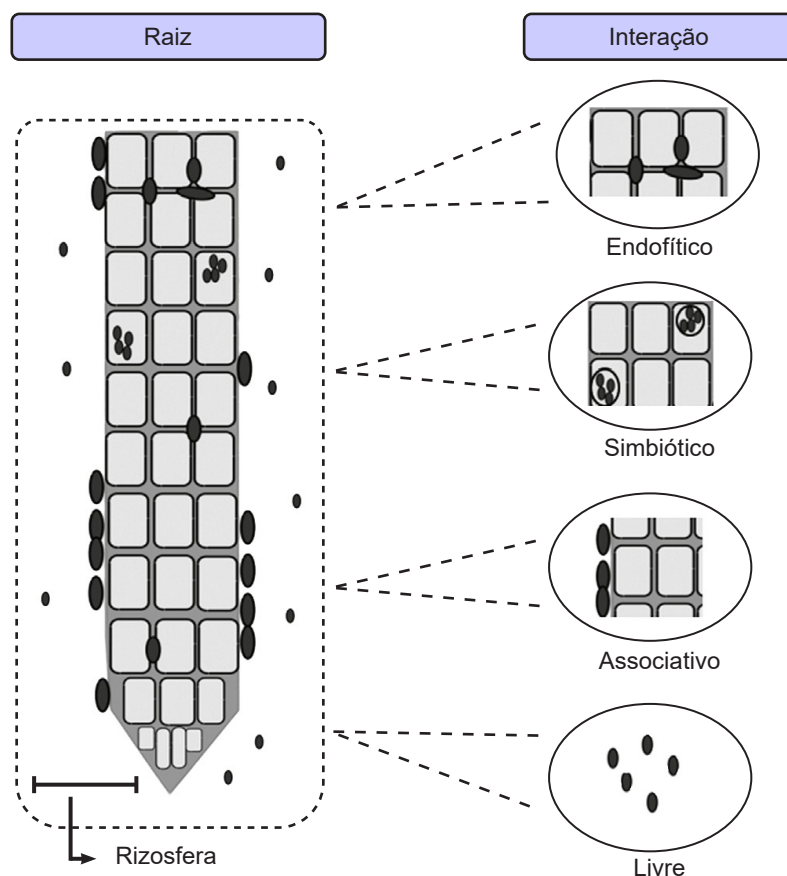


Figura 1. Rizosfera e as diferentes interações microbianas com a planta hospedeira.

Fonte: Adaptado de Souza et al. (2015).

Rizosfera é a região em torno da raiz das plantas, abundante em nutrientes para os microrganismos habitarem, benéficos ou patogênicos, competindo ou cooperando entre si ou com outros seres vivos (Sachdev; Singh, 2018). A rizosfera caracteriza-se por hospedar dinâmicas interações físicas, químicas e biológicas, sendo uma região onde os microrganismos exercem importante função de transformar a matéria orgânica e compor os ciclos biogeoquímicos dos nutrientes.

Geralmente, as interações benéficas de microrganismos e plantas estão basicamente envolvidas no estímulo do crescimento da planta, seja pela mineralização e disponibilização de nutrientes ou pela produção de hormônios de crescimento, metabólitos secundários e sideróforos. Os microrganismos que interagem com as plantas são capazes de aliviar os estresses abióticos que as assolam, por meio de diversos mecanismos: a) reconhecimento — algumas bactérias são atraídas por determinados exsudatos da planta, sendo esses fontes de íons, oxigênio, água e compostos orgânicos (açúcares, ácidos orgânicos, aminoácidos, enzimas e fatores de crescimento); b) aderência ou penetração (para endofíticos) — destacando-se o importante papel do biofilme, matriz composta de exopolissacarídeos que envolvem a célula bacteriana (Figura 2); e c) colonização — ao redor ou dentro das raízes, após a percepção de estímulos seguida por respostas coordenadas (*quorum sensing*) entre os indivíduos da colônia microbiana. *Quorum sensing* é o mecanismo de comunicação célula-célula que induz a expressão gênica e regula, nesse caso, a colonização da rizosfera (Kaushik; Subhashini, 1985; Belimov et al., 2001; Mayak et al., 2004a, 2004b; Barka et al., 2006; Rodriguez et al., 2008; Yang et al., 2009; Gómez G. et al., 2012; Singh et al., 2013; Sachdev; Singh, 2018; Chatterjee et al., 2019).

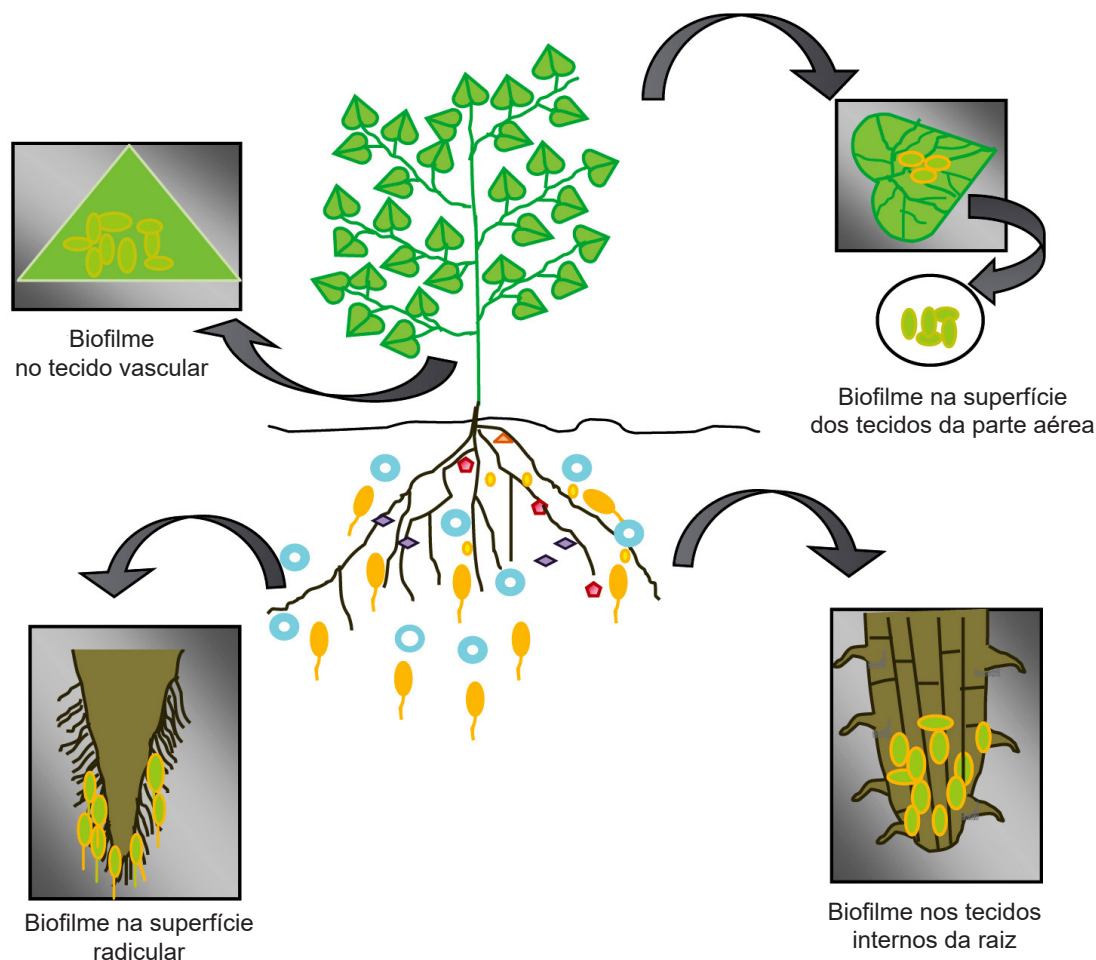


Figura 2. Colonização da rizosfera e formação de biofilme.

Fonte: Adaptado de Singh e Chauhan (2017).

A abundância, a diversidade e a atividade das colônias de microrganismos são diferentes ao longo da rizosfera, dependendo da disponibilidade dos nutrientes, composição dos exsudatos e competição entre as colônias. A abundância acontece ao redor da coifa da raiz, onde a planta hospedeira exsuda sacarose e triptofano, e a ocorrência inferior ao redor dos pelos e dos segmentos radiculares maduros (Figura 3). Tipos de solo, espécies hospedeiras, estações do ano e condições climáticas também interferem nessa dinâmica (Lagos et al., 2015).

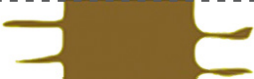
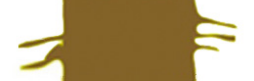
	Raiz	Exsudatos	Disponibilidade de nutrientes	Absorção de nutrientes	Abundância microbiana	Crescimento microbiano
Zona suberosa (com ramificações e sub-ramificações)		Baixo	Alto	Baixo	Baixo	Baixo
Zona pilífera (com pelos absorventes)		Médio	Baixo	Alto	Alto	Médio
Zona lisa (alongamento)		Alto	Baixo	Médio	Alto	Médio
Zona meristemática		Alto	Alto	Médio	Médio	Alto
	Extremidade					

Figura 3. Distribuição heterogênea das comunidades de microrganismos na rizosfera. Nas pontas das raízes e próximo da região de alongamento, com intensa exsudação de compostos do metabolismo primário, observa-se abundância de colônias, e nas regiões com tecido radicular maduro e pelos radiculares, menor abundância.

Fonte: Adaptado de Lagos et al. (2015).

O solo consiste em matéria inorgânica e orgânica, sendo um compartimento especializado devido à alta atividade metabólica dos milhões de microrganismos presentes. Apesar da alta atividade metabólica, os microrganismos vivos ocupam menos de 5% do espaço total do solo (Chakraborty et al., 2015). No entanto, há cerca de 10^9 células microbianas por grama de solo, as quais exibem alto nível de diversidade, atingindo cerca de 10^6 táxons (Barret et al., 2013), além de encontrarem-se na microbiota de cada espécie de planta comunidades de microrganismos distintas. Pang et al. (2020) analisaram as comunidades de microrganismos residentes nas raízes das plantas de arroz de terras altas e isolaram 337 bactérias (91 endofíticas e 246 rizosféricas) e 125 fungos (76 endofíticos e 49 rizosféricos). Os isolados foram submetidos ao sequenciamento parcial das regiões do gene 16S rRNA e ITS para identificação e classificação filogenética. As bactérias cultiváveis foram distribuídas entre 62 espécies (24 endofíticas e 38 rizosféricas) e os isolados de fungos distribuídos em 47 espécies (30 endofíticas e 17 rizosféricas) pertencentes a 43 gêneros (26 bactérias e 17 fungos), 31 famílias (19 bactérias e 12 fungos), 19 ordens (dez bactérias e nove fungos), 13 classes (oito bactérias e cinco fungos) e oito filos (cinco bactérias e três fungos) (Figura 4). A mesma equipe selecionou isolados com potencial de promover crescimento e tolerância à deficiência hídrica em plantas de arroz de terras altas. O maior número de isolados selecionados pertence aos gêneros *Serratia*, *Pantoea*, *Flavobacterium*, *Pseudomonas*, *Klebsiella*, *Bacillus*, *Talaromyces*, *Trichoderma* e *Penicillium*.

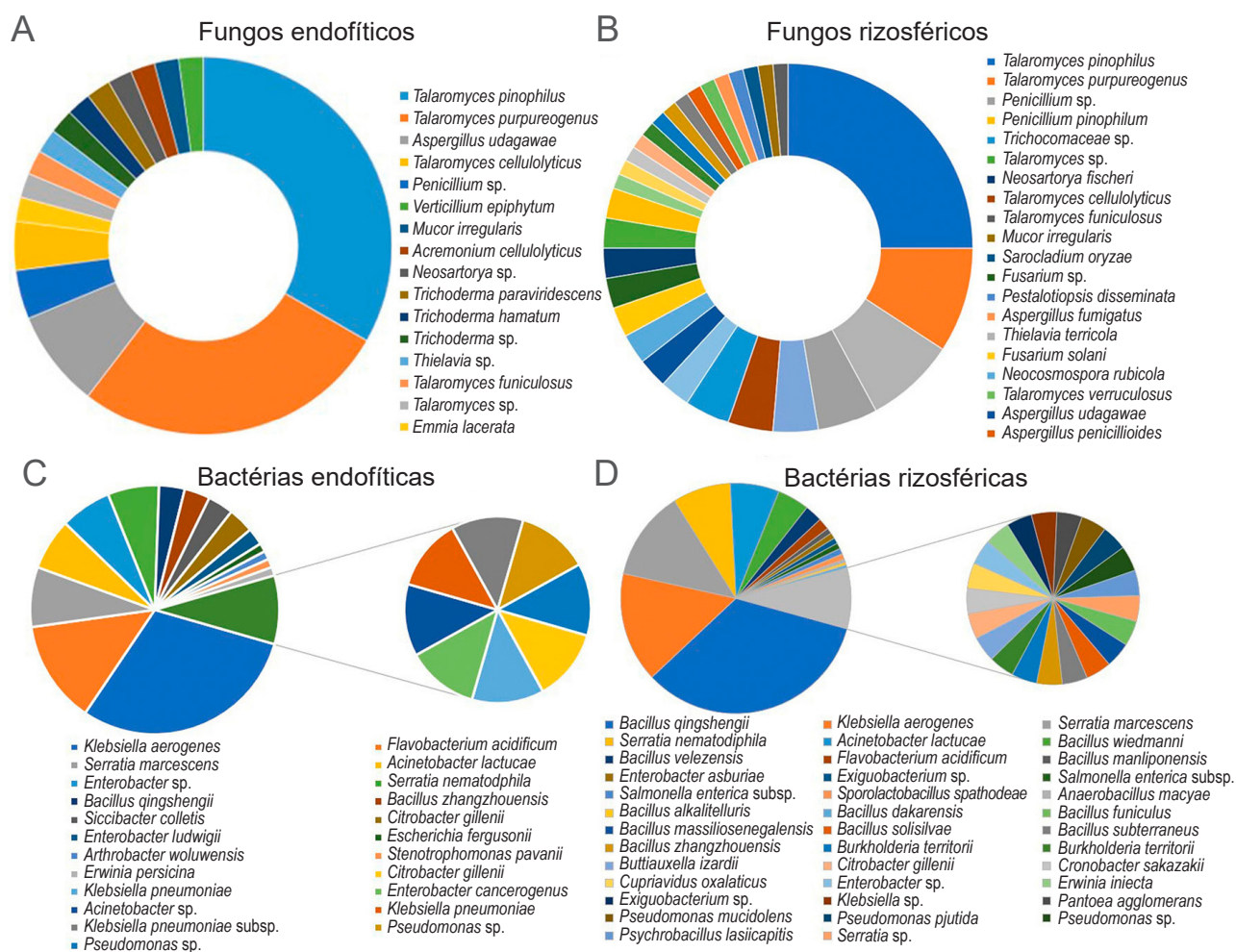


Figura 4. Afiliações taxonômicas com base na análise do sequenciamento parcial dos genes 16S rRNA e ITS: Abundância relativa de bactérias e fungos cultiváveis endofíticos e habitantes da rizosfera do arroz de terras altas: fungos endofíticos (A); fungos rizosféricos (B); bactérias endofíticas (C); bactérias rizosféricas (D).

Fonte: Adaptado de Pang et al. (2020).

Microrganismos benéficos incluem, principalmente, bactérias e rizobactérias promotoras de crescimento de plantas (RPCP) (Glick, 2012; Kaushal; Wani, 2016), fungos micorrízicos (Azcón et al., 2013; Elhindi et al., 2017), actinomicetos (Grover et al., 2016) e cianobactérias fixadoras de nitrogênio (Singh et al., 2013). As RPCPs são conhecidas por participar de muitos processos importantes do ecossistema e, quando introduzidas num sistema, devem ter a capacidade de sobreviver e se multiplicar em micro-habitats da rizosfera, em competição com a microbiota nativa, pelo menos o tempo necessário para expressar as atividades benéficas de promoção do crescimento vegetal (Martínez-Viveros et al., 2010). Outro grupo de simbiontes microbianos mutualistas é o de fungos micorrízicos arbusculares (MA), pertencente ao filo *Glomeromycota* (Schüßler et al., 2001), conhecido por estabelecer associações micorrízicas com as raízes da maioria das espécies de plantas (Smith; Read, 2008; Van der Heijden et al., 2015). Por fim, o grupo de bactérias que vivem dentro de células em estruturas radiculares especializadas ou nódulos que, geralmente, se enquadra em dois grupos, os rizóbios, associados a leguminosas (Olivares et al., 2013; Bruijn, 2015) e os actinomicetos, pertencentes ao gênero *Frankia*, associados a plantas lenhosas ou actinorrízicas, de grande importância ecológica (Gray; Smith, 2005; Normand et al., 2007).

Assim, conhecer e gerenciar as interações envolvendo RPCP, fungos MA e cianobactérias (alfaia-taria da rizosfera) é reconhecidamente estratégico para desenhar uma agricultura sustentável e

uma ferramenta biotecnológica viável visando inovar o setor agropecuário mundial (Barea, 2015). A aplicação de tecnologia microbiana possibilita, dentre outros aspectos, inserir sustentabilidade às práticas agrícolas, restaurar ecossistemas degradados, recuperar a flora ameaçada de extinção, aumentar a resiliência de comunidades de plantas e estabelecer estratégias adaptativas para a conservação da diversidade (Barea et al., 2013b).

Estratégias microbianas para mitigar os estresses abióticos em plantas

Pesquisas apontam que as interações de microrganismos e plantas, nos níveis fisiológico, bioquímico e molecular, influenciam amplamente as respostas das plantas ao estresse e que os diversos fatores de interação são responsáveis pela qualidade ambiental necessária para uma produção sustentável (Farrar et al., 2014; Barea, 2015). Portanto, a compreensão dos mecanismos pelos quais os microrganismos e as plantas percebem os sinais ambientais e promovem sua transmissão para a maquinaria celular (microrganismos e plantas) para ativar respostas adaptativas é crucial para o alcance do desenvolvimento sustentável (Figura 5).

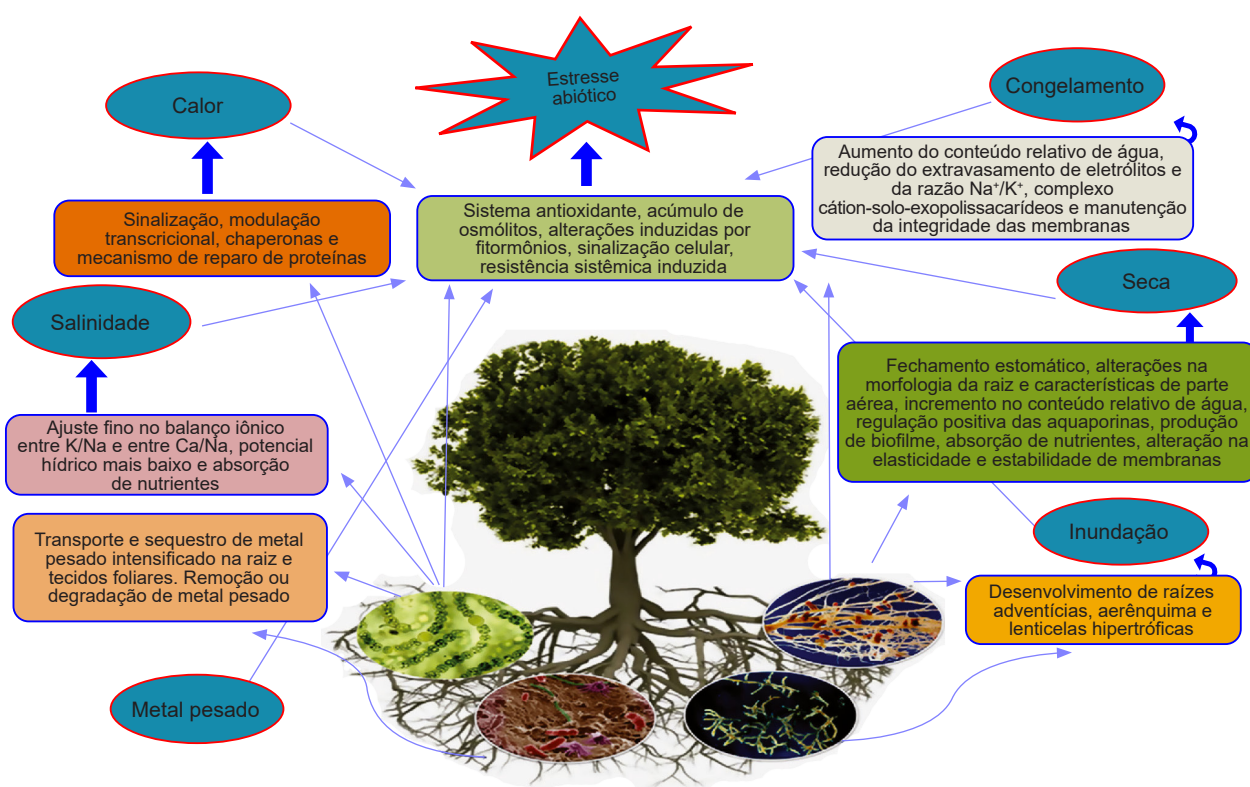


Figura 5. Diferentes microrganismos com diferentes estratégias, específicas ou comuns aos diferentes tipos de estresse, para fornecer tolerância à planta contra os estresses abióticos.

Fonte: Adaptado de Chatterjee et al. (2019).

A população microbiana libera moléculas sinalizadoras, as quais desencadeiam uma cascata de reações como resposta de defesa da planta, provocando a ativação de genes envolvidos em múltiplas vias, fisiológica, bioquímica e molecular, bem como características quantitativas que controlam diferentes processos metabólicos, como os de carboidratos, de proteínas e de defesa antioxidante

e hormonal (Singh, 2014). Até então, sabe-se que mudanças morfológicas, fisiológicas, eventos de transporte intercelular e intracelular e perfis de exsudação radicular da planta estão envolvidos. Além disso, alterações bioquímicas e fisiológicas podem induzir a planta a recrutar microrganismos com capacidade para aliviar o estresse; estratégia que capacita e potencializa para esse enfrentamento (Zolla et al., 2013).

Estudos para identificar e caracterizar moléculas sinalizadoras da rizosfera revelaram sofisticado e complexo mecanismo de sinalização que ajuda as plantas a prosperar em seu ambiente circundante (Tabela 1).

Tabela 1. Sinalização e interações químicas da rizosfera.

Espécie vegetal	Microrganismo	Sinal químico	Técnica usada
Tomate	<i>Pseudomonas syringae</i> pv.	Benzotiadiazol	RT-PCR
Feijão-mungo (<i>Vigna radiata</i>)	<i>Agrobacterium tumefaciens</i>	N-acil-homoserina-lactonas (AHLs)	RT-PCR Microscopia de fluorescência
Tomate	<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	Piocelina, precursora do ácido salicílico e piocianina	Cromatografia em camada delgada (CCD)
Arroz	<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	1-hidroxifenazina, piocianina, ácido láurico, piocelina, ramnolipídeos	Espectrometria de massa
Feijão-comum	<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	Pioverdina, piocianina e ácido salicílico	CCD e colorimetria
Tomate	<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	Fenazina	CCD e cromatografia líquida de alta resolução (CLAR)
Arroz	<i>Pseudomonas</i> sp. CMR12	Orfamidas e sessilinas (lipoproteínas cíclicas); fenazina	Espectrometria de massa (EM) acoplada à cromatografia líquida de ultra eficiência (CLUE)
Feijão-comum	<i>Pseudomonas</i> sp. CMR12	Orfamidas e sessilinas (lipoproteínas cíclicas); fenazina	EM acoplada a CLUE
Batata inglesa	<i>Pseudomonas</i> sp. LBUM223	Fenazina	qPCR e RT-PCR
<i>Arabidopsis thaliana</i>	<i>Pseudomonas fluorescens</i>	Antibiótico policetídeo 2,4-diacetilfloroglucinol	Diferentes análises
Girassol	<i>Glomus</i> sp.	Benzotiadiazol	-
<i>Arabidopsis</i> sp.	<i>Laccaria bicolor</i>	Benzotiadiazol	Diferentes análises
<i>Sorghum</i> sp. e <i>Lolium</i> sp.	<i>Glomus intraradices</i>	Fenazina	RT-PCR
<i>Lotus japonicus</i>	<i>Gigaspora margarita</i>	Estrigolactona	Análises espectroscópicas
Erva daninha <i>Orabanche</i>	Fungo micorrízico arbuscular	Lactonas sesquiterpênicas	Espectroscopia

Fonte: Adaptado de Bhatt et al. (2020).

Alteração nas taxas hormonais

As plantas produzem substâncias envolvidas no controle do desenvolvimento, dentre as quais os hormônios vegetais clássicos como auxinas, giberelinas, citocininas, etileno e ácido abscísico, que controlam o alongamento celular, a divisão celular e a reorientação do crescimento vegetal, dentre outros (Farooq et al., 2009) (Figura 6).

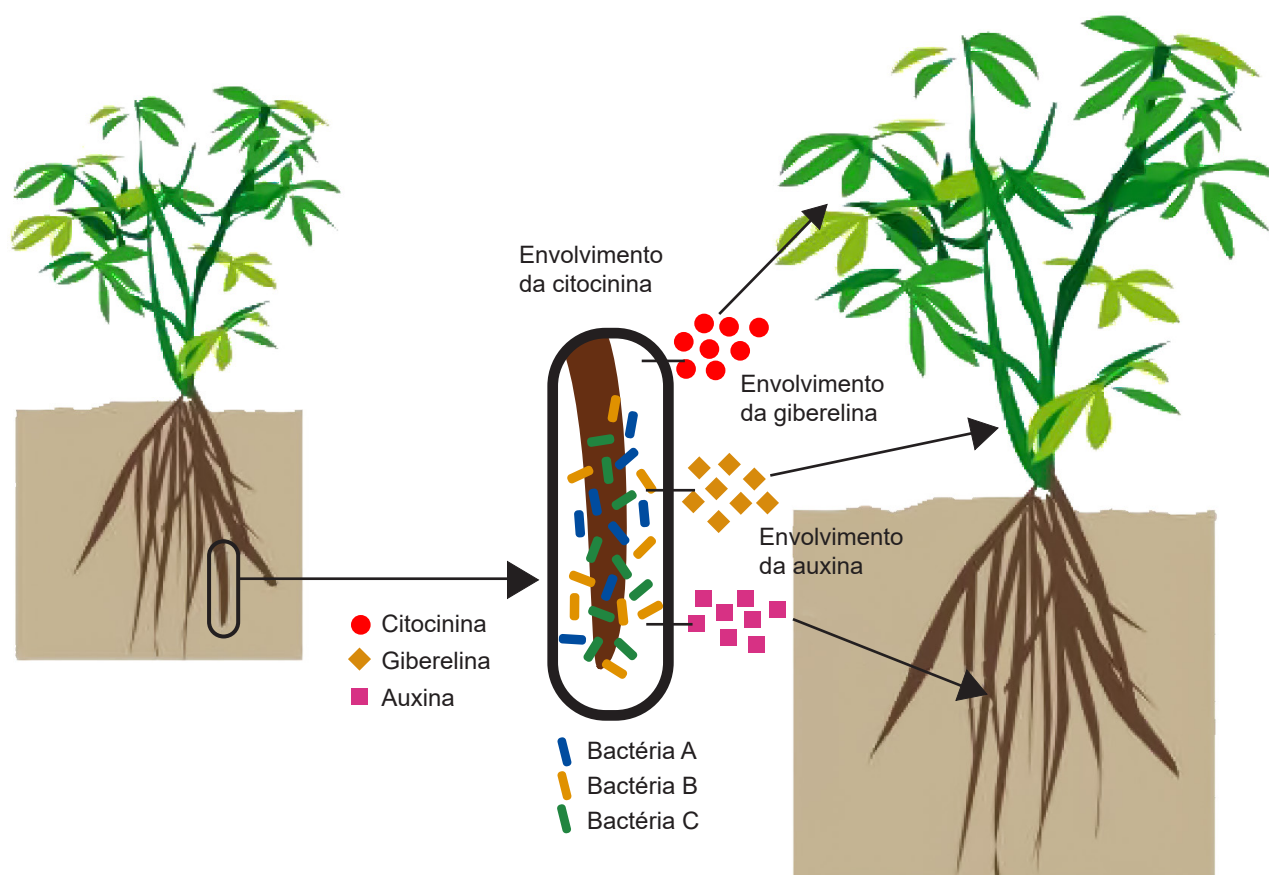


Figura 6. Produção de auxinas, giberelinas e citocininas por células bacterianas e os efeitos em diferentes partes das plantas.

Fonte: Adaptado de Stroehrer (2020).

O papel das auxinas, especialmente o ácido indol-3-acético (AIA), tem forte influência no desenvolvimento das plantas e, particularmente, na formação e ramificação das raízes laterais. Experimentos com trevo, sob deficiência hídrica e inoculado com RCPC (Marulanda et al., 2009), e com *Arabidopsis*, sob deficiência hídrica e inoculadas com *Phyllobacterium brassicacearum*, cepa STM196 (Bresson et al., 2014), mostraram que as plantas tiveram aumento na produção de AIA, conteúdo relativo de água, biomassa da raiz, biomassa da parte aérea, comprimento lateral da raiz e modificações na arquitetura da raiz.

Um hormônio sintetizado em taxas mais altas, sob condições estressantes (ferimentos mecânicos, produtos químicos, metais, inundações, secas, temperaturas extremas, salinidade e infecção por patógenos), é o etileno, tal qual a enzima ACC deaminase (EC 4.1.99.4), responsável pela conversão do ACC (1-aminociclopropano-1-carboxilato, precursor imediato do etileno nas plantas superiores) em etileno (Johnson; Ecker, 1998). Graus reduzidos de ACC reduzem os níveis de etileno endógeno, eliminando o efeito inibitório sobre o crescimento normal da planta (Siddique et al., 2011). Alguns microrganismos promotores do crescimento de plantas (MPCP) contêm a enzima ACC deaminase que a hidrolisa em amônia e α -cetobutirato, deixando de convertê-lo em etileno (Shaharoon et al., 2006). Experimentos de deficiência hídrica com plantas de ervilha inoculadas com *Pseudomonas* spp. (Arshad et al., 2008), mudas de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) e pimenta (*Capsicum annuum* L.) inoculadas com *Achromobacter piechaudii* ARV8 (Mayak et al., 2004b) e plantas de pimenta inoculadas com *Bacillus licheniformis* K11 (Lim; Kim, 2013) mostra-

ram redução na produção de etileno e, portanto, eliminação parcial dos efeitos causados pela baixa disponibilidade de água, contribuindo para maior tolerância das plantas e melhor performance agronômica.

Ácido abscísico (ABA) é outro hormônio vegetal crucial para a resposta aos estresses ambientais, principalmente deficiência hídrica (Porcel et al., 2014; Cohen et al., 2015). Teores elevados de ABA em órgãos de plantas sob deficiência hídrica resultam em mudanças fisiológicas, como regulação da transpiração foliar e da condutividade hidráulica da raiz (Zhou et al., 2012), as quais modulam o crescimento da planta (Farooq et al., 2009). Atenção especial recebe o papel desempenhado pelos microrganismos multifuncionais na condição hídrica da planta, melhorando a condutância hidráulica da raiz que, em última análise, depende do funcionamento de aquaporinas (Aroca et al., 2012; Groppa et al., 2012; Ruiz-Lozano et al., 2012a; 2012b; Calvo-Polanco et al., 2013; Bárzana et al., 2014). Aquaporinas são proteínas intrínsecas da membrana plasmática que permitem a entrada de água e outras pequenas moléculas neutras na célula, seguindo um gradiente osmótico (Chaumont; Tyerman, 2014; Li et al., 2014). A melhoria do estado nutricional de plantas inoculadas com microrganismos, juntamente com a liberação de compostos orgânicos voláteis (COVs) por alguns, regula a expressão e/ou a atividade das aquaporinas e, assim, a condutância hidráulica das raízes. A regulação das aquaporinas é baseada na taxa hormonal, onde os níveis de ácido abscísico da planta parecem desempenhar papel central (Dood; Pérez-Alfocea, 2012; Groppa et al., 2012; Bárzana et al., 2014). A interação de microrganismos e plantas é fundamental porque estabelece fatores-chave, a exemplo da regulação das taxas hormonais, para a sobrevivência das plantas em ambientes adversos, cuja frequência tende a se elevar devido às mudanças climáticas (Duarte et al., 2006).

Alteração na morfologia do sistema radicular e características da parte aérea

A inoculação de várias espécies de plantas com MPCPs proporciona aumento da resiliência a estresses abióticos. Tal condição advém de efeitos positivos como a melhoria da absorção de água e de nutrientes, devido ao aprimoramento e alteração da topologia do sistema radicular, o aumento do crescimento radicular e/ou da formação de raízes laterais e pelos radiculares que os MPCPs proporcionam às plantas. Plantas de milho, tratadas com *Alcaligenes faecalis* (AF3) (Naseem; Bano, 2014) e de trigo, tratadas com *Bacillus thuringiensis* AZP2 (Timmusk et al., 2014), sob deficiência hídrica, aumentaram o comprimento da raiz em 10%, com raízes laterais mais volumosas e pelos radiculares duas a três vezes mais longos.

Alteração no status hídrico

A água constitui até 90% da massa da planta e desempenha função de solvente, por meio do qual gases como o CO₂ (dióxido de carbono), minerais e outros solutos entram nas células e movem-se na planta. A água possui papel importante na regulação térmica da planta, agindo tanto no resfriamento como na manutenção e na distribuição do calor (Taiz; Zeiger, 2013). O teor relativo de água presente nas folhas é referência das condições hídricas da planta, particularmente durante períodos de seca. À medida que se intensifica o deficit hídrico, a planta passa por uma desidratação do protoplasma, podendo prejudicar os processos vitais de crescimento celular. Aliado a esse processo há aumento do extravasamento de eletrólitos (EE), o qual pode ser intensificado pelo deficit hídrico, podendo resultar no aumento da fluidez das membranas e levar à fuga de eletrólitos dos compartimentos celulares, comprometendo os processos vitais de funcionamento das células (Langaro et al., 2014). Casanovas et al. (2002) sugeriram que plantas de milho, inoculadas com *Azospirillum*

brasiliense BR11005 e cultivadas sob deficiência hídrica, apresentaram alto conteúdo relativo de água (CRA) em decorrência do aumento do teor de ácido abscísico bacteriano, que promoveu o fechamento estomático nas plantas. Grover et al. (2014) relataram que plantas de sorgo, tratadas com *Bacillus* spp. KB 129 e cultivadas sob deficiência hídrica, tiveram aumento de 24% no CRA, comparativamente às plantas controle. Esses estudos indicaram que um CRA mais alto auxilia as plantas na neutralização dos estresses oxidativo e osmótico causados pela deficiência hídrica, contribuindo potencialmente para maior produtividade.

Biossíntese de enzimas antioxidantes

Plantas sob estresse produzem espécies reativas de oxigênio (EROs) em maior quantidade, causando danos oxidativos em diferentes biomoléculas, como lipídios, proteínas e ácidos nucleicos, dentre outras macromoléculas, podendo inclusive levar à morte celular (Farooq et al., 2009; Hasanuzzaman et al., 2014). As principais enzimas antioxidantes, eliminadoras de EROs, incluem superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT), peroxidase (POX), glutatona redutase (GR) e ascorbato peroxidase (APX), vitais para a tolerância das plantas ao estresse oxidativo celular (Carvalho, 2008; Simova-Stoilova et al., 2008). Estudos documentam que plantas como alface (Kohler et al., 2010), pepino (Wang et al., 2012), milho (Vardharajula et al., 2011; Sarma; Saikia, 2014) e trigo (Kasim et al., 2013), tratadas com MPCPs previamente selecionados para cada cultura, induziram e/ou aumentaram a atividade de enzimas antioxidantes.

Acúmulo de osmoprotetores

Um dos mecanismos de resiliência das plantas para fatores de estresses abióticos, principalmente seca e salinidade, mediados por MPCPs, envolve o acúmulo de compostos osmoprotetores como glicina, betaína, açúcares (sacarose), polióis (manitol), ácidos orgânicos (malato), íons inorgânicos (cálcio) e aminoácidos (prolina) (Zhang et al., 2010; Bano et al., 2013). Esses osmólitos mantêm o turgor celular e ajudam as plantas na redução do potencial hídrico sem diminuir o CRA das células (Serraj; Sinclair, 2002). Em plantas tratadas com MPCPs, a exemplo de milho (Vardharajula et al., 2011; Naseem; Bano, 2014), sorgo (Grover et al., 2014), batata (Gururani et al., 2013), feijão-mungo (Sarma; Saikia, 2014), pepino (Wang et al., 2012) e *Arabidopsis* (Cohen et al., 2015), comprovou-se aumento dos níveis intracelulares de prolina. Além de atuar como um osmólito, a prolina também pode funcionar como eliminador de radicais livres, uma chaperona molecular para estabilizar as estruturas proteicas, aumentando a atividade de diferentes enzimas e regulando o potencial redox da célula (Ashraf; Foolad, 2007; Hayat et al., 2012).

Produção de biofilme

Polissacarídeos bacterianos formam um grupo de polímeros no qual as variações estruturais são quase ilimitadas, apresentando, em vários casos, unidades monossacarídicas pouco comuns (Kenne; Lindberg, 1983). Uma das funções dos exopolissacarídeos (EPS) na fisiologia microbiana é promover a adesão das células, seja em superfícies sólidas ou com outras células, formando agregados. Agregados de células bacterianas envoltos por EPS formam matriz altamente organizada e hidratada, na qual múltiplas camadas de células estão embebidas, chamada de biofilme (Costerton et al., 1995). A existência da matriz confere às células uma série de vantagens seletivas, tais como a adesão às superfícies (Beveridge; Graham, 1991), proteção contra variações bruscas no macroambiente, aumento da variabilidade antigênica, retenção de íons e nutrientes

(Costerton et al., 1987), resistência à dessecação (Roberson; Firestone, 1992) e proteção mecânica (Sutherland, 1982). De acordo com Sandhya et al. (2009) e Paul e Lade (2014), exopolissacarídeos (EPS) podem formar um biofilme protetor na superfície da raiz e estabelecer gradientes de potencial hídrico sob condição de baixa disponibilidade de água, aliviando a deficiência hídrica e o estresse salino.

Enriquecimento da absorção de nutrientes

Nitrogênio (N) e fósforo (P) são alguns dos mais importantes macronutrientes requeridos para o crescimento das plantas, pois são partes integrantes de diferentes substâncias celulares, como ácidos nucleicos, nucleotídeos, fosfolipídios e fosfoproteínas (Rogers et al., 2003). Em geral, como os solos tropicais contêm uma grande variedade de substratos orgânicos, considerados fontes indisponíveis desses nutrientes, os sistemas de produção são altamente dependentes de fertilizantes sintéticos, especialmente nitrogenados e fosfatados. A adubação constitui a maior parcela dos custos de produção de culturas de grãos, podendo também impactar negativamente o meio ambiente (Novais; Smyth, 1999). Em relação ao P, a conversão (hidrólise) de fosfatos insolúveis em forma lábil é uma característica fundamental de alguns gêneros de MPCP (*Pseudomonas*, *Erwinia*, *Rhizobium* e *Bacillus*), que possuem enzimas fosfatases capazes de solubilizar fosfato para as plantas (Rodríguez; Fraga, 1999). Assim, microrganismos são alternativas atrativas para vários processos biotecnológicos, visando aumentar a disponibilidade de nutrientes para o solo e consequente substituição parcial ou total de insumos químicos.

Em plantas de milho (*Zea mays*), inoculadas com *Azotobacter* e cultivadas sob estresse salino, foram observados níveis elevados de AIA, maior taxa de absorção de K^+ , exclusão de Na^+ e, em paralelo, aumento dos teores de P e N (Egamberdiyeva, 2009; Rojas-Tapias et al., 2012). A Embrapa Arroz e Feijão apresenta diversas estratégias para o arroz de terras altas se adequar ao novo paradigma de produção. Filippi et al. (2011) identificaram isolados de *Pseudomonas fluorescens* (BRM 32111) e *Burkholderia pyrrocinia* (BRM 32113) e os aplicaram em plantas de arroz de terras altas, as quais tiveram aumento de 65% na biomassa seca da parte aérea. Alterações anatômicas e bioquímicas também foram observadas em raízes nas plantas de arroz tratadas com os isolados de rizobactérias e com o fungo *Trichoderma asperellum*, isoladamente e em mistura (Rêgo et al., 2014). Posteriormente, os gêneros de outros isolados de rizobactérias foram identificados: *Bacillus* sp. (BRM 32109 e BRM 32110), *Pseudomonas* sp. (BRM 32111) e *Serratia* sp. (BRM 32114) (Martins, 2015). Testes bioquímicos revelaram que os isolados, BRM 32109, BRM 32110, BRM 32111, BRM 32112, BRM 32113 e BRM 32114, solubilizam celulose e fósforo não lábil, além de produzir biofilme, sideróforos e AIA (Martins et al., 2020). Testes em laboratório (Sperandio et al., 2017) e em casa de vegetação (Nascente et al., 2017) mostraram que, dentre os microrganismos descritos acima, *Serratia* sp. foi o mais eficaz em promover aumento de área foliar, comprimento e biomassa seca da parte aérea e da raiz, taxa fotossintética e maior acúmulo de nutrientes em plantas de arroz de terras altas. Para validar os resultados, o arroz de terras altas tratado com *Serratia* sp. (BRM 32114), em campo experimental, foi submetido a diferentes doses de N (0 kg ha⁻¹, 40 kg ha⁻¹, 80 kg ha⁻¹ e 120 kg ha⁻¹), K (0 kg ha⁻¹, 20 kg ha⁻¹, 40 kg ha⁻¹ e 60 kg ha⁻¹) e P (0 kg ha⁻¹, 40 kg ha⁻¹, 80 kg ha⁻¹ e 120 kg ha⁻¹). Para o N, a eficácia de *Serratia* sp. (BRM 32114) foi comprovada nas doses de 0 kg ha⁻¹, 40 kg ha⁻¹ e 80 kg ha⁻¹, porquanto as plantas de arroz tiveram aumento nas trocas gasosas, nos teores de N, Ca e Mg, no número de grãos por planta, na massa de 1.000 grãos, na biomassa seca da parte aérea e na produtividade de grãos (Nascente et al., 2019a). Para o K, independente da dose de fertilizante, as plantas de arroz inoculadas com *Serratia* sp. (BRM 32114) tiveram aumento nos teores de P, Ca, Mg, Fe e Zn na parte aérea, no

número de panículas por planta, na biomassa seca da parte aérea e na produtividade de grãos (Nascente et al., 2019b). Quanto ao P, doses crescentes proporcionaram aumento no número de panículas e no rendimento de grãos do arroz de terras altas, enquanto a eficácia de *Serratia* sp. (BRM 32114) foi comprovada com o aumento das trocas gasosas, dos teores de K, Ca e Mg na parte aérea, no número de panículas por planta, na biomassa seca da parte aérea e na produtividade (19%) (Nascente et al., 2020).

Cenário atual dos principais estresses abióticos

Seca

A indisponibilidade de água no solo é considerada o fator mais limitante da distribuição e da produtividade das plantas ao redor do mundo (Bahadur et al., 2011; Chatterjee; Solankey, 2015). De acordo com Vurukonda et al. (2016) os microrganismos multifuncionais interagem com o microbioma da planta, influenciando o metabolismo e reduzindo o estresse da seca por meio de mecanismos como a atividade hormonal, a produção de compostos voláteis, a intensificação na absorção de nutrientes, o estímulo do sistema imune contra fitopatógenos, a alteração na morfologia da raiz, a atividade da ACC deaminase para clivagem do precursor do etileno (ACC), o acúmulo de osmólitos, a produção de exopolissacarídeos e a defesa antioxidativa. Diversos estudos mostram que os efeitos benéficos da interação de microrganismos e plantas potencializam a tolerância dessas à deficiência hídrica: *Arabidopsis thaliana* inoculada com *Paenibacillus polymyxa* (produtora de ACC deaminase) (Timmusk; Wagner, 1999); plantas de pimenta e tomate inoculadas com *A. piechaudii* ARV8 (produtora de ACC deaminase) (Mayak et al., 2004a, 2004b); plantas de feijoeiro, coinoculadas com *Rhizobium tropici* e *P. polymyxa* (Figueiredo et al., 2008); alface coinoculada com *Pseudomonas mendocina*, *Glomus intraradices* ou *Glomus mosseae* (Kohler et al., 2008); monocotiledôneas e dicotiledôneas colonizadas pelo fungo micorrízico arbuscular *Piriformospora indica* (Sun et al., 2010); plantas de soja (*Glycine max*) colonizadas pelo fungo *Glomus fasciculatum* (Busse; Ellis, 1985); e plantas de trigo (*Triticum aestivum*) inoculadas com *A. brasilense* (Pereyra et al., 2006, 2012). Assim como as bactérias, as algas desempenham papel crucial como bioestimulantes. *Ascophyllum nodosum*, alga marrom, mantém a homeostase iônica em *Phyllostachys dulcis* (Saa et al., 2015) e a tolerância à seca em *Clonorchis sinensis* (Spann; Little, 2011). Extrato de algas marinhas, composto por *Lithothamnium calcareum*, *A. nodosum* e *Durvillaea potatorum*, registrou papel potencial para fornecer tolerância à deficiência hídrica em *Spinacia oleraceae* (Xu; Leskovar, 2015), em *Vitis vinifera* (Mancuso et al., 2006), em *Spiraea nipponica* e em *Pittosporum eugenoides* (Elansary et al., 2016). Estudos correlacionaram a tolerância à seca observada com o maior teor de ABA em plantas de alface tratadas com *Bacillus* sp. (Arkhipova et al., 2007) e em plantas de *Arabidopsis* tratadas com *A. brasilense* Sp245 (Cohen et al., 2008).

As Tabelas 2 e 3 resumizam a correlação entre respostas e características de efeito expressas por microrganismos e plantas, respectivamente, em condição de seca.

Tabela 2. Resposta da comunidade microbiana e características de efeito durante a seca.

Resposta ou efeito	Característica	Descrição	Condição experimental
Resposta	Arquitetura da parede celular	Bactérias monodermes (Gram-positivas) aumentam em relação às didermes; paredes celulares mais espessas significam resistência aumentada ao déficit hídrico.	Campo
Resposta	Morfologia, filamentos e hifas	Em certos fungos, fontes espacialmente separadas da água durante a seca podem ser acessadas através da produção de estruturas filamentosas.	Campo
Resposta	Esporulação	Produção de esporos protetivos pode promover persistência no solo em certas espécies durante seca extrema. Seca por si só reduz a habilidade para esporular.	Unidade demonstrativa (campo)
Resposta e efeito	EPS e biofilme	Produção de uma matriz de EPS nas comunidades microbianas gera um ambiente mais estável osmoticamente durante a seca.	AC
Resposta e efeito	Osmoproteção	Produção de osmólitos pelos microrganismos e estímulo da produção de osmólitos nas raízes via sinais derivados dos microrganismos conferem um ambiente osmótico mais estável durante a seca.	AC e campo
Efeito	Elongação radicular via AIA	Durante a seca, microrganismos produzem auxinas e giberelinas, os quais agem como estimuladores do crescimento, alterando a morfologia radicular para aumentar a taxa de aquisição de água.	AC
Efeito	Moléculas antimicrobianas e alelopáticas	Certos MPCPs promovem a própria sobrevivência e, potencialmente, limitam o crescimento de patógenos produzindo moléculas alelopáticas e antimicrobianas.	Unidade demonstrativa (campo)
Efeito	Produção de antioxidantes	A seca leva ao estresse oxidativo e danos celulares internos, o que pode ser mitigado diretamente por certos MPCPs que produzem antioxidantes, como os ácidos glutâmico e aspártico, e enzimas eliminadoras de ERO, como superóxido dismutase.	Unidade demonstrativa (campo)
Efeito	Aumento do teor de ABA	A produção direta e a estimulação do fitormônio ABA permite melhor resposta à deficiência hídrica por meio da reorquestração holística de uso da água.	AC
Efeito	Aquisição de nutrientes via enzimas	Maior produção de enzimas relacionadas ao metabolismo do C e do N pode fornecer acesso a recursos limitados que estão menos disponíveis durante a seca.	Campo

EPS - exopolissacarídeos; AIA - ácido indolacético; ABA - ácido abscísico; MPCPs - microrganismos promotores do crescimento de plantas; ERO - espécie reativa de oxigênio; AC - ambiente controlado.

Fonte: Adaptado de De Vries et al. (2020).

Tabela 3. Resposta da planta e características de efeito durante a seca.

Resposta ou efeito	Característica	Descrição	Condição experimental
Resposta	Transpiração e uso de água reduzidos	Através da alteração de sinais hormonais, induzindo o fechamento estomático, a perda de água é reduzida e o aumento na deposição de cera cuticular conduz à retenção de água na folha.	Campo
Resposta	Fisiologia osmoprotetiva favorecida	Alterações na fisiologia antioxidativa são induzidas para proteger as plantas do estresse oxidativo.	Campo
Resposta	Aumento da condutância hidráulica radicular	A expressão de aquaporinas aumenta durante a seca e a produção de desidrinas promove um ambiente osmoticamente estável.	Campo
Resposta	Desenvolvimento limitado	A atividade fotossintética diminui, o crescimento foliar é reduzido e a razão raiz/parte aérea aumenta.	Campo
Efeito	Alterações na química da exsudação radicular	Ocorre porque tanto a quantidade quanto a composição do exsudato radicular respondem à seca. Diferentes composições podem influenciar um microbioma radicular mais tolerante à seca.	AC
Efeito	Produção aumentada de mucilagem	Maior excreção de mucilagem ao redor das raízes ajuda a criar ambiente osmoticamente mais positivo.	AC
Efeito	Fluxo de C edáfico alterado	Ocorrem mudanças na deposição de C no solo e a degradação e feedback para a atmosfera durante a seca.	AC

AC - ambiente controlado.

Fonte: Adaptado de De Vries et al. (2020).

Inundação

O estresse provocado pelo alagamento impõe uma série de desafios ao funcionamento normal da planta. As inundações afetam a disponibilidade de nutrientes no solo e o esgotamento do oxigênio (Chatterjee et al., 2019). Estudos têm evidenciado os efeitos benéficos da interação de microrganismos e plantas para potencializar a sua tolerância à inundação: mudas de *Pterocarpus officinalis* (Jacq.) coinoculadas com o fungo micorrízico arbuscular *G. intraradices* e a bactéria *Bradyrhizobium* (Fougnes et al., 2007) e mudas de *Casuarina equisetifolia* inoculadas com *G. clarum* (Osundina, 1997).

Salinidade

O nível de aridez em muitas áreas terrestres aumentou progressivamente, aumentando os problemas de salinidade nas áreas de produção agrícola (Barea, 2015). Para lidar com esses estressores osmóticos, algumas espécies de plantas desenvolveram uma série de mecanismos de adaptação, entre os principais a regulação fina da capacidade de captar água do solo e a taxa transpiratória, além da ativação da maquinaria antioxidante para superar a superprodução de espécies reativas de oxigênio (ROS) (Dimkpa et al., 2009; Aroca et al., 2012; Dood; Pérez-Alfocea, 2012; Groppa et al., 2012; Ruiz-Lozano et al., 2012a, 2012b; Bal et al., 2013; Calvo-Polanco et al., 2013; Bárzana et al., 2014). Os dois mecanismos gerais (manutenção do equilíbrio hídrico e ROS) podem ser adaptados sob condições de desidratação e salinidade, por meio da interação de microrganismos e plantas: 1) osmorregulação celular, relacionada ao acúmulo de solutos compatíveis, como prolina, glicina, betaína, açúcares solúveis, pinitol e manitol; 2) homeostase iônica, baseada no equilíbrio iônico, compartimentalização e manutenção do equilíbrio fino das relações K^+Na^+ e $Ca^{2+}Na^+$; 3)

regulação da absorção de água pela raiz e redistribuição nos tecidos da planta por aquaporinas (envolvendo o hormônio ácido abscísico); 4) defesa antioxidante (compensa a superprodução de EROs); e 5) manutenção da capacidade fotossintética, em função da capacidade melhorada da planta inoculada para manter o status hídrico sob condições de estresse (Barea, 2015). Diversos estudos têm evidenciado efeitos benéficos da interação de microrganismos e plantas para potencializar a tolerância das plantas ao estresse salino, dentre os quais sementes de alface (*Lactuca sativa*), inoculadas com *Azospirillum* e expostas ao NaCl (Barassi et al., 2006); *A. thaliana*, inoculada com *Paenibacillus yonginensis* DCY84T e *Micrococcus yunnanensis* PGPB7 (Sukweenadhi et al., 2015); tomate, inoculado com *Achromobacter* (Mayak et al., 2004a); milho, inoculado com *Pseudomonas syringae*, *Enterobacter aerogenes*, *Pseudomonas fluorescens*, *Azospirillum* e *Azotobacter chroococcum* (Egamberdiyeva; Höflich, 2003; Hamdia et al., 2004; Nadeem et al., 2007); trigo, inoculado com *Aeromonas hidrófila* e *Aeromonas caviae* (cepa MAS-765), *Bacillus insolitus* (cepa MAS17) e *Bacillus* sp. (cepas MAS617, MAS620 e MAS820) (Pereyra et al., 2012); trigo inoculado com *Azotobacter* (Chaudhary et al., 2013); *Lycopersicon esculentum* (Romero et al., 2014); *Cypripedium arietinum* (Hamaoui et al., 2001); *Vicia faba* (Barassi et al., 2006); e *L. sativa* (Fasciglione et al., 2015), inoculada com *A. brasilense*, apresentaram aumento da área dos vasos do xilema e, portanto, maior condutância hidráulica. O extrato de algas marinhas, composto por *L. calcareum*, *A. nodosum* e *D. potatorum*, registrou potencial para oferecer tolerância ao estresse salino em *Poa pratensis* (Nabati et al., 1994) e *L. sativa* (Möller; Smith, 1998).

Extremos de temperatura

Temperaturas muito altas ou muito baixas são uma das principais causas da perda de produção (Chatterjee et al., 2019). Diversos estudos evidenciam os efeitos benéficos da interação de microrganismos e plantas para potencializar a tolerância dessas a extremos de temperatura, como batata, inoculada com *Burkholderia phytofirmans* PsJN (Bensalim et al., 1998); videira (*V. vinifera*), inoculada com *B. phytofirmans* PsJN, (Barka et al., 2006); soja, inoculada com *Serratia proteamaculans* 1-102, *A. hydrophila* P73 e *Serratia liquefaciens* 2-68 (Zhang et al., 1997); trigo, inoculado com *A. chroococcum* (Egamberdiyeva; Höflich, 2003); *V. vinífera*, inoculada com *B. phytofirmans* (Fernandez et al., 2012; Theocharis et al., 2012); *S. lycopersicum*, inoculada com *Flavobacterium glaciei* (Subramanian et al., 2016). Assim como as bactérias, as algas também desempenham papel crucial como bioestimulantes, a exemplo de *Kappaphycus alvarezii*, colonizada por *A. nodosum*, uma alga marrom, que apresentou maior tolerância ao frio (Loureiro et al., 2014). Extrato de algas marinhas, composto principalmente por *L. calcareum*, *A. nodosum* e *D. potatorum*, registrou papel potencial para fornecer tolerância ao frio em *A. thaliana* (Rayirath et al., 2009; Nair et al., 2012) e milho (*Z. mays*) (Bradáčová et al., 2016).

Metais pesados

A concentração, cada vez maior, de metais pesados (MPs) devido às atividades antropogênicas, é uma séria ameaça à produtividade das culturas. O crescimento das plantas é altamente afetado por MPs e a contaminação de terras agrícolas tem impacto negativo no crescimento e na produtividade das plantas e na saúde humana. Estudos sobre cádmio (Cd) (Mohanpuria et al., 2007), zinco (Zn) (Tsonev; Lidon, 2012), chumbo (Pb) (Chatterjee et al., 2008), cromo (Cr) (Panda; Choudhury, 2005) e arsênio (As) (Vezza et al., 2018) descrevem tais impactos. Microrganismos associados a plantas podem melhorar as habilidades dessas para a remediação (fitorremediação) de ambientes contaminados com MPs, radionuclídeos ou xenobióticos orgânicos, incluindo com-

postos orgânicos voláteis, alcanos derivados de óleo ou hidrocarbonetos aromáticos policíclicos (Barea, 2015).

As tecnologias atuais de fitorremediação usam plantas e os microrganismos associados para remover, transferir, estabilizar, diminuir e/ou decompor poluentes no meio ambiente (Azcón et al., 2013). Os mecanismos subjacentes ao papel das bactérias associadas às plantas na fitorremediação de ambientes contaminados com MPs ou xenobióticos orgânicos, em geral (Germaine et al., 2013), e alcanos, particularmente (Afzal et al., 2013), incluem melhoria do crescimento da planta, fornecimento de nutrientes (P e N), produção de sideróforos (compostos que se ligam ao Fe), produção de hormônios vegetais, atividade aumentada de ACC-deaminase (provoca redução dos níveis de etileno), degradação de xenobióticos orgânicos, entre outros. Os fungos MA também desenvolveram uma série de estratégias para restringir a entrada de metais tóxicos e manter a homeostase intracelular do metal (Ferrol et al., 2009; González-Guerrero et al., 2009). Segundo os autores, os mecanismos de tolerância a MPs incluem redução da absorção do metal e/ou aumento do efluxo, imobilização do metal, adsorção na parede celular, sequestro de metal extracelular, quelação intracelular através de proteínas como metalotioneínas ou fitoquelatinas e compartimentação dos metais em esporos e vesículas. Transportadores de metais específicos regulam as concentrações citosólicas, direcionando o excesso para dentro dos vacúolos, onde causam menos danos. Os fungos MA também desenvolveram mecanismos para lutar contra o estresse oxidativo produzido pelos MPs ou para reparar o dano oxidativo. O aumento da tolerância aos MPs de plantas micorrízicas pode estar relacionado a extensas mudanças na expressão gênica e na síntese de proteínas induzidas pela própria simbiose. Proteínas de solo relacionadas à glomalina, produzidas pelos fungos MA, podem sequestrar MPs de forma irreversível (Cornejo et al., 2008), contribuindo para a estabilização do metal no solo.

Vários estudos evidenciam os efeitos benéficos da interação de microrganismos e plantas na potencialização da tolerância aos metais pesados, entre os quais: plantas de cevada, inoculadas com *Klebsiella mobilis* CIAM 880 e cultivadas em solo contaminado com Cd (Belimov; Dietz, 2000; Pishchik et al., 2002); *Brassica juncea* e *B. campestris*, inoculadas com *Kluyvera ascorbata* SUD165, produtoras de sideróforos e cultivadas em solo contaminado com níquel (Ni), Pb e Zn (Burd et al., 1998); sementes de *Medicago sativa*, inoculadas com *P. fluorescens*, *Rhizobium leguminosarum* bv. *phaseoli* CPMex46, *Azospirillum lipoferum* UAP40 e UAP154, produtoras de sideróforos, protegidas da toxicidade de Cu em altas concentrações (Carrillo-Castañeda et al., 2002); plantas de *Cucurbita pepo* e de *B. juncea*, inoculadas com *P. aeruginosa*, mostrando redução na absorção de Cd (Sinha; Mukherjee, 2008); e plantas de grão-de-bico, inoculadas com *Pseudomonas*, apresentando redução na absorção de Ni (Tank; Saraf, 2009).

Trilhas de aprendizagem para produção e aplicação de inoculantes microbianos

Explorar as interações entre as comunidades microbianas do solo e as culturas é uma abordagem relevante para aumentar a produção de alimentos para a crescente população mundial, com os menores custos ambientais, no atual cenário de mudanças climáticas globais, destacando-se duas estratégias principais para o manejo do microbioma do solo, baseando-se na manipulação do ambiente (manejo do solo) que proporcione incremento das populações microbianas naturalmente existentes e no desenvolvimento e aplicação de inoculantes microbianos nas culturas agrícolas. Ambos, rizobactérias (RPCP) e fungos promotores do crescimento vegetal (FPCP), simbiontes sa-

profiticos ou endofíticos (especialmente rizóbios fixadores de N_2) são protagonistas da biotecnologia microbiana aplicada na agricultura.

Assim, o uso de inovações que englobam tecnologias microbianas têm merecido atenção especial nos projetos de pesquisa, resultando no avanço exponencial de conhecimento sobre suas propriedades funcionais e interações com as plantas. De maneira geral, os projetos de pesquisa tratam o processo de descoberta e aplicação de microrganismos multifuncionais na agricultura em cinco etapas bem definidas: 1) na primeira são prospectados, identificados e isolados microrganismos com propriedades multifuncionais de interesse agrônomo como os que proporcionam redução dos estresses abióticos nas plantas: solubilizadores de fosfato, fixadores de nitrogênio, produtores de AIA, sideróforos e biofilme, além dos que realizam o biocontrole, dentre outros efeitos; 2) na segunda são realizados os testes laboratoriais e em ambiente controlado para comprovar os benefícios do uso dos microrganismos no crescimento e no desenvolvimento das plantas; 3) posteriormente, testes de campo são conduzidos para validar a eficiência e a eficácia no sistema de produção agrícola; 4) na quarta etapa são feitos os processos de registro e acordos comerciais com startups e empresas para o desenvolvimento final e a comercialização de bioinsumos; 5) por fim, na quinta etapa são desenvolvidas atividades de transferência de tecnologia para a divulgação e a adoção dos bioinsumos pelos agricultores (Filippi et al., 2011; Oliveira et al., 2020).

Ênfase é dada à formulação, ao controle de qualidade e aos modos de aplicação de inoculantes microbianos. Bashan et al. (2014) publicaram revisão abrangente sobre a formulação e as perspectivas práticas da tecnologia de inoculante para MPCP, recomendando uma série de prioridades de pesquisa para implementar esse sistema, dentre as quais a avaliação aprofundada de transportadores, melhor e maior sobrevivência de microrganismos nos inoculantes para aumentar a vida útil do produto, uso de inoculantes multiestirpes, formulações poliméricas e encapsuladas para obtenção de tecnologia de baixo custo, com o uso de cepas locais (Kamilova et al., 2015; Ravensberg, 2015). De acordo com Barea (2015), para uma aplicação bem-sucedida de inoculantes microbianos na agricultura, os seguintes aspectos devem ser considerados essenciais: a) aumento das bases científicas e tecnológicas de produção e aplicação do inóculo alvo; b) geração de normativas específicas para cada tipo de inoculante e a aplicação, seja na semente, no solo ou na planta; c) estabelecimento de protocolos de controle de qualidade; d) minimização da variabilidade dos resultados de campo; e e) aumento do conhecimento e difusão, explicando vantagens, limitações e benefícios para a sociedade.

Conclusão

Devido à natureza sésil, as plantas em associação com microrganismos multifuncionais e benéficos possuem maior capacidade de sobrevivência em ambientes adversos. Após vários anos de pesquisa sobre a interação de microrganismos e plantas, um volume considerável de dados gerados moldou a compreensão dos benefícios e os principais mecanismos de tolerância aos estresses abióticos promovidos por esses, abrindo uma série de oportunidades para aplicações na agricultura e na biotecnologia, objetivando explorar a capacidade de alteração do metabolismo das plantas e proporcionar tolerância aos estresses. Portanto, muitas conquistas foram alcançadas com o reconhecimento dos efeitos benéficos dos microrganismos multifuncionais para a agricultura, entretanto, muitos desafios e oportunidades precisam ser explorados, por exemplo, o aumento da base genética dos microrganismos e a produção de novas gerações de bioestimulantes, funcionalmente projetados de acordo com a aplicabilidade, para a busca incessante do desenvolvimento agrícola sustentável.

Referências

- AFZAL, M.; YOUSAF, S.; REICHENAUER, T. G.; SESSITSCH, A. Ecology of alkane-degrading bacteria and their interaction with the plant. In: BRUIJN, F. J. de (ed.). **Molecular microbial ecology of the rhizosphere**. Hoboken: J. Wiley, 2013. v. 2, p. 975-989. DOI: <https://doi.org/10.1002/9781118297674.ch92>.
- ARKHIPOVA, T. N.; PRINSEN, E.; VESELOV, S. U.; MARTINENKO, E. V.; MELENTIEV, A. I.; KUDOYAROVA, G. R. Cytokinin producing bacteria enhance plant growth in drying soil. **Plant and Soil**, v. 292, n. 1/2, p. 305-315, Mar. 2007. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9233-5>.
- AROCA, R.; PORCEL, R.; RUIZ-LOZANO, J. M. Regulation of root water uptake under abiotic stress conditions. **Journal of Experimental Botany**, v. 63, n. 1, p. 43-57, Jan. 2012. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/err266>.
- ARSHAD, M.; SHAHAROONA, B.; MAHMOOD, T. Inoculation with *Pseudomonas* spp. containing ACC-deaminase partially eliminates the effects of drought stress on growth, yield, and ripening of pea (*Pisum sativum* L.). **Pedosphere**, v. 18, n. 5, p. 611-620, Oct. 2008. DOI: [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(08\)60055-7](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(08)60055-7).
- ASHRAF, M.; FOOLAD, M. R. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. **Environmental and Experimental Botany**, v. 59, n. 2, p. 206-216, Mar. 2007. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2005.12.006>.
- AZCÓN, R.; MEDINA, A.; AROCA, R.; RUIZ-LOZANO, J. M. Abiotic stress remediation by the arbuscular mycorrhizal symbiosis and rhizosphere bacteria/yeast interactions. In: BRUIJN, F. J. de (ed.). **Molecular microbial ecology of the rhizosphere**. Hoboken: J. Wiley, 2013. v. 2, p. 991-1002. DOI: <https://doi.org/10.1002/9781118297674.ch93>.
- BAHADUR, A.; CHATTERJEE, A.; KUMAR, R.; SINGH, M.; NAIK, P. S. Physiological and biochemical basis of drought tolerance in vegetables. **Vegetable Science**, v. 38, n. 1, p. 1-16, 2011.
- BAL, H. B.; NAYAK, L.; DAS, S.; ADHYA, T. K. Isolation of ACC deaminase producing PGPR from rice rhizosphere and evaluating their plant growth promoting activity under salt stress. **Plant and Soil**, v. 366, n. 1/2, p. 93-105, May 2013. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1402-5>.
- BANO, Q.; ILYAS, N.; BANO, A.; ZAFAR, N.; AKRAM, A.; HASSAN, F. Effect of *Azospirillum* inoculation on maize (*Zea mays* L.) under drought stress. **Pakistan Journal of Botany**, v. 45, p. 13-20, Jan. 2013.
- BARASSI, C. A.; AYRAULT, G.; CREUS, C. M.; SUELDO, R. J.; SOBRERO, M. T. Seed inoculation with *Azospirillum* mitigates NaCl effects on lettuce. **Scientia Horticulturae**, v. 109, n. 1, p. 8-14, June 2006. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2006.02.025>.
- BAREA, J. M. Future challenges and perspectives for applying microbial biotechnology in sustainable agriculture based on a better understanding of plant-microbiome interactions. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, v. 15, n. 2, p. 261-282, June 2015. DOI: <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-95162015005000021>.
- BAREA, J. M.; POZO, M. J.; AZCÓN, R.; AZCÓN-AGUILAR, C. Microbial interactions in the rhizosphere. In: BRUIJN, F. J. de (ed.). **Molecular microbial ecology of the rhizosphere**. Hoboken: J. Wiley, 2013a. v. 2, p. 29-44. DOI: <https://doi.org/10.1002/9781118297674.ch4>.
- BAREA, J. M.; POZO, M. J.; LÓPEZ-RÁEZ, J. A.; AROCA, R.; RUIZ-LOZANO, J. M.; FERROL, N.; AZCÓN, R.; AZCÓN-AGUILAR, C. Arbuscular mycorrhizas and their significance in promoting soil-plant systems sustainability against environmental stresses. In: RODELAS GONZALEZ, B.; GONZALEZ-LÓPEZ, J. (ed.). **Beneficial plant-microbial interactions: ecology and applications**. Boca Raton: CRC Press, 2013b. p. 353-387. DOI: <https://doi.org/10.1201/b15251>.
- BARKA, E. A.; NOWAK, J.; CLÉMENT, C. Enhancement of chilling resistance of inoculated grapevine plantlets with a plant growth-promoting rhizobacterium, *Burkholderia phytofirmans* strain PsJN. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 72, n. 11, p. 7246-7252, Nov. 2006. DOI: <https://doi.org/10.1128/AEM.01047-06>.
- BARRET, M.; TAN, H.; EGAN, F.; MORRISSEY, J. P.; REEN, J.; O'GARA, F. Exploiting new systems-based strategies to elucidate plant-bacterial interactions in the rhizosphere. In: BRUIJN, F. J. de (ed.). **Molecular microbial ecology of the rhizosphere**. Hoboken: J. Wiley, 2013. v. 1, p. 57-68. DOI: <https://doi.org/10.1002/9781118297674.ch6>.
- BÁRZANA, G.; AROCA, R.; BIENERT, G. P.; CHAUMONT, F.; RUIZ-LOZANO, J. M. New insights into the regulation of aquaporins by the arbuscular mycorrhizal symbiosis in maize plants under drought stress and possible implications for plant performance. **Molecular Plant-Microbe Interaction**, v. 27, n. 4, p. 349-363, Apr. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1094/MPMI-09-13-0268-R>.
- BASHAN, Y.; DE-BASHAN, L. E.; PRABHU, S. R.; HERNANDEZ, J. P. Advances in plant growth-promoting bacterial inoculant technology: formulations and practical perspectives (1998-2013). **Plant and Soil**, v. 378, n. 1/2, p. 1-33, May 2014. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1956-x>.

BELIMOV, A. A.; DIETZ, K. J. Effect of associative bacteria on element composition of barley seedlings grown in solution culture at toxic cadmium concentrations. **Microbiological Research**, v. 155, n. 2, p. 113-121, 2000. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0944-5013\(00\)80046-4](https://doi.org/10.1016/S0944-5013(00)80046-4).

BELIMOV, A. A.; SAFRONOVA, V. I.; SERGEYEVA, T. A.; EGOROVA, T. N.; MATVEYEVA, V. A.; TSYGANOV, V. E.; BORISOV, A. Y.; TIKHONOVICH, I. A.; KLUGE, C.; PREISFELD, A.; DIETS, K. J.; STEPANOK, V. V. Characterization of plant growth promoting rhizobacteria isolated from polluted soils and containing 1- aminocyclopropane-1- carboxylate deaminase. **Canadian Journal of Microbiology**, v. 47, n. 7, p. 642-652, July 2001. DOI: <https://doi.org/10.1139/w01-062>.

BENSALIM, S.; NOWAK, J.; ASIEDU, S. K. A plant growth promoting rhizobacterium and temperature effects on performance of 18 clones of potato. **American Journal of Potato Research**, v. 75, n. 3, p. 145-152, May 1998. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02895849>.

BEVERIDGE, T. J.; GRAHAM, L. Surface layers of bacteria. **Microbiological Reviews**, v. 55, n. 4, p. 684-705, Dec. 1991.

BHATT, P.; VERMA, A.; VERMA, S.; ANWAR, M. D. S.; PRASHER, P.; MUDILA, H.; CHEN, S. Understanding Phytomicrobiome: a potential reservoir for better crop management. **Sustainability**, v. 12, n. 13, p. 5446, July 2020. DOI: <https://doi.org/10.3390/su12135446>.

BRADÁČOVÁ, K.; WEBER, N. F.; MORAD-TALAB, N.; ASIM, M.; IMRAN, M.; WEINMANN, M.; NEUMANN, G. Micronutrients (Zn/Mn), seaweed extracts, and plant growth-promoting bacteria as cold-stress protectants in maize. **Chemical and Biological Technologies in Agriculture**, v. 3, article 19, June 2016. DOI: <https://doi.org/10.1186/s40538-016-0069-1>.

BRADER, G.; COMPANT, S.; MITTER, B.; TROGNITZ, F.; SESSITSCH, A. Metabolic potential of endophytic bacteria. **Current Opinion in Biotechnology**, v. 27, p. 30-37, June 2014. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2013.09.012>.

BRESSON, J.; VASSEUR, F.; DAUZAT, M.; LABADIE, M.; VAROQUAX, F.; TOURAINE, B.; VILE, D. Interact to survive: *Phyllobacterium brassicacearum* improves *Arabidopsis* tolerance to severe water deficit and growth recovery. **PLOS ONE**, v. 9, n. 9, e107607, Sept. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0107607>.

BROWNE, P.; BARRET, M.; MORRISSEY, J. P.; O'GARA, F. Molecular-based strategies to exploit the inorganic phosphate-solubilization ability of *Pseudomonas* in sustainable agriculture. In: BRUIJN, F. J. de (ed.). **Molecular microbial ecology of the rhizosphere**. Hoboken: J. Wiley, 2013. v. 2, p. 615-628. DOI: <https://doi.org/10.1002/9781118297674.ch58>.

BRUIJN, F. J. de. Biological nitrogen fixation. In: LUGTENBERG, B. (ed.). **Principles of plant-microbe interactions: microbes for sustainable agriculture**. Heidelberg: Springer International, 2015. p. 215-224. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-08575-3_23.

BURD, G. I.; DIXON, D. G.; GLICK, B. R. A plant growth promoting bacterium that decreases nickel toxicity in seedlings. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 64, n. 10, p. 3663-3668, Oct. 1998.

BUSSE, M. D.; ELLIS, J. R. Vesicular-arbuscular mycorrhizal (*Glomus fasciculatum*) influence on soybean drought tolerance in high phosphorus soil. **Canadian Journal of Botany**, v. 63, n. 12, p. 2290-2294, Dec. 1985. DOI: <https://doi.org/10.1139/b85-327>.

CALVO-POLANCO, M.; SÁNCHEZ-ROMERA, B.; AROCA, R. Arbuscular mycorrhizal fungi and the tolerance of plants to drought and salinity. In: AROCA, R. (ed.). **Symbiotic endophytes**. Heidelberg: Springer, 2013. p. 271-288. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-642-39317-4_14.

CARRILLO-CASTAÑEDA, G.; MUÑOZ, J. J.; PERALTA-VIDEA, J. R.; GOMEZ, E.; GARDEA-TORRESDEY, J. L. Plant growth-promoting bacteria promote copper and iron translocation from root to shoot in alfalfa seedlings. **Journal of Plant Nutrition**, v. 26, n. 9, p. 1801-1814, 2002. DOI: <https://doi.org/10.1081/PLN-120023284>.

CARVALHO, M. H. C. Drought stress and reactive oxygen species. **Plant Signaling and Behavior**, v. 3, n. 3, p. 156-165, Mar. 2008. DOI: <https://doi.org/10.4161/psb.3.3.5536>.

CASANOVAS, E. M.; BARASSI, C. A.; SUELDO, R. J. *Azospirillum* inoculation mitigates water stress effects in maize seedlings. **Cereal Research Communications**, v. 30, n. 3, p. 343-350, Dec. 2002. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF03543428>.

CHAKRABORTY, U.; CHAKRABORTY, B.; DEY, P.; CHAKRABORTY, A. P. Role of microorganisms in alleviation of abiotic stresses for sustainable agriculture. In: CHAKRABORTY, U.; CHAKRABORTY, B. (ed.). **Abiotic stresses in crop plants**. Wallingford: CABI, 2015. p. 232-253. DOI: <https://doi.org/10.1079/9781780643731.0232>.

CHATTERJEE, A.; PAL, R.; PAL, S.; KUNDU, R. Morphological and physiological responses of mung bean (*Vigna radiata* var. *radiata* (L.) Wilczek) seedlings under lead stress. **Journal of Botanical Society of Bengal**, v. 62, n. 1, p. 55-60, 2008.

CHATTERJEE, A.; SHANKAR, A.; SINGH, S.; KESARI, V.; RAI, R.; PATEL, K. A.; RAI, L.C. Beneficial microorganisms and abiotic stress tolerance in plants. In: HASANUZZAMAN, M.; NAHAR, K.; FUJITA, M.; OKU, H.; ISLAM, T. (ed.). **Approaches for enhancing abiotic stress tolerance in plants**. Boca Raton: CRC Press, 2019. p. 473-502.

CHATTERJEE, A.; SOLANKEY, S. S. Functional physiology in drought tolerance of vegetable crops-an approach to mitigate climate change impact. In: CHAUDHARY, M. L.; PATEL, V. B.; SIDDIQUI, M. W.; MAHDI, S. S. (ed.). **Climate change: the principles and applications in horticultural science**. Boca Raton: Academic Press, 2015. p. 149-171.

CHAUDHARY, D.; NARULA, N.; SINDHU, S. S.; BEHL, R. K. Plant growth stimulation of wheat (*Triticum aestivum* L.) by inoculation of salinity tolerant *Azotobacter* strains. **Physiology and Molecular Biology of Plants**, v. 19, n. 4, p. 515-519, Oct. 2013. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12298-013-0178-2>.

CHAUMONT, F.; TYERMAN, S. D. Aquaporins: highly regulated channels controlling plant water relations. **Plant Physiology**, v. 164, n. 4, p. 1600-1618, Apr. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.113.233791>.

COHEN, A. C.; BOTTINI, R.; PICCOLI, P. N. *Azospirillum brasilense* Sp 245 produces ABA in chemically defined culture medium and increases ABA content in Arabidopsis plants. **Plant Growth Regulation**, v. 54, n. 2, p. 97-103, Mar. 2008. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10725-007-9232-9>.

COHEN, A. C.; BOTTINI, R.; PONTIN, M.; BERLI, F. J.; MORENO, D.; BOCCANLANDRO, H.; TRAVAGLIA, C. N.; PICCOLI, P. N. *Azospirillum brasilense* ameliorates the response of *Arabidopsis thaliana* to drought mainly via enhancement of ABA levels. **Physiologia Plantarum**, v. 153, n. 1, p. 79-90, Jan. 2015. DOI: <https://doi.org/10.1111/ppl.12221>.

CORNEJO, P.; MEIER, S.; BORIE, G.; RILLIG, M.; BORIE, F. Glomalin-related soil protein in a Mediterranean ecosystem affected by a copper smelter and its contribution to Cu and Zn sequestration. **Science of the Total Environment**, v. 406, n. 1/2, p. 154-160, Nov. 2008. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2008.07.045>.

COSTERTON, J. W.; CHENG, K. J.; GEESY, G. G.; LADD, T. L.; NICKEL, J. C.; DASGUPTA, M.; MARRIE, T. J. Bacterial biofilms in nature and disease. **Annual Review of Microbiology**, v. 41, p. 435-464, 1987. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.mi.41.100187.002251>.

COSTERTON, J. W.; LAWANDOWSKI, Z.; CALDWELL, D. E.; KORBER, D. R.; LAPPIN-SCOTT, H. M. Microbial biofilms. **Annual Review of Microbiology**, v. 49, p. 711-745, 1995. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.mi.49.100195.003431>.

DE VRIES, F. T.; GRIFFITHS, R. I.; KNIGHT, C. G.; NICOLITCH, O.; WILLIAMS, A. Harnessing rhizosphere microbiomes for drought-resilient crop production. **Science**, v. 368, n. 6488, p. 270-274, Apr. 2020. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.aaz5192>.

DIMKPA, C.; WEINAND, T.; ASCH, F. Plant-rhizobacteria interactions alleviate abiotic stress conditions. **Plant, Cell and Environment**, v. 32, n. 12, p. 1682-1694, Dec. 2009. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02028.x>.

DOOD, I. C.; PÉREZ-ALFOCEA, F. Microbial amelioration of crop salinity stress. **Journal of Experimental Botany**, v. 63, n. 9, p. 3415-3428, May 2012. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/ers033>.

DUARTE, C. M.; ALONSO, S.; BENITO, G.; DACHS, J.; FERNÁNDEZ RÍOS, A. D. L. A.; MONTES, C.; PARDO, M.; SIMÓ, R.; VALLADARES, F. **Cambio global: impacto de la actividad humana sobre el sistema Tierra**. Madrid: Consejo Superior de Investigaciones Científicas, 2006. 166 p.

EGAMBERDIYEVA, D. Alleviation of salt stress by plant growth regulators and IAA producing bacteria in wheat. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 31, n. 4, p. 861-864, July 2009. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11738-009-0297-0>.

EGAMBERDIYEVA, D.; HÖFLICH, G. Influence of growth promoting bacteria on the growth of wheat in different soils and temperatures. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 35, n. 7, p. 973-978, July 2003. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(03\)00158-5](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00158-5).

ELANSARY, H. O.; SKALICKA-WOŹNIAK, K.; KING, I. W. Enhancing stress growth traits as well as phytochemical and antioxidant contents of *Spiraea* and *pittosporum* under seaweed extract treatments. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 105, p. 310-320, Aug. 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.05.024>.

ELHINDI, K. M.; EL-DIN, A. S.; ELGORBAN, A. M. The impact of arbuscular mycorrhizal fungi in mitigating salt-induced adverse effects in sweet basil (*Ocimum basilicum* L.). **Saudi Journal of Biological Sciences**, v. 24, n. 1, p. 170-179, Jan. 2017. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2016.02.010>.

FAROOQ, M.; WAHID, A.; KOBAYASHI, N.; FUJITA, D.; BASRA, S. M. A. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. **Agronomy for Sustainable Development**, v. 29, n. 1, p. 185-212, Mar. 2009. DOI: <https://doi.org/10.1051/agro:2008021>.

FARRAR, K.; BRYANT, D.; COPE-SELBY, N. Understanding and engineering beneficial plant-microbe interactions: plant growth promotion in energy crops. **Plant Biotechnology Journal**, v. 12, n. 9, p. 1193-1206, Dec. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1111/pbi.12279>.

FASCIGLIONE, G.; CASANOVAS, E. M.; QUILLEHAUQUY, V.; YOMMI, A. K.; GOÑI, M. G.; ROURA, S. I.; BARASSI, C. A. *Azospirillum* inoculation effects on growth, product quality and storage life of lettuce plants grown under salt stress. **Scientia Horticulturae**, v. 195, p. 154-162, Nov. 2015. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.09.015>.

FERNANDEZ, O.; THEOCHARIS, A.; BORDIEC, S.; FEIL, R.; JACQUEUS, L.; CLÉMENT, C.; FONTAINE, F.; BARKA, E. A. *Burkholderia phytofirmans* PsJN acclimates grapevine to cold by modulating carbohydrate metabolism. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, v. 25, n. 4, p. 496-504, Apr. 2012. DOI: <https://doi.org/10.1094/MPMI-09-11-0245>.

FERROL, N.; GONZÁLEZ-GUERRERO, M.; VALDERAS, A.; BENABDELLAH, K.; AZCÓN-AGUILAR, C. Survival strategies of arbuscular mycorrhizal fungi in Cu-polluted environments. **Phytochemistry Reviews**, v. 8, article 551, Apr. 2009. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11101-009-9133-9>.

FIGUEIREDO, M. V. B.; BURITY, H. A.; MARTÍNEZ, C. R.; CHANWAY, C. P. Alleviation of drought stress in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) by co-inoculation with *Paenibacillus polymyxa* and *Rhizobium tropici*. **Applied Soil Ecology**, v. 40, n. 1, p. 182-188, Sept. 2008. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2008.04.005>.

FILIPPI, M. C. C.; SILVA, G. B.; LOBO, V. L. S.; CÔRTEZ, M. V. C. B.; MORAES, A. J. G.; PRABHU, A. S. Leaf blast (*Magnaporthe oryzae*) suppression and growth promotion by rhizobacteria on aerobic rice in Brazil. **Biological Control**, v. 58, n. 2, p. 160-166, Aug. 2011. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2011.04.016>.

FOUGNIES, L.; RENCOT, S.; MULLER, F.; PLENCHETTE, C.; PRIN, Y.; FARIA, S. M.; BOUVET, J.-M.; SYLLA, S. N.; DREYFUS, B.; BÂ, A. M. Arbuscular mycorrhizal colonization and nodulation improve flooding tolerance in *Pterocarpus officinalis* Jacq. seedlings. **Mycorrhiza**, v. 17, n. 3, p. 159-166, May 2007. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00572-006-0085-2>.

GERMAINE, K. J.; MCGUINNESS, M.; DOWLING, D. N. Improving phytoremediation through plant-associated bacteria. In: BRUIJN, F. J. de (ed.). **Molecular microbial ecology of the rhizosphere**. Hoboken: J. Wiley, 2013. v. 2, p. 963-973. DOI: <https://doi.org/10.1002/9781118297674.ch91>.

GLICK, B. R. Plant growth-promoting bacteria: mechanisms and applications. **Scientifica**, ID 963401, Oct. 2012. DOI: <https://doi.org/10.6064/2012/963401>.

GÓMEZ G., L.; VALERO V., N.; BRIGARD C., R. Halotolerant/alkalophilic bacteria associated with the cyanobacterium *Arthrospira platensis* (Nordstedt) Gomont that promote early growth in *Sorghum bicolor* (L.) Moench. **Agronomía Colombiana**, v. 30, n. 1, p. 111-115, 2012.

GONZÁLEZ-GUERRERO, M.; BENABDELLAH, K.; FERROL, N.; AZCÓN-AGUILAR, C. Mechanisms underlying heavy metal tolerance in arbuscular mycorrhizas. In: AZCÓN-AGUILAR, C.; BAREA, J.; GIANINAZZI, S.; GIANINAZZI-PEARSON, V. (ed.). **Mycorrhizas functional processes and ecological impact**. Heidelberg: Springer-Verlag, 2009. p. 107-122. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-540-879787_8.

GRAY, E. J.; SMITH, D. L. Intracellular and extracellular PGPR: commonalities and distinctions in the plant-bacterium signaling processes. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 37, n. 3, p. 395-412, Mar. 2005. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.08.030>.

GROPPA, M. D.; BENAVIDES, M. P.; ZAWOZNIK, M. S. Root hydraulic conductance, aquaporins and plant growth promoting microorganisms: a revision. **Applied Soil Ecology**, v. 61, p. 247-254, Oct. 2012. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2011.11.013>.

GROVER, M.; BODHANKAR, S.; MAHESWARI, M.; SRINIVASARAO, C. Actinomycetes as mitigators of climate change and abiotic stress. In: SUBRAMANIAM, G.; ARUMUGAM, S.; RAJENDRAN, V. (ed.). **Growth promoting actinobacteria**. Singapore: Springer, 2016. p. 203-212. DOI: https://doi.org/10.1007/978-981-10-0707-1_13.

GROVER, M.; MADHUBALA, R.; ALI, S. Z.; YADAV, S. K.; VENKATESWARLU, B. Influence of *Bacillus* spp. strains on seedling growth and physiological parameters of sorghum under moisture stress conditions. **Journal of Basic Microbiology**, v. 54, n. 9, p. 951-961, Sept. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12298-017-0449-4>.

GURURANI, M. A.; UPADHYAYA, C. P.; STRASSER, R. J.; YU, J. W.; PARK, S. W. Evaluation of abiotic stress tolerance in transgenic potato plants with reduced expression of PSII manganese stabilizing protein. **Plant Science**, v. 198, p. 7-16, Jan. 2013. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2012.09.014>.

- HAMAOU, B.; ABBADI, J. M.; BURDMAN, S.; RASHID, A.; SARIG, S.; OKON, Y. Effects of inoculation with *Azospirillum brasilense* on chickpeas (*Cicer arietinum*) and faba beans (*Vicia faba*) under different growth conditions. **Agronomie**, v. 21, n. 6/7, p. 553-560, Sept./Nov. 2001. DOI: <https://doi.org/10.1051/agro:2001144>.
- HAMDIA, M. A. E.; SHADDAD, M. A. K.; DOAA, M. M. Mechanisms of salt tolerance and interactive effects of *Azospirillum brasilense* inoculation on maize cultivars grown under salt stress conditions. **Plant Growth Regulation**, v. 44, n. 2, p. 165-174, Oct. 2004. DOI: <https://doi.org/10.1023/B:GROW.0000049414.03099.9b>.
- HARDOIM, P. R.; VAN ELSAS, J. D. Properties of bacterial endophytes leading to maximized host fitness. In: BRUIJN, F. J. de (ed.). **Molecular microbial ecology of the rhizosphere**. Hoboken: J. Wiley, 2013. v. 1, p. 405-411. DOI: <https://doi.org/10.1002/9781118297674.ch37>.
- HASANUZZAMAN, M.; NAHAR, K.; GILL, S. S.; GILL, R.; FUJITA, M. Drought stress responses in plants, oxidative stress, and antioxidant defense. In: TUTEJA, N.; GILL, S. S. (ed.). **Climate change and plant abiotic stress tolerance**. Weinheim: J. Wiley, 2014. p. 209-249. DOI: <https://doi.org/10.1002/9783527675265.ch09>.
- HAYAT, S.; HAYAT, Q.; ALYEMENI, M. N.; WANI, A. S.; PICHTEL, J.; AHMAD, A. Role of proline under changing environments: a review. **Plant Signaling and Behavior**, v. 7, n. 11, p. 1456-1466, Nov. 2012. DOI: <https://doi.org/10.4161/psb.21949>.
- JALEEL, C. A.; MANIVANNAN, P.; WAHID, A.; FAROOQ, M.; SOMASUNDARAM, R.; PANNEERSELVAM, R. Drought stress in plants: a review on morphological characteristics and pigments composition. **International Journal of Agriculture and Biology**, v. 11, p. 100-105, 2009.
- JOHNSON, P. R.; ECKER, J. R. The ethylene gas signal transduction pathway: a molecular perspective. **Annual Review of Genetics**, v. 32, p. 227-254, 1998. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.genet.32.1.227>.
- KAMILOVA, F.; OKON, Y.; DE WEERT, S.; HORA, K. Commercialization of microbes: manufacturing, inoculation, best practice for objective field testing, and registration. In: LUGTENBERG, B. (ed.). **Principles of plant-microbe interactions**. Heidelberg: Springer, 2015. p. 319-327. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-08575-3_33.
- KASIM, W.; OSMAN, M.; OMAR, M.; ABD EL-DAIM, I.; BEJAI, S.; MEIJER, J. Control of drought stress in wheat using plant-growth promoting rhizobacteria. **Journal of Plant Growth Regulators**, v. 32, n. 1, p. 122-130, Mar. 2013. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00344-012-9283-7>.
- KAUSHAL, M.; WANI, S. P. Plant-growth-promoting rhizobacteria: drought stress alleviators to ameliorate crop production in drylands. **Annals of Microbiology**, v. 66, n. 1, p. 35-42, Mar. 2016. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13213-015-1112-3>.
- KAUSHIK, B. D.; SUBHASHINI, D. Amelioration of salt affected soils with blue green algae: II. improvement soil properties. **Proceedings of the Indian National Science Academy Section B**, v. 51, n. 3, p. 386-389, 1985.
- KENNE, L.; LINDBERG, B. Bacterial polysaccharides. In: ASPINALL, G. O. (ed.). **The Polysaccharides**. New York: Academic Press, 1983. v. 2, p. 287-363.
- KOHLER, J.; CARAVACA, F.; ROLDÁN, A. An AM fungus and a PGPR intensify the adverse effects of salinity on the stability of rhizosphere soil aggregates of *Lactuca sativa*. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 42, n. 3, p. 429-434, Mar. 2010. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.11.021>.
- KOHLER, J.; HERNÁNDEZ, J. A.; CARAVACA, F.; ROLDÁN, A. Plant-growth-promoting rhizobacteria and arbuscular mycorrhizal fungi modify alleviation biochemical mechanisms in water-stressed plants. **Functional Plant Biology**, v. 35, n. 2, p. 141-151, Apr. 2008. DOI: <https://doi.org/10.1071/FP07218>.
- LAGOS, L.; MARUYAMA, F.; NANNIPIERI, P.; MORA, M. L.; OGRAM, A.; JORQUERA, M. A. Current overview on the study of bacteria in the rhizosphere by modern molecular techniques: a mini review. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, v. 15, n. 2, p. 504-523, Apr. 2015. DOI: <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-95162015005000042>.
- LANGARO, A. C.; NOHATTO, M. A.; PERBONI, L. T.; TAROUÇO, C. P.; AGOSTINETTO, D. Alterações fisiológicas na cultura do tomateiro devido à deriva simulada de herbicidas. **Revista Brasileira de Herbicidas**, v. 13, n. 1, p. 40-46, 2014. DOI: <https://doi.org/10.7824/rbh.v13i1.282>.
- LI, G.; SANTONI, V.; MAUREL, C. Plant aquaporins: roles in plant physiology. **Biochimica et Biophysica Acta. General Subjects**, v. 1840, n. 5, p. 1574-1582, May 2014. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.bbagen.2013.11.004>.
- LIM, J. H.; KIM, S. D. Induction of drought stress resistance by multi-functional PGPR *Bacillus licheniformis* K11 in pepper. **The Plant Pathology Journal**, v. 29, n. 2, p. 201-208, June 2013. DOI: <https://doi.org/10.5423/PPJ.SI.02.2013.0021>.

LOUREIRO, R. R.; REIS, R. P.; MARROIG, R. G. Effect of the commercial extract of the brown alga *Ascophyllum nodosum* Mont. on *Kappaphycus alvarezii* (Doty) Doty ex P.C. Silva in situ submitted to lethal temperatures. **Journal of Applied Phycology**, v. 26, n. 1, p. 629-634, Feb. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10811-013-0085-5>.

LUGTENBERG, B. Life of microbes in the rhizosphere. In: LUGTENBERG, B. (ed.). **Principles of plant-microbe interactions: microbes for sustainable agriculture**. Heidelberg: Springer International, 2015. p. 7-15. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-08575-3_3.

MANCUSO, S.; AZZARELLO, E.; MUGNAI, S.; BRIAND, X. Marine bioactive substances (IPA extract) improve foliar ion uptake and water stress tolerance in potted *Vitis vinifera* plants. **Advances in Horticultural Science**, v. 20, n. 2, p. 156-161, 2006. DOI: <https://www.jstor.org/stable/42882475>.

MARTÍNEZ-VIVEROS, O.; JORQUERA, M. A.; CROWLEY, D. E.; GAJARDO, G.; MORA, M. L. Mechanisms and practical considerations involved in plant growth promotion by rhizobacteria. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, v. 10, n. 3, p. 293-319, July 2010. DOI: <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-95162010000100006>.

MARTINS, B. E. M. **Caracterização morfológica, bioquímica e molecular de isolados bacterianos antagonistas a *Magnaporthe oryzae***. 2015. 80 f. Dissertação (Mestrado em Agronomia) - Escola de Agronomia, Universidade Federal de Goiás, Goiânia.

MARTINS, B. E. M.; CHAIBUB, A. A.; CORTÊS, M. V. C. B.; SILVA-LOBO, V. L.; FILIPPI, M. C. C. Characterization of bacterial isolates for sustainable rice blast control. **Revista Caatinga**, v. 33, n. 3, p. 679-689, jul./set. 2020. DOI: <https://doi.org/10.1590/1983-21252020v33n313rc>.

MARULANDA, A.; BAREA, J. M.; AZCÓN, R. Stimulation of plant growth and drought tolerance by native microorganisms (AM Fungi and Bacteria) from dry environments: mechanisms related to bacterial effectiveness. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 28, n. 2, p. 115-124, June 2009. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00344-009-9079-6>.

MAYAK, S.; TIROSH, T.; GLICK, B. R. Plant growth-promoting bacteria confer resistance in tomato plants to salt stress. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 42, n. 6, p. 565-572, June 2004a. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2004.05.009>.

MAYAK, S.; TIROSH, T.; GLICK, B. R. Plant growth-promoting bacteria that confer resistance to water stress in tomatoes and peppers. **Plant Science**, v. 166, n. 2, p. 525-530, Feb. 2004b. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2003.10.025>.

MERCADO-BLANCO, J. Life of microbes inside the plant. In: LUGTENBERG, B. (ed.). **Principles of plant-microbe interactions: microbes for sustainable agriculture**. Heidelberg: Springer International, 2015. p. 25-32. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-08575-3_5.

MOHANPURIA, P.; RANA, N. K.; YADAV, S. K. Cadmium induced oxidative stress influence on glutathione metabolic genes of *Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze. **Environmental Toxicology**, v. 22, n. 4, p. 368-374, Aug. 2007. DOI: <https://doi.org/10.1002/tox.20273>.

MÖLLER, M.; SMITH, M. L. The significance of the mineral component of seaweed suspensions on lettuce (*Lactuca sativa* L.) seedling growth. **Journal of Plant Physiology**, v. 153, n. 5/6, p. 658-663, 1998. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(98\)80217-4](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(98)80217-4).

NABATI, D. A.; SCHMIDT, R. E.; PARRISH, D. J. Alleviation of salinity stress in Kentucky bluegrass by plant growth regulators and iron. **Crop Science**, v. 34, n. 1, p. 198-202, Jan./Feb. 1994. DOI: <https://doi.org/10.2135/cropsci1994.0011183X003400010035x>.

NADEEM, S. M.; ZAHIR, Z. A.; NAVEED, M.; ARSHAD, M. Preliminary investigations on inducing salt tolerance in maize through inoculation with rhizobacteria containing ACC deaminase activity. **Canadian Journal of Microbiology**, v. 53, n. 10, p. 1141-1149, Oct. 2007. DOI: <https://doi.org/10.1139/W07-081>.

NAIR, P.; KANDASAMY, S.; ZHANG, J.; JI, X.; KIRBY, C.; BENKEL, B.; HODGES, M. D.; CRITCHLEY, A. T.; HILTZ, D.; PRITHIVIRAJ, B. Transcriptional and metabolomic analysis of *Ascophyllum nodosum* mediated freezing tolerance in *Arabidopsis thaliana*. **BMC Genomics**, v. 13, n. 1, p. 643, Nov. 2012. DOI: <https://doi.org/10.1186/1471-2164-13-643>.

NASCENTE, A. S.; FILIPPI, M. C. C.; LANNA, A. C.; SOUZA, A. C. A.; LOBO, V. L. S. SILVA, G. S. Biomass, gas Exchange, and nutrient contents in upland rice plants affected by application forms of microorganism growth. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 24, n. 3, p. 2956-2965, Jan. 2017. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11356-016-8013-2>.

NASCENTE, A. S.; FILIPPI, M. C. C.; SOUSA, T. P.; CHAIBUB, A. A.; SOUZA, A. C. A.; LANNA, A. C. Upland rice gas exchange, nutrient uptake and grain yield as affected by potassium fertilization and inoculation of the diazotrophic bacteria *Serratia* spp. **Australian Journal of Crop Science**, v. 13, n. 6, p. 944-953, 2019b. DOI: <https://doi.org/10.21475/ajcs.19.13.06.p1689>.

- NASCENTE, A. S.; FILIPPI, M. C. C.; SOUSA, T. P.; CHAIBUB, A. A.; SOUZA, A. C. A.; LANNA, A. C. Rhizobacterium *Serratia* sp. and phosphorus fertilization rates affect aerobic rice development. **Australian Journal of Crop Science**, v. 14, n. 10, p. 1654-1661, 2020. DOI: <https://doi.org/10.21475/ajcs.20.14.10.p2522>.
- NASCENTE, A. S.; LANNA, A. C.; SOUSA, T. P.; CHAIBUB, A. A.; SOUZA, A. C. A.; FILIPPI, M. C. C. N fertilizer dose-dependent efficiency of *Serratia* spp. for improving growth and yield of upland rice (*Oryza sativa* L.). **International Journal of Plant Production**, v. 13, p. 217-226, Sept. 2019a. DOI: <https://doi.org/10.1007/s42106-019-00049-5>.
- NASEEM, H.; BANO, A. Role of plant growth-promoting rhizobacteria and their exopolysaccharide in drought tolerance in maize. **Journal of Plant Interactions**, v. 9, n. 1, p. 689-701, Feb. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1080/17429145.2014.902125>.
- NORMAND, P.; QUEIROUX, C.; TISA, L. S.; BENSON, D. R.; ROUY, Z.; CRUVEILLER, S.; MÉDIGUE, C. Exploring the genomes of *Frankia*. **Physiologia Plantarum**, v. 130, n. 3, p. 331-343, July 2007. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2007.00918.x>.
- NOVAIS, R. F.; SMYTH, T. J. **Fósforo em solo e planta em condições tropicais**. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, 1999. 399 p.
- OLIVARES, J.; BEDMAR, E. J.; SANJUAN, J. Biological nitrogen fixation in the context of global change. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, v. 26, n. 5, p. 486-494, May 2013. DOI: <https://doi.org/10.1094/MPMI-12-12-0293-CR>.
- OLIVEIRA, M. I. S.; CHAIBUB, A. A.; SOUSA, T. P.; CORTES, M. V. C. B.; SOUZA, A. C. A.; CONCEIÇÃO, E. C.; FILIPPI, M. C. C. Formulations of *Pseudomonas fluorescens* and *Burkholderia pyrrocinia* control rice blast of upland rice cultivated under no-tillage system. **Biological Control**, v. 144, p. 104-153, May 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.104153>.
- OSUNDINA, M. A. Nodulation and growth of mycorrhizal *Casuarina equisetifolia* J.R. and G. First in response to flooding. **Biology and Fertility of Soils**, v. 26, n. 2, p. 95-99, Dec. 1997. DOI: <https://doi.org/10.1007/s003740050349>.
- PANDA, S. K.; CHOUDHURY, S. Chromium stress in plants. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 17, n. 1, p. 95-102, Jan./Mar. 2005. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1677-04202005000100008>.
- PANG, Z.; ZHAO, Y.; XU, P.; YU, D. Microbial diversity of upland rice roots and their influence on rice growth and drought tolerance. **Microorganisms**, v. 8, n. 9, p. 1329, Aug. 2020. DOI: <https://doi.org/10.3390/microorganisms8091329>.
- PAUL, D.; LADE, H. Plant-growth-promoting rhizobacteria to improve crop growth in saline soils: a review. **Agronomy for Sustainable Development**, v. 34, n. 4, p. 737-752, Oct. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13593-014-0233-6>.
- PEREYRA, M. A.; GARCÍA, P.; COLABELLI, M. N.; BARASSI, C. A.; CREUS, C. M. A better water status in wheat seedlings induced by *Azospirillum* under osmotic stress is related to morphological changes in xylem vessels of the coleoptile. **Applied Soil Ecology**, v. 53, n. 1, p. 94-97, Feb. 2012. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2011.11.007>.
- PEREYRA, M. A.; ZALAZAR, C. A.; BARASSI, C. A. Root phospholipids in *Azospirillum* inoculated wheat seedlings exposed to water stress. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 44, n. 11/12, p. 873-879, Nov./Dec. 2006. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2006.10.020>.
- PISHCHIK, V. N.; VOROBYEV, N. I.; CHERNYAEVA, I. I.; TIMOFEEVA, S. V.; KOZHEMYAKOV, A. P.; ALEXEEV, Y. V.; LUKIN, S. M. Experimental and mathematical simulation of plant growth promoting rhizobacteria and plant interaction under cadmium stress. **Plant and Soil**, v. 243, n. 2, p. 173-186, June 2002. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1019941525758>.
- PORCEL, R.; ZAMARRENO, Á. M.; GARCIA-MINA, J. M.; AROCA, R. Involvement of plant endogenous ABA in *Bacillus megaterium* PGPR activity in tomato plants. **BMC Plant Biology**, v. 14, n. 1, p. 36, Jan. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1186/1471-2229-14-36>.
- PORRAS-ALFARO, A.; BAYMAN, P. Hidden fungi, emergent properties: endophytes and microbiomes. **Annual Review of Phytopathology**, v. 49, p. 291-315, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-080508-081831>.
- PRETTY, J.; BHARUCHA, Z. P. Sustainable intensification in agricultural systems. **Annals of Botany**, v. 114, n. 8, p. 1571-1596, Dec. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcu205>.
- RAVENSBERG, W. J. Commercialisation of microbes: present situation and prospects. In: LUGTENBERG, B. (ed.). **Principles of plant-microbe interactions: microbes for sustainable agriculture**. Heidelberg: Springer International, 2015. p. 309-317. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-08575-3_32.
- RAYIRATH, P.; BENKEL, B.; MARK HODGES, D.; ALLAN-WOJTAS, P.; MACKINNON, S.; CRITCHLEY, A. T.; PRITHIVIRAJ, B. Lipophilic components of the brown seaweed, *Ascophyllum nodosum*, enhance freezing tolerance in *Arabidopsis thaliana*. **Planta**, v. 230, n. 1, p. 135-147, May 2009. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00425-009-0920-8>.

- RÊGO, M. C. F.; ILKIU-BORGES, F.; FILIPPI, M. C. C.; GONÇALVES, L. A.; SILVA, G. B. Morphoanatomical and biochemical changes in the roots of rice plants induced by plant growth-promoting microorganisms. **Journal of Botany**, v. 2014, article 818797, Nov. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1155/2014/818797>.
- ROBERSON, E.; FIRESTONE, M. Relationship between desiccation and exopolysaccharide production by soil *Pseudomonas* sp. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 58, n. 4, p. 1284-1291, Apr. 1992. DOI: <https://doi.org/10.1128/AEM.58.4.1284-1291.1992>.
- RODRÍGUEZ, H.; FRAGA, R. Phosphate solubilizing bacteria and their role in plant growth promotion. **Biotechnology Advances**, v. 17, n. 4/5, p. 319-339, Oct. 1999. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0734-9750\(99\)00014-2](https://doi.org/10.1016/S0734-9750(99)00014-2).
- RODRIGUEZ, R. J.; HENSON, J.; VAN VOLKENBURGH, E.; HOY, M.; WRIGHT, L.; BECKWITH, F.; KIM, Y. O.; REDMAN, R. S. Stress tolerance in plants via habitat-adapted symbiosis. **The ISME Journal**, v. 2, n. 4, p. 404-416, Apr. 2008. DOI: <https://doi.org/10.1038/ismej.2007.106>.
- ROGERS, M. E.; GRIEVE, C. M.; SHANNON, M. C. Plant growth and ion relations in Lucerne (*Medicago sativa* L.) in response to the combined effects of NaCl and P. **Plant and Soil**, v. 253, n. 1, p. 187-194, June 2003. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1024543215015>.
- ROJAS-TAPIAS, D.; MORENO-GALVÁN, A.; PARDO-DÍAZ, S.; OBANDO, M.; RIVERA, D.; BONILLA, R. Effect of inoculation with plant growth-promoting bacteria (PGPB) on amelioration of saline stress in maize (*Zea mays*). **Applied Soil Ecology**, v. 61, p. 264-272, Oct. 2012. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2012.01.006>.
- ROMERO, A. M.; VEGA, D.; CORREA, O. S. *Azospirillum brasilense* mitigates water stress imposed by a vascular disease by increasing xylem vessel area and stem hydraulic conductivity in tomato. **Applied Soil Ecology**, v. 82, p. 38-43, Oct. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2014.05.010>.
- RUIZ-LOZANO, J. M.; PORCEL, R.; AZCÓN, C.; AROCA, R. Regulation by arbuscular mycorrhizae of the integrated physiological response to salinity in plants: new challenges in physiological and molecular studies. **Journal of Experimental Botany**, v. 63, n. 11, p. 4033-4044, June 2012a. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/ers126>.
- RUIZ-LOZANO, J. M.; PORCEL, R.; BARZANA, G.; AZCÓN, R.; AROCA, R. Contribution of arbuscular mycorrhizal symbiosis to plant drought tolerance: state of the art. In: AROCA, R. (ed.). **Plant responses to drought stress**. Heidelberg: Springer, 2012b. p. 335-362. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-642-32653-0_13.
- SAA, S.; OLIVOS-DEL RIO, A.; CASTRO, S.; BROWN, P. H. Foliar application of microbial and plant based biostimulants increases growth and potassium uptake in almond (*Prunus dulcis* [Mill.] D.A. Webb). **Frontiers in Plant Science**, v. 6, article 87, Feb. 2015. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00087>.
- SAATH, K. V. O.; FACHINELLO, A. L. Crescimento da demanda mundial de alimentos e restrições do fator terra no Brasil. **Revista de Economia e Sociologia Rural**, v. 56, n. 2, p. 195-212, abr./jun. 2018. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/1234-56781806-94790560201>.
- SACHDEV, S.; SINGH, R. P. Root colonization: imperative mechanism for efficient plant protection and growth. **MOJ Ecology & Environmental Sciences**, v. 3, n. 4, p. 240-242, 2018. DOI: <http://dx.doi.org/10.15406/mojes.2018.03.00094>.
- SANDHYA, V.; ALI, A. S.; GROVER, M.; REDDY, G.; VENKATESWARLU, B. Alleviation of drought stress effects in sunflower seedlings by the exopolysaccharides producing *Pseudomonas putida* strain GAP-P45. **Biology and Fertility of Soils**, v. 46, n. 1, p. 17-26, Nov. 2009. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00374-009-0401-z>.
- SARMA, R. K.; SAIKIA, R. Alleviation of drought stress in mung bean by strain *Pseudomonas aeruginosa* GGRJ21. **Plant and Soil**, v. 377, n. 1/2, p. 111-126, Apr. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1981-9>.
- SCHÜßLER, A.; SCHWARZOTT, D.; WALKER, C. A new fungal phylum, the *Glomeromycota*, phylogeny and evolution. **Mycological Research**, v. 105, n. 12, p. 1413-1421, Dec. 2001. <https://doi.org/10.1017/S0953756201005196>.
- SERRAJ, R.; SINCLAIR, T. R. Osmolyte accumulation: Can it really help increase crop yield under drought conditions? **Plant, Cell and Environment**, v. 25, n. 2, p. 333-341, Feb. 2002. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00754.x>.
- SHAHAROONA, B.; ARSHAD, M.; ZAHIR, Z. A. Effect of plant growth promoting rhizobacteria containing ACCdeaminase on maize (*Zea mays* L.) growth under axenic conditions and on nodulation in mung bean (*Vigna radiata* L.). **Letters in Applied Microbiology**, v. 42, n. 2, p. 155-159, Feb. 2006. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1472-765X.2005.01827.x>.
- SIDDIKEE, M. A.; GLICK, B. R.; CHAUHAN, P. S.; YIM, W. J.; SA, T. Enhancement of growth and salt tolerance of red pepper seedlings (*Capsicum annuum* L.) by regulating stress ethylene synthesis with halotolerant bacteria containing 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid deaminase activity. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 49, n. 4, p. 427-434, Apr. 2011. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2011.01.015>.

SIMOVA-STOILLOVA, L.; DEMIREVSKA, K.; PETROVA, T.; TSENOV, N.; FELLER, U. Antioxidative protection in wheat varieties under severe recoverable drought at seedling stage. **Plant, Soil and Environment**, v. 54, n. 12, p. 529-536, 2008. DOI: <https://doi.org/10.17221/427-PSE>.

SINGH, A.; CHAUHAN, P. S. Ecological significance of soil-associated plant growth-promoting biofilm-forming microbes for stress management. In: AHMAD, I.; HUSAIN, F. M. (ed.). **Biofilms in plant and soil health**. Hoboken: J. Wiley, 2017. p. 291-326. DOI: <https://doi.org/10.1002/9781119246329.ch16>.

SINGH, P.; TIWARI, A.; SINGH, S. P.; ASTHANA, R. K. Desiccation induced changes in osmolytes production and the antioxidative defense in the cyanobacterium *Anabaena* sp. PCC 7120. **Physiology and Molecular Biology of Plants**, v. 19, n. 1, p. 61-68, Jan. 2013. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12298-012-0145-3>.

SINGH, S. A review on possible elicitor molecules of cyanobacteria: Their role in improving plant growth and providing tolerance against biotic or abiotic stress. **Journal of Applied Microbiology**, v. 117, n. 5, p. 1221-1244, Nov. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1111/jam.12612>.

SINHA, S.; MUKHERJEE, S. K. Cadmium-induced siderophore production by a high Cd-resistant bacterial strain relieved Cd toxicity in plants through root colonization. **Current Microbiology**, v. 56, n. 1, p. 55-60, Jan. 2008. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00284-007-9038-z>.

SMITH, S. E.; READ, D. J. **Mycorrhizal symbiosis**. 3rd ed. New York: Academic Press, 2008. 800 p.

SOUZA, R.; AMBROSINI, A.; PASSAGLIA, L. M. P. Plant growth-promoting bacteria as inoculants in agricultural soils. **Genetics and Molecular Biology**, v. 38, n. 4, p. 401-419, Oct./Dec. 2015. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1415-475738420150053>.

SPANN, T. M.; LITTLE, H. A. Applications of a commercial extract of the brown seaweed *Ascophyllum nodosum* increases drought tolerance in container-grown "Hamlin" sweet orange nursery trees. **Horticultural Science**, v. 46, n. 4, p. 577-582, Apr. 2011. DOI: <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.46.4.577>.

SPERANDIO, E. M.; VALE, H. M. M.; REIS, M. S.; CÔRTEZ, M. V. C. B.; LANNA, A. C.; FILIPPI, M. C. C. Evaluation of rhizobacteria in upland rice in Brazil: growth promotion and interaction of induced defense responses against leaf blast (*Magnaporthe oryzae*). **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 39, n. 12, p. 1-11, Dec. 2017. Article 259. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11738-017-2547-x>.

STROEHER, U. **Plant growth promoting microbes**. Disponível em: <https://neutrog.com.au/2020/09/09/plant-growth-promoting-microbes/>. Acesso em: 24 nov. 2020.

SUBRAMANIAN, P.; KIM, K.; KRISHNAMOORTHY, R.; MAGESWARI, A.; SELVAKUMAR, G.; SA, T. Cold stress tolerance in psychrotolerant soil bacteria and their conferred chilling resistance in tomato (*Solanum Lycopersicum* Mill.) under low temperatures. **PLOS ONE**, v. 11, n. 8, e0161592, Aug. 2016. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0161592>.

SUKWEENADHI, J.; KIM, Y. J.; CHOI, E. S.; KOH, S. C.; LEE, S. W.; KIM, Y. J.; YANG, D. C. *Paenibacillus yonginensis* DCY84(T) induces changes in *Arabidopsis thaliana* gene expression against aluminum, drought, and salt stress. **Microbiological Research**, v. 172, p. 7-15, Mar. 2015. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2015.01.007>.

SUN, C.; JOHNSON, J. M.; CAI, D.; SHERAMETI, I.; OELMÜLLER, R.; LOU, B. *Piriformospora indica* confers drought tolerance in Chinese cabbage leaves by stimulating antioxidant enzymes, the expression of drought-related genes and the plastid-localized CAS protein. **Journal of Plant Physiology**, v. 167, n. 12, p. 1009-1017, Aug. 2010. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2010.02.013>.

SUTHERLAND, I. W. Biosynthesis of microbial exopolysaccharides. **Advances in Microbial Physiology**, v. 23, p. 79-150, 1982. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0065-2911\(08\)60336-7](https://doi.org/10.1016/S0065-2911(08)60336-7).

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 5. ed. Porto Alegre: Artmed, 2013. 954 p.

TANK, N.; SARAF, M. Enhancement of plant growth and decontamination of nickel-spiked soil using PGPR. **Journal of Basic Microbiology**, v. 49, n. 2, p. 195-204, Apr. 2009. DOI: <https://doi.org/10.1002/jobm.200800090>.

THAKUR, P.; KUMAR, S.; MALIK, J. A.; BERGER, J. D.; NAYYAR, H. Cold stress effects on reproductive development in grain crops: an overview. **Environmental and Experimental Botany**, v. 67, n. 3, p. 429-443, Jan. 2010. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2009.09.004>.

THEOCHARIS, A.; BORDIEC, S.; FERNANDEZ, O.; PAQUIS, S.; DHONDT-CORDELIÉ, S.; BAILLIEUL, F.; CLÉMENT, C.; BARKA, E. A. *Burkholderia phytofirmans* PsJN primes *Vitis vinifera* L. and confers a better tolerance to low nonfreezing temperatures. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, v. 25, n. 2, p. 241-249, Feb. 2012. DOI: <https://doi.org/10.1094/MPMI-05-11-0124>.

- TIMMUSK, S.; ABD EL-DAIM, I. A.; COPOLOVICI, L.; TANILAS, T.; KANNASTE, A.; BEHERS, L.; NEVO, E.; SEISENBAEVA, G.; STENSTROM, E.; NIINEMETS, U. Drought-tolerance of wheat improved by rhizosphere bacteria from harsh environments: Enhanced biomass production and reduced emissions of stress volatiles. **PLOS ONE**, v. 9, n. 5, e96086, May 2014. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0096086>.
- TIMMUSK, S.; WAGNER, E. G. H. The plant-growth-promoting rhizobacterium *Paenibacillus polymyxa* induces changes in *Arabidopsis thaliana* gene expression: a possible connection between biotic and abiotic stress responses. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, v. 12, n. 11, p. 951-959, Nov. 1999. DOI: <https://doi.org/10.1094/MPMI.1999.12.11.951>.
- TSONEV, T.; LIDON, F. J. C. Zinc in plants - an overview. **Emirates Journal of Food and Agriculture**, v. 24, n. 4, p. 322-333, Aug. 2012.
- VAN DER HEIJDEN, M. G. A.; MARTIN, F. M.; SELOSSE, M. A.; SANDERS, I. R. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. **New Phytologist**, v. 205, p. 1406-1423, Mar. 2015. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.13288>.
- VARDHARAJULA, S.; ALI, S. Z.; GROVER, M.; REDDY, G.; BANDI, V. Drought-tolerant plant growth promoting *Bacillus* spp: effect on growth osmolytes, and antioxidant status of maize under drought stress. **Journal of Plant Interactions**, v. 6, n. 1, p. 1-14, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1080/17429145.2010.535178>.
- VEZZA, M. E.; LLANES, A.; TRAVAGLIA, C.; AGOSTINI, E.; TALANO, M. A. Arsenic stress effects on root water absorption in soybean plants: physiological and morphological aspects. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 123, p. 8-17, Feb. 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.11.020>.
- VITOUSEK, P. M.; MOONEY, H. A.; LUBCHENCO, J.; MELILLO, J. M. Human domination of Earth's ecosystems. **Science**, v. 277, n. 5325, p. 494-499, July 1997. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.277.5325.494>.
- VORASOOT, N.; SONGSRI, P.; AKKASAENG, C.; JOGLOY, S.; PATANOTHAI, A. Effect of water stress on yield and agronomic characters of peanut (*Arachis hypogaea* L.). **Songklanakarin Journal of Science and Technology**, v. 25, n. 3, p. 283-288, May/June 2003.
- VURUKONDA, S. S. K. P.; VARDHARAJULA, S.; SHRIVASTAVA, M.; SKZ, A. Enhancement of drought stress tolerance in crops by plant growth promoting rhizobacteria. **Microbiological Research**, v. 184, p. 13-24, Mar. 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2015.12.003>.
- WANG, C. J.; YANG, W.; WANG, C.; GU, C.; NIU, D. D.; LIU, H. X.; WANG, Y. P.; GUO, J. H. Induction of drought tolerance in cucumber plants by a consortium of three plant growth-promoting rhizobacterium strains. **PLOS ONE**, v. 7, n. 12, e52565, Dec. 2012. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052565>.
- XU, C.; LESKOVAR, D. I. Effects of *A. nodosum* seaweed extracts on spinach growth, physiology and nutrition value under drought stress. **Scientia Horticulturae**, v. 183, p. 39-47, Feb. 2015. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.12.004>.
- YANG, J.; KLOEPPER, J. W.; RYU, C. M. Rhizosphere bacteria help plants tolerate abiotic stress. **Trends in Plant Science**, v. 14, n. 1, p. 1-4, Jan. 2009. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.10.004>.
- ZHANG, F.; DASHTI, N.; HYNES, R. K.; SMITH, D. L. Plant growth promoting rhizobacteria and soybean [*Glycine max* (L.) Merr] growth and physiology at suboptimal root zone temperatures. **Annals of Botany**, v. 79, n. 3, p. 243-249, Mar. 1997. DOI: <https://doi.org/10.1006/anbo.1996.0332>.
- ZHANG, H.; MURZELLO, C.; SUN, Y.; KIM, M. S.; XIE, X.; JETER, R. M.; ZAK, J. C.; DOWD, S. E.; PARÉ, P. W. Choline and osmotic-stress tolerance induced in *Arabidopsis* by the soil microbe *Bacillus subtilis* (GB03). **Molecular Plant-Microbe Interactions**, v. 23, n. 8, p. 1097-1104, Aug. 2010. DOI: <https://doi.org/10.1094/MPMI-23-8-1097>.
- ZHOU, S.; HU, W.; DENG, X.; MA, Z.; CHEN, L.; HUANG, C.; WANG, C.; WANG, J.; HE, Y.; YANG, G.; HE, G. Overexpression of wheat aquaporin gene, TaAQP7 enhances drought tolerance in transgenic tobacco. **PLOS ONE**, v. 7, n. 12, e52439, Dec. 2012. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052439>.
- ZOLLA, G.; BAKKER, M. G.; BADRI, D. V.; CHAPARRO, J. M.; SHEFLIN, A. M.; MANTER, D. K.; VIVANCO, J. Understanding root-microbiome interactions. In: BRUIJN, F. J. de (ed.). **Molecular microbial ecology of the rhizosphere**. Hoboken: J. Wiley, 2013. v. 2, p. 745-754. DOI: <https://doi.org/10.1002/9781118297674.ch70>.



Arroz e Feijão