

Santo Antônio de Goiás, GO / Junho, 2025

Como os microrganismos benéficos auxiliam as plantas durante períodos de seca?

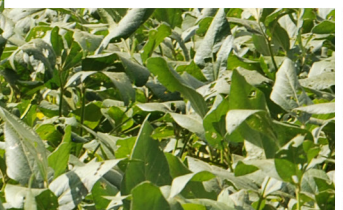
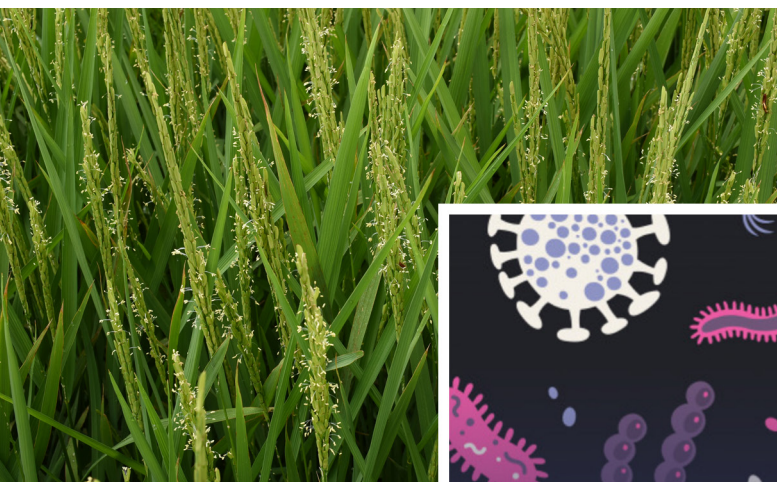
OBJETIVOS DE DESENVOLVIMENTO SUSTENTÁVEL



OBJETIVOS DE DESENVOLVIMENTO SUSTENTÁVEL



OBJETIVOS DE DESENVOLVIMENTO SUSTENTÁVEL



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

ISSN 1516-7518 / e-ISSN 1678-9644

Documentos 324

Junho, 2025

**Como os microrganismos benéficos auxiliam
as plantas durante períodos de seca?**

*Anna Cristina Lanna
Marta Cristina Corsi di Filippi*

***Embrapa Arroz e Feijão
Santo Antônio de Goiás, GO
2025***

Embrapa Arroz e Feijão
Rod. GO-462, Km 12, Zona Rural
Caixa Postal 179
75375-000 Santo Antônio de Goiás, GO
www.embrapa.br/arroz-e-feijao
www.embrapa.br/fale-conosco/sac

Comitê Local de Publicações
Presidente
Isaac Leandro de Almeida
Membros
Ana Lúcia Delalibera de Faria
Luís Fernando Stone
Newton Cavalcanti de Noronha Júnior
Tereza Cristina de Oliveira Borba

Edição executiva
Tereza Cristina de Oliveira Borba
Revisão de texto
Anna Cristina Lanna
Normalização bibliográfica
Ana Lúcia Delalibera de Faria (CRB-1/324)
Projeto gráfico
Leandro Sousa Fazio
Diagramação
Fabiano Severino
Fotos da capa
Sebastião José de Araújo
Banco de imagens da Embrapa

Publicação digital: PDF

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

Lanna, Anna Cristina.

Como os microrganismos benéficos auxiliam as plantas durante períodos de seca? /
Anna Cristina Lanna, Marta Cristina Corsi de Filippi. – Santo Antônio de Goiás : Embrapa
Arroz e Feijão, 2025.

PDF (27 p.) : il. color. – (Documentos / Embrapa Arroz e Feijão, e-ISSN 1678-9644 ;
324)

1. Rizobactéria. 2. Estresse de seca. 3. Enzima. 4. Metabolismo antioxidativo. 5.
Biofilmes. I. Filippi, Marta Cristina Corsi de. II. Título. III. Série.

CDD (21. ed.) 579.29163

Ana Lúcia Delalibera de Faria (CRB-1/324)

© 2025 Embrapa

Autores

Anna Cristina Lanna

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

Marta Cristina Corsi di Filippi

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

Apresentação

Os elevados custos associados aos estresses abióticos na agricultura representam um desafio significativo para a sustentabilidade e a produtividade agrícola global. Nesse contexto, entidades públicas e privadas, em âmbito mundial, buscam implementar abordagens sólidas, acessíveis e ecologicamente corretas para mitigar os impactos negativos desses estresses, promovendo sistemas de produção mais resilientes e adaptados às adversidades ambientais. Dentro dessa ótica, a implementação de práticas agropecuárias sustentáveis para impulsionar a produção de alimentos, fibras e biocombustíveis, sob adversidades ambientais mais graves devido às mudanças climáticas globais, tornou-se um aspecto de fundamental importância para a comunidade técnico-científica.

Uma solução inovadora e promissora é o uso de microrganismos benéficos multifuncionais, que promovem o crescimento das plantas e as ajudam a enfrentar condições adversas, como a seca — um dos maiores desafios para a produção agrícola global. A crescente adoção de produtos à base desses

microrganismos reflete os avanços científicos no entendimento de suas capacidades em mitigar os danos causados por estresses únicos, como a limitação hídrica, ou por múltiplos fatores adversos.

Este documento aborda os mecanismos pelos quais microrganismos benéficos, com destaque para as rizobactérias promotoras de crescimento de plantas (RPCPs), conferem tolerância ao estresse hídrico. Entre esses mecanismos estão: alterações na atividade fitormonal, síntese de ácido 1-carboxílico-1-aminociclopropano deaminase (ACCd), acúmulo de osmólitos, produção de exopolissacarídeos (biofilmes) e compostos orgânicos voláteis (mCOVs), aumento da síntese e atividade de enzimas antioxidativas e indução de genes responsivos à seca.

Portanto, a prospecção, seleção e uso de microrganismos benéficos multifuncionais representam uma abordagem inovadora para fortalecer a resiliência dos sistemas de produção agrícola, promovendo maior sustentabilidade e eficiência no enfrentamento das adversidades climáticas.

Elcio Perpetuo Guimarães
Chefe-Geral da Embrapa Arroz e Feijão

Sumário

Introdução	9
Seca	10
Rizobactérias mitigadoras do estresse de seca	11
Mudança na atividade fitormonal	12
Produção da enzima ACC deaminase (ACCd)	14
Acúmulo de osmólitos	15
Exopolissacarídeos (EPS) e biofilme	15
Compostos orgânicos voláteis (COVs)	17
Metabolismo antioxidativo	17
Indução de genes responsivos ao estresse de seca	18
Conclusão	19
Referências	19

Introdução

Avanços tecnológicos na área agrícola, como desenvolvimento convencional e/ou biotecnológico de genótipos mais tolerantes à deficiência hídrica, melhores práticas de manejo relacionadas à época de semeadura, população de plantas e manejo do solo e nutrientes, auxiliaram direta e/ou indiretamente a redução de perdas de produtividade das espécies vegetais de interesse econômico, constantemente, submetidas aos estresses abióticos. Ao mesmo tempo, em décadas mais recentes, estabeleceram-se métodos modernos e mais eficazes de irrigação, uso de cobertura vegetal e osmoprotetores, sistema de integração lavoura/pecuária/floresta e plantas inoculadas com microrganismos benéficos multifuncionais com o objetivo de potencializar a tolerância das plantas aos períodos de baixa disponibilidade de água no solo e na atmosfera (Seleiman et al., 2021).

Microrganismos associados às plantas podem tanto aumentar a tolerância das plantas aos estresses abióticos, como seca, salinidade e desequilíbrio de pH (Martins et al., 2013, 2018b; Goswami; Deka, 2020), quanto induzir o fortalecimento do sistema de defesa natural e a promoção de crescimento das plantas (Kim et al., 2012; Farrar et al., 2014). O mundo microbiano constitui o sistema de suporte da vida na biosfera, cuja estimativa é de 10^9 - 10^{11} células microbianas por grama de solo fértil (Berg et al., 2016). Os microrganismos possuem papel fundamental na ciclagem de carbono e nutrientes, na saúde animal e vegetal, na agricultura e, portanto, na teia alimentar global. Eles vivem em todos os ambientes da Terra que são ocupados por organismos macroscópicos, e são as únicas formas de vida em ambientes “extremos” (Cavicchioli et al., 2019). Os microrganismos associados às plantas mais estudados são rizobactérias promotoras de crescimento de plantas (RPCPs) (Ngumbi; Kloepper, 2016; Martins et al., 2018a; Ullah et al., 2019), fungos micorrízicos (Quiroga et al., 2017; Zhang et al., 2017; Diagne et al., 2020) e vírus (Xu et al., 2008; Dastogeer et al., 2018).

Microrganismos benéficos, quer sejam endofíticos, definidos por Wilson (1995) como fungos ou bactérias que habitam os tecidos de plantas vivas causando infecções assintomáticas; quer sejam rizosféricos, definidos por Sachdev e Singh (2018) como microrganismos

que habitam o entorno das raízes das plantas, região com abundância de nutrientes, quando associados às plantas cultivadas em solos degradados, solos sódicos e inférteis são fontes de tolerância ao estresse e, por isso, ajudam as plantas no enfrentamento a tais adversidades (Kaushik; Subhashini, 1985; Belimov et al., 2001; Barka et al., 2006; Rodríguez et al., 2008; Yang et al., 2009; Singh et al., 2013; Bonatelli et al., 2021). Portanto, sabe-se que é estratégico pesquisar o microbioma (conjunto de microrganismos como fungos, bactérias e vírus) do agroecossistema com o objetivo de entender os processos ecológicos que operam durante períodos de seca e, com isso, possibilitar a prospecção de subconjuntos de táxons microbianos tolerantes à seca. Poudel et al. (2021) ressaltaram que todo perfil do core microbiano (composição e função) e caracterização de exsudatos radiculares de plantas sujeitas à baixa disponibilidade de água no solo são necessários para entender as relações entre variáveis ambientais, plantas e microrganismos.

Além disso, as tecnologias microbianas fornecem soluções práticas para alcançar três dos 17 Objetivos de Desenvolvimento Sustentável (ODS), estabelecidos pela Organização das Nações Unidas (ONU) (United Nations, 2015). Este documento está alinhado aos ODS 2: Fome zero e agricultura sustentável, cuja meta a ser alcançada é a **2.4** “Até 2030, garantir sistemas sustentáveis de produção de alimentos e implementar práticas agrícolas resilientes, que aumentem a produtividade e a produção, que ajudem a manter os ecossistemas, que fortaleçam a capacidade de adaptação às mudanças climáticas, às condições meteorológicas extremas, secas, inundações e outros desastres, e que melhorem progressivamente a qualidade da terra e do solo”; **12**: Consumo e Produção Responsáveis, cuja meta a ser alcançada é a **12.a** “apoiar países em desenvolvimento para que fortaleçam suas capacidades científicas e tecnológicas rumo à padrões mais sustentáveis de produção e consumo” e **13**: Ação contra a mudança global do clima, cuja meta a ser alcançada é a **13.1** “Reforçar a resiliência e a capacidade de adaptação a riscos relacionados ao clima e às catástrofes naturais em todos os países”.

Neste documento, a ênfase será dada às rizobactérias mitigadoras do estresse de seca, com foco em seus mecanismos de ação por meio dos quais as plantas aumentam sua tolerância à deficiência hídrica.

Seca

A seca é uma limitação ambiental para a agricultura e continua a ter impactos negativos significativos tanto nos países desenvolvidos quanto nos países em desenvolvimento (Poudel et al., 2021). Esse problema é agravado pelas mudanças climáticas, resultando no aumento da incidência e gravidade dos períodos de baixa disponibilidade de água no solo em muitas regiões e, consequentemente, na redução da produção de alimentos (Lobell; Gourdj, 2012; Lesk et al., 2016). Nos últimos 35 anos, o estresse de seca reduziu a produtividade globalmente em culturas básicas como trigo (*Triticum aestivum*), arroz de terras altas (*Oryza sativa*) e milho (*Zea mays*) em até 40% (Heinemann et al., 2015; Daryanto et al., 2016).

A seca afeta o potencial e o turgor de água na planta, interferindo nas funções vitais como alterações nas características bioquímicas e morfofisiológicas do metabolismo primário das plantas (Seleiman et al., 2021). Sob condições de deficiência hídrica, muitas enzimas que participam da fotossíntese, como ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), fosfoenolpiruvato carboxilase (PEPCase), NADP-enzima málica (NADP-EM), frutose-1,6-bisfosfatase (FBPase) e piruvato orotofosfato diquinase (PPDK), apresentam redução em suas atividades (Ashraf; Harris, 2013; Hemantaranjan, 2018). Em consequência disso, há decréscimo na taxa de assimilação de CO_2 , mau funcionamento do aparato fotossintético e degradação de pigmentos, comprometendo as diferentes fases da fotossíntese (Kerry et al., 2018). Outras enzimas relacionadas à absorção, translocação e

metabolismo de nutrientes também são afetadas pela seca, como a enzima nitrato redutase (NR), o que resulta na menor captação do ânion nitrato (NO_3^-) da solução do solo (Kapoor et al., 2020). Outros nutrientes solúveis na solução do solo, como enxofre (sulfato), cálcio, magnésio e silício, também têm suas taxas de absorção e eficiência de uso comprometidas com a seca devido à redução na taxa transpiratória das plantas (Selvakumar et al., 2012). Além disso, a seca induz a produção acentuada de espécies reativas de oxigênio (EROs), como peróxido de hidrogênio e radicais livres (superóxido e hidroxila, por exemplo), culminando no estresse oxidativo celular. As EROs podem causar danos às plantas por provocar a peroxidação lipídica (como a deterioração de membranas celulares) e degradação de biomoléculas, como proteínas e ácidos nucleicos (Silva et al., 2013).

Durante enfrentamento da seca, a planta ativa mecanismos como inibição da expansão foliar, abscisão foliar, expansão das raízes para zonas mais profundas e úmidas do solo e fechamento estomático (Taiz et al., 2017). Adicionalmente, a planta aumenta a quantidade de compostos osmoprotetores (açúcares, aminoácidos, polióis, alcaloides e íons) que contribuem para crescimento das raízes e osmolaridade celular, manutenção da taxa fotossintética e atraso da senescência foliar (Fang; Xiong, 2015), além de aumentar a síntese de xiloglucanas, expansinas, pectinas, lignina e suberina para ajudar no fortalecimento da parede celular e manutenção do turgor da célula (Le Gall et al., 2015) (Figura 1).

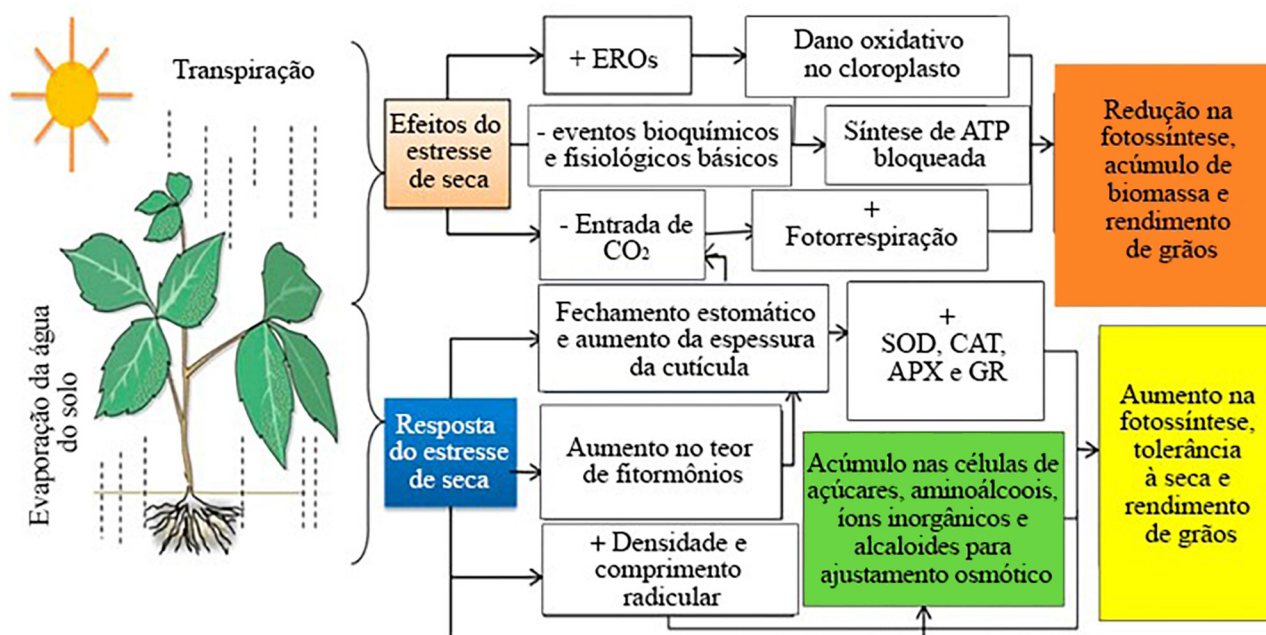


Figura 1. Efeitos adversos e adaptação das plantas ao estresse de seca. Fonte: Adaptado de Seleiman et al. (2021).

Como aliadas aos processos naturais de tolerância das plantas ao estresse de seca, muitas técnicas como a irrigação com economia de água e o desenvolvimento de cultivares mais tolerantes foram aprimorados para evitar reduções drásticas de produtividade na agricultura (Eisenstein, 2013). Mais recentemente, o setor agrícola tem aplicado bioinsumos (microrganismos benéficos multifuncionais) para auxiliar as plantas no enfrentamento aos estresses abióticos e, com isso, manter a produtividade das espécies de interesse agrônomo, com o objetivo de estabelecer uma agricultura intensiva sustentável (Xu et al., 2008; Martins et al., 2014, 2018b; Nadeem et al., 2014). Pesquisa conduzida por Bonatelli et al. (2021) revelou o potencial de bactérias associadas às plantas nativas da Caatinga e do Cerrado, biomas caracterizados por ambientes sazonalmente secos, com distribuição desigual de chuva ao longo do ano, em auxiliar as plantas no enfrentamento à deficiência hídrica (Alvares et al., 2013). Este estudo mostrou que prospectar tais microrganismos nessas regiões é uma estratégia essencial para descobrir/identificar bactérias que toleram e mitigam os efeitos dos estresses abióticos, comumente, presentes nesses biomas. E como, normalmente, essas bactérias também apresentam características que estimulam o crescimento vegetal, como mobilização/disponibilização de nutrientes

insolúveis na solução do solo e produção de fitormônios, a exploração sustentável dessas fontes naturais pode sustentar a produtividade agrícola em um cenário futuro de alteração do clima e aumento de terras áridas.

Rizobactérias mitigadoras do estresse de seca

A Figura 2 mostra os principais seres microscópicos mitigadores do estresse de seca, sendo as rizobactérias a ênfase dessa revisão.

Associações mutualísticas entre plantas e comunidades bacterianas do solo são muito comuns (Naylor; Coleman-Derr, 2018) e envolvem rizobactérias (bactérias presentes na rizosfera) e endofíticos bacterianos no interior da raiz e/ou da parte aérea (Berg et al., 2014). Uma grande diversidade de rizobactérias, incluindo *Pseudomonas*, *Azospirillum*, *Actinobacter*, *Klebsiella*, *Alcaligenes*, *Artrobacter*, *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Bacillus*, *Beijerinckia*, *Burkholderia*, *Enterobacter*, *Erwinia*, *Flavobacterium*, *Rhizobium* e *Serratia*, tem sido relatada intensificar o crescimento vegetal e a tolerância ao estresse de seca (Kloepper et al., 1989; Okon; Labandera-Gonzalez, 1994; Glick, 1995; Liu et al., 2013; Costa et al., 2023). Em 2022, Kour e Yadav

Mitigadores do estresse de seca

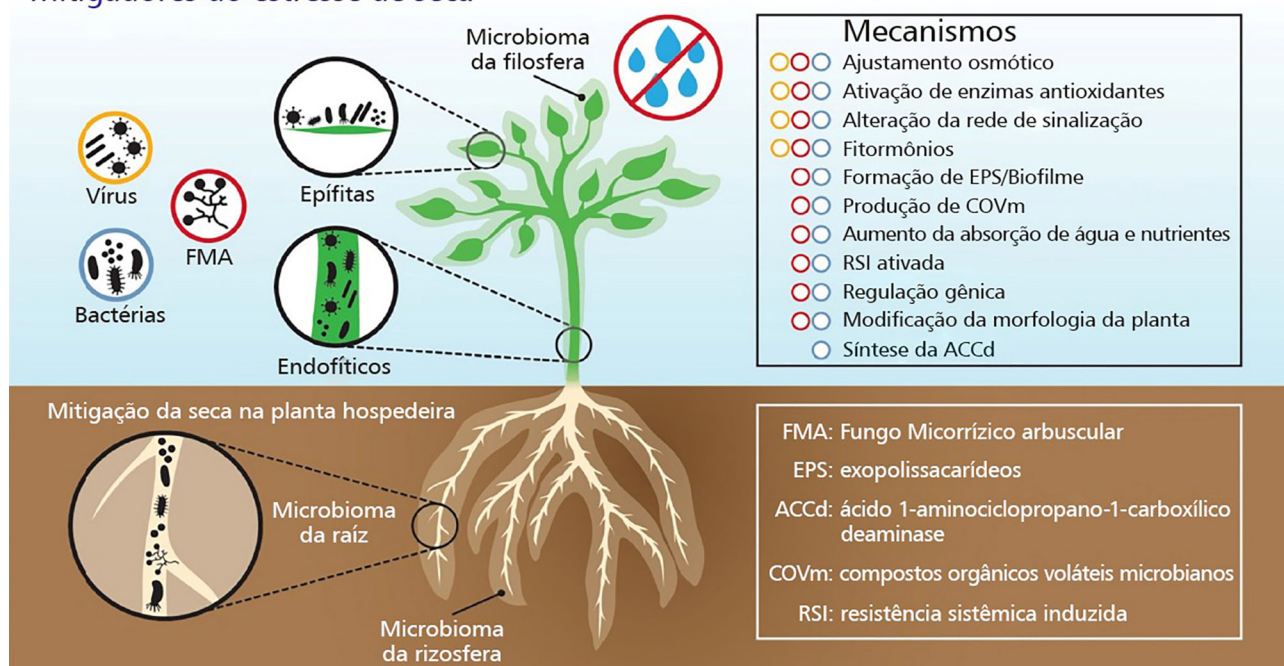


Figura 2. Mecanismos mitigadores do estresse de seca utilizados pelos microrganismos benéficos. Bactérias, fungos e vírus são membros do microbioma da planta que vivem em diferentes locais: rizosfera, superfície dos tecidos (epífitas) e/ou dentro dos tecidos vegetais (endofíticos).

Fonte: Adaptado de Poudel et al. (2021).

(2022) descreveram o perfil filogenético de microrganismos tolerantes à deficiência hídrica e revelaram que o filo dominante das bactérias adaptáveis à seca é *Proteobacteria* com 31 espécies. Entre estas, 16 espécies pertencem ao gênero *Pseudomonas*, seguido por *Enterobacter*, *Serratia*, *Pantoea*, *Acinetobacter*, *Citrobacter*, *Azotobacter*, *Raoultella*, *Klebsiella* e *Moraxella*. O segundo filo de bactérias mais representativo, adaptáveis à seca, inclui os *Firmicutes* com 15 espécies. Dentre essas, 11 pertencem ao gênero *Bacillus* viz. *B. altitudinis*, *B. amyloliquefaciens*, *B. cereus*, *B. licheniformis*, *B. methylotrophicus*, *B. muralis*, *B. pumilus*, *B. safensis*, *B. simplex*, *B. subtilis* e *B. thuringiensis*. Outro filo de bactérias adaptativas à seca inclui *Actinobacteria*, que consiste em 13 espécies. Entre essas, cinco espécies pertencem ao gênero *Streptomyces* que incluiu *S. chartreusis*, *S. coelicolor*, *S. geysiriensis*, *S. laurentii* e *S. olivaceus*. Alguns fungos adaptativos à seca também foram observados pertencentes aos gêneros *Ascomycota* e *Mucoromycota* (Figura 3).

No que tange ao impacto da seca nas plantas, as rizobactérias benéficas possuem vários mecanismos bioquímicos, os quais incluem: mudanças na atividade fitormonal, síntese da enzima ácido 1-carboxílico-1-aminociclopropano deaminase (ACCd) para reduzir o nível de etileno nas raízes das plantas em desenvolvimento, acúmulo de osmólitos, produção de biofilme/exopolissacarídeos (EPS) e compostos orgânicos voláteis microbianos (mCOVs), aumento da taxa de síntese/atividade de enzimas antioxidativas (defesa antioxidativa) e indução de genes responsivos ao estresse de seca (Beneduzi et al., 2012; Timmusk et al., 2013).

Mudança na atividade fitormonal

A fisiologia das plantas é regulada pela ação de vários fitormônios diferentes, incluindo auxinas, como o ácido indol-3-acético (AIA), ácido abscísico (ABA), giberelinas (GA), citocininas (CK), ácido salicílico (AS), ácido jasmônico (AJ), brassinosteróide

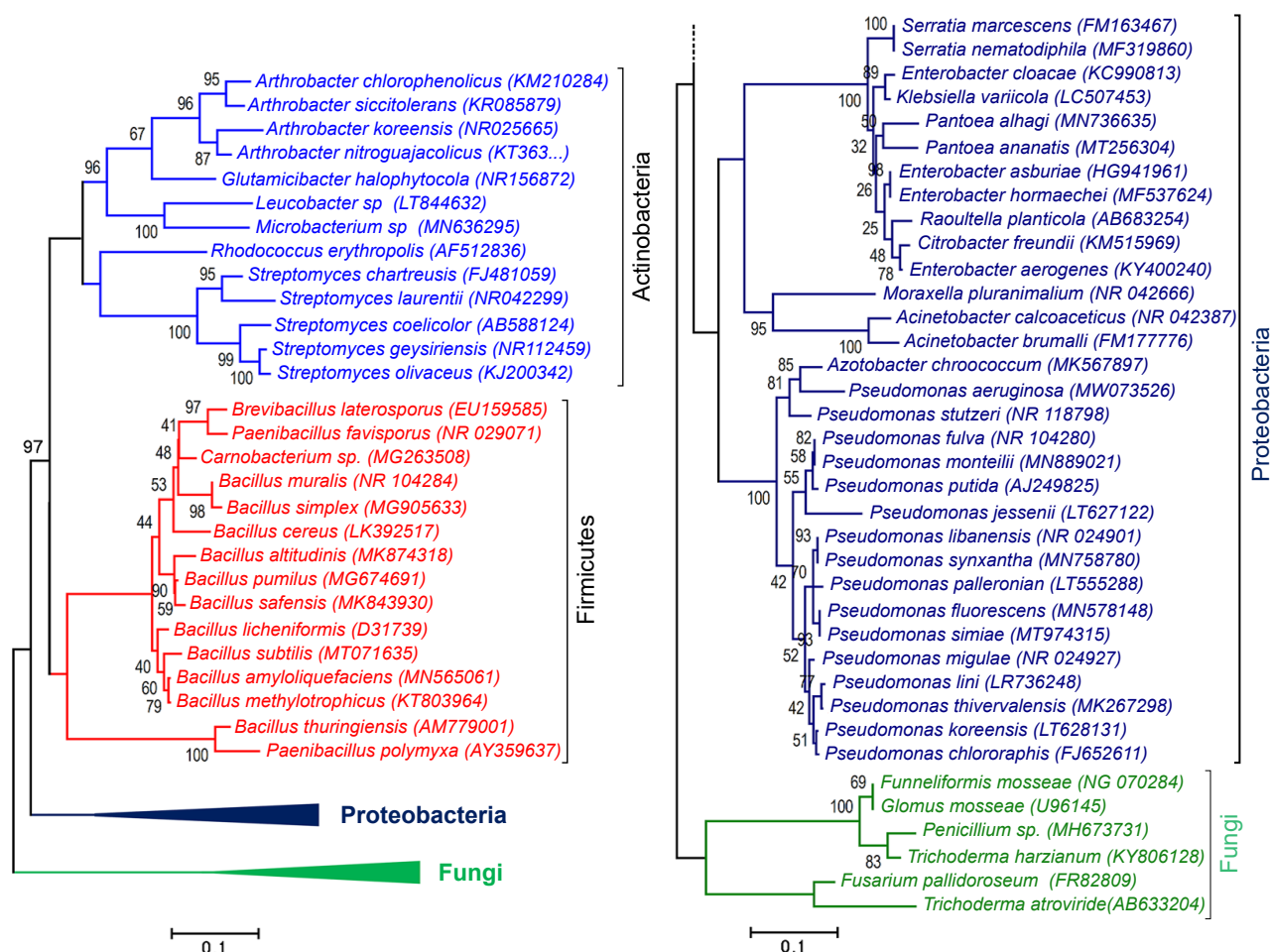


Figura 3. Árvore filogenética dos diferentes filos de microrganismos com características de se adaptar à seca, isolados de diferentes hospedeiros.

Fonte: Adaptado de Kour e Yadav (2022).

e etileno. Curiosamente, muitas RPCPs podem também sintetizar ou degradar, no todo ou em parte, alguns desses fitormônios que são metabólitos promotores do crescimento de plantas (Egamberdieva et al., 2017; Jochum et al., 2019; Namwonga et al., 2019; Orozco-Mosqueda et al., 2023). Portanto, essas substâncias podem ajudar as plantas no enfrentamento dos estresses abióticos como a seca por intensificar sua tolerância, além de desempenhar papel crucial no seu crescimento e desenvolvimento (Cassán et al., 2014; Porcel et al., 2014).

O aumento no teor de auxinas (AIA) (produção pelas plantas e pelos microrganismos) intensifica a tolerância das plantas ao estresse de seca devido, principalmente, ao aumento do crescimento radicular e/ou modificação da arquitetura da raiz (aumento do número de ramificações e pelos) (Contesto et al., 2010; Vacheron et al., 2013; Cassán et al., 2014). Para a biossíntese de auxinas, as vias dependentes do aminoácido triptofano são comumente encontradas nos microrganismos, os quais produzem como principais auxinas o ácido indol-3-acetamida (AIAM), ácido indol-3-acetaldoxíma (AIAQx), triptamina (TAM) e ácido indol-3-pirúvico (IPA) (Su et al., 2011). Diversos estudos têm demonstrado o papel da auxina no desencadeamento das vias de sinalização após exposição da planta ao estresse de seca. Molina-Favero et al. (2008) relataram que plantas de tomate (*Solanum lycopersicum* Mill.), inoculadas com *Azospirillum brasilense* Sp245, apresentaram aumento no teor de óxido nítrico, uma molécula gasosa que participa da via de sinalização na biossíntese de auxina e, constataram aumento de sua concentração que, por sua vez, estimulou a formação de raízes laterais e adventícias nas plantas. Plântulas de trigo (*Triticum aestivum* L.) co-inoculadas com *Rhizobium leguminosarum* (LR-30), *Mesorhizobium ciceri* (CR-30 e CR-39) e *Rhizobium phaseoli* (MR-2) (rizobactérias produtoras de auxinas), apresentaram aumento no crescimento radicular, biomassa de parte aérea e índice de tolerância à seca, quando crescidas em meio contendo PEG-6000 (Hussain et al., 2014). Plântulas de trigo, inoculadas com *Azospirillum brasilense* Sp245 e cultivadas em meio contendo PEG-8000, apresentaram vasos xilemáticos mais largos e maior potencial hídrico nos coleótilos. Essas modificações morfológicas foram associadas à regulação positiva do gene indol-3-piruvato descarboxilase, que intensificou a síntese de AIA em *Azospirillum* (Pereyra et al., 2012). Plantas de trigo (*Triticum aestivum* L.) inoculadas com *Bacillus amyloliquefaciens* S-134, produtora das auxinas ácido indol-3-acético (AIA), ácido indol-3-lático (AIL) e ácido indol-3-carboxílico (AIC),

apresentaram aumento do crescimento das raízes e do comprimento da parte aérea, quando crescidas em vaso com solo contendo apenas 10% de sua capacidade de campo (Raheem et al., 2018).

Outro hormônio que ajuda a planta a ser mais resiliente sob estresse de seca é o ácido abscísico (ABA), uma vez que atua em várias frentes: modificação da arquitetura radicular, indução de aumento na condutividade hidráulica das raízes (Sah et al., 2016; Egamberdieva et al., 2017), regulação positiva das atividades antioxidantes, além do acúmulo de osmólitos compatíveis que mantêm alto teor relativo de água nas células. Bresson et al. (2013) relataram que *Phyllobacterium bassiacerarum* STM196, isolada da rizosfera de colza (*Brassica napus*), intensificou a tolerância ao estresse osmótico em plantas de *Arabidopsis* devido ao aumento no teor de ABA e, conseqüentemente, decréscimo da taxa transpiratória foliar acompanhado de aumento da eficiência no uso da água; além da alteração na transição do desenvolvimento vegetativo para o reprodutivo. Guajardo et al. (2016) demonstraram que uma das algas mais tolerantes à dessecação, *Pyropia orbicularis*, produz alto teor de ABA para regular a ativação das enzimas antioxidantes (ascorbato peroxidase, APX; catalase, CAT e peroxirredoxina, PRX) e atenuar os danos oriundos do estresse oxidativo nas biomoléculas.

As citocininas (CKs) têm efeito em muitos tipos diferentes de células vegetais. Elas podem modular divisão celular, germinação da semente, dominância apical, alongamento da raiz, diferenciação do xilema e cloroplasto, transição da fase vegetativa para a fase reprodutiva, desenvolvimento de flores e frutos, senescência foliar, sinalização nutricional e interação planta-patógeno (Orozco-Mosqueda et al., 2023). Palberg et al. (2022) avaliaram a produção de CKs por 46 cepas de bactérias do gênero *Methylobacterium*. Os metilotróficos são um grupo essencial de bactérias que utilizam compostos voláteis de carbono, são colonizadores prolíficos de diferentes partes da planta e desempenham um papel vital na promoção do crescimento vegetal (PGP) sob condições de estresse (Gamit; Amaresan, 2023). Surpreendentemente, a maioria dessas cepas produziu altos níveis de CKs, incluindo a forma mais ativa denominada trans-zeatina (tZ). Os autores também relataram que as cepas produziram CKs a partir de derivados de metanol reduzido no meio de cultivo (única fonte de carbono), e AIA a partir do L-triptofano. No futuro, será importante verificar o efeito que as cepas com altos níveis de produção de CKs têm sobre a interação microrganismo-planta, uma vez que vários metilotróficos bacterianos

têm sido amplamente reconhecidos como agentes promotores de crescimento, inclusive sob condições estressantes, em arroz, cana-de-açúcar, mostarda, batata, rabanete, pêssego e amendoim (Gamit; Amaresan, 2023). Outros gêneros, como *Pseudomonas*, também foram relatados como produtores de CKs (Mekureyaw et al., 2022). Neste estudo, os autores descobriram que a cepa *Pseudomonas fluorescens* G20-18, produtora de CKs, promoveu o crescimento de plantas de tomate aumentando a tolerância à seca das mesmas. Parâmetros como teor de clorofila e ABA nas folhas, atividade de diferentes enzimas do metabolismo de carboidratos e do sistema antioxidativo, além de fechamento estomático, aumentaram em plantas inoculadas, em comparação com plantas não inoculadas.

Giberelinas (GAs) estimulam a germinação de sementes, alongamento do caule, desenvolvimento do tecido meristemático, diferenciação dos órgãos florais, dormência das sementes levando à sua germinação, junto com uma interação de diferentes fatores ambientais como luz, temperatura e água. O principal local de GAs bioativas são os estames que influenciam a produção de flores masculinas e o crescimento do pedicelo (Yamaguchi, 2008; Gupta; Chakrabarty, 2013; Lee et al., 2015). Como as GAs são reguladores de crescimento vegetal, sua própria regulação deve ser finamente orquestrada sob diferentes tipos de estresse ambiental. Por exemplo, as bactérias produtoras de giberelina

Acinetobacter calcoaceticus e *Pseudomonas putida* aumentaram o crescimento de soja, crisântemo comestível, couve chinesa e pepino (Kang et al., 2009, 2014a, 2014b).

Produção da enzima ACC deaminase (ACCd)

Com suprimento de água limitado, as plantas produzem maior quantidade do composto ácido 1-carboxílico-1-aminociclopropano (ACC), que ao ser metabolizado promove o acúmulo do etileno (fitormônio), isto é, o composto ACC é o precursor imediato de etileno em plantas superiores. Esse fitormônio possui efeito inibitório sobre o crescimento das plantas, dificultando a germinação das sementes e o desenvolvimento das raízes (Gamarero; Glick, 2015). Interessantemente, certas cepas de RPCPs possuem a enzima ACC deaminase (ACCd) (Glick et al., 2007), as quais usam o composto ACC (ácido 1-carboxílico-1-aminociclopropano) para a produção de amônia e α -cetobutirato ao invés da produção de etileno. Assim, a enzima ACCd, produzida por certos microrganismos benéficos, reduz a produção de etileno e, consequentemente, promove o crescimento de plantas (Belimov et al., 2015; Chandra et al., 2019) (Figura 4). Saleem et al. (2018) relataram que plantas de mucuna (*Mucuna pruriens*) inoculada com *Enterobacter* sp. (HS9) e *Bacillus* sp. (G9), com atividade ACCd e

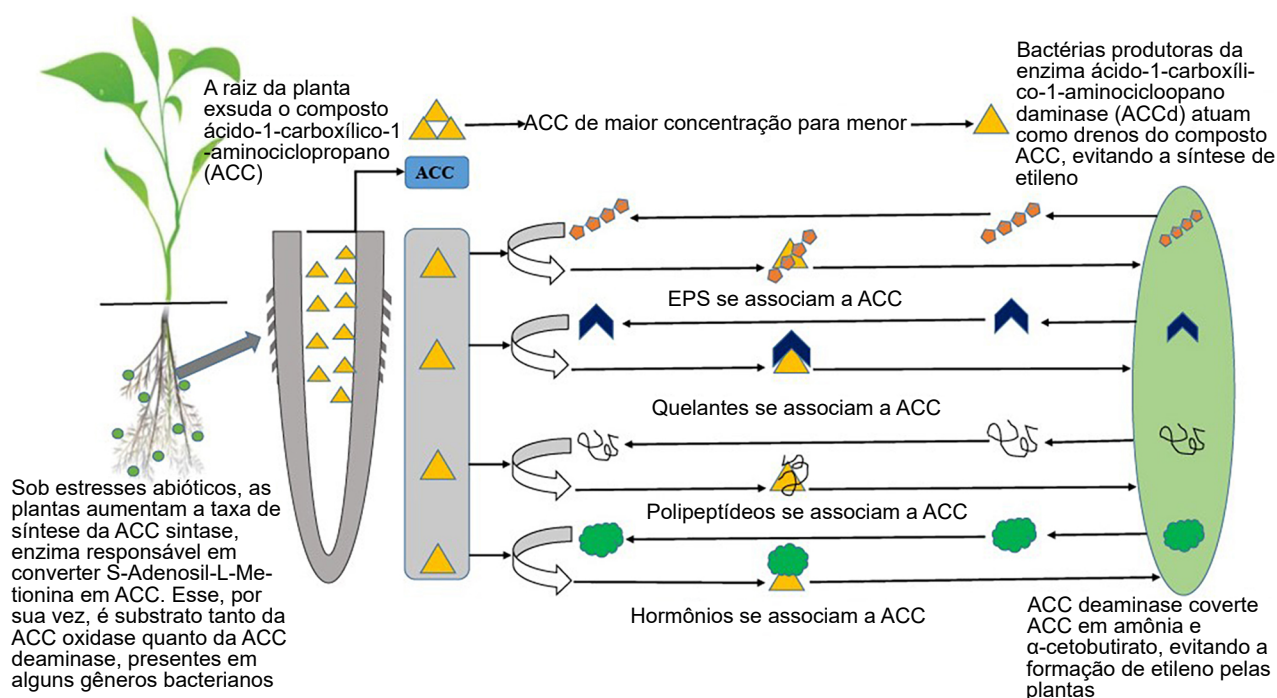


Figura 4. Representação hipotética da atuação de Rizobactérias Promotoras de Crescimento de Plantas como produtoras de ACCdeaminase.

Fonte: Adaptado de Moon e Ali (2022).

produtora de AIA, apresentaram aumento de biomassa e de emissão de isopreno (composto orgânico volátil). Niu et al. (2018) sugeriram que bactérias produtoras de ACCd e EPS (biofilme/exopolissacarídeos), associadas às plantas de milheto (*Setaria italica* L.), estimularam alta taxa de germinação de sementes e aumento no crescimento das plântulas e, portanto, amenizaram os impactos negativos do estresse de seca. Plantas de milho inoculadas com *Enterobacter cloacae* e resíduos de madeira, biochar, mostraram-se eficazes no aumento da produtividade sob estresse de seca, devido ao maior potencial de síntese da enzima ACCd, solubilização de nutrientes e produção de AIA (Danish et al., 2020). Da mesma forma, plantas de trigo inoculadas com *B. amyloliquefaciens* e *Agrobacterium fabrum* (cepas isoladas e em combinação), ambas produtoras de ACCd (Zafar-UI-Hye et al., 2019), aumentaram a produtividade quando submetidas à baixa disponibilidade de água no solo. Plântulas de grão-de-bico, variedade *Cicer arietinum*, co-inoculadas com *Bacillus* 23-B, *Pseudomonas* 6-P e *M. Ciceri*, produtoras de ACCd, aumentaram a taxa de germinação de sementes, comprimento da raiz, comprimento e massa fresca de parte aérea, sob cultivo *in vitro* com potencial osmótico de - 0,4 MPa (Sharma et al., 2013).

Acúmulo de osmólitos

As plantas aumentam a produção e/ou absorção de moléculas/íons osmoticamente ativos, como açúcares solúveis, prolina, glicina, trealose, betaína, ácidos orgânicos e íons cálcio (Ca^{2+}), potássio (K^+) e cloreto (Cl^-), em resposta a aclimação às condições de deficiência hídrica (Huang et al., 2014). Prolina, um aminoácido com grupo amino secundário denominado imino, com característica osmoprotetora, se acumula em plantas sob estresse de seca, induzindo ajustamento osmótico, eliminando radicais livres e estabilizando estruturas subcelulares (Ngumbi; Kloepper, 2016). Plantas de pepino, tratadas com o consórcio de rizobactérias *Bacillus cereus* AR156, *Bacillus subtilis* SM21 e *Serratia* sp. XY21, mostraram tolerância sistêmica contra o estresse de seca por proteger as células vegetais com o aumento no teor de prolina, manutenção da eficiência fotossintética e vigor radicular (Wang et al., 2012). Plantas de grão de bico submetidas à deficiência hídrica, co-inoculadas com *Bacillus* sp. 23-B e *Mesorhizobium ciceri*, apresentaram alto teor de prolina, alta taxa germinativa e aumento no comprimento e na biomassa de raiz e parte aérea (Sharma

et al., 2013). De forma similar, foi observado aumento da tolerância à seca em plantas de tomate tratadas com *Bacillus polymyxa*, bactéria solubilizadora de fosfato e promotora da síntese de prolina (Shintu; Jayaram, 2015). Em outras culturas como milho (Naseem; Bano, 2014), sorgo (Grover et al., 2014), batata (Gururani et al., 2013) e feijão mungo (Sarima; Saikia, 2014) também foi relatado o aumento do teor de prolina como mecanismo de tolerância à seca.

Outros mecanismos de tolerância ao estresse de seca pelas plantas, fornecido pelas rizobactérias são: (a) acúmulo de colina e glicina betaína em milho inoculado com *Klebsiella variicola* F2 (KJ465989), *Raoultella planticola* YL2 (KJ465991) e *Pseudomonas fluorescens* YX2 (KJ465990) (Gou et al., 2015); (b) acúmulo de açúcares solúveis e aminoácidos livres para promover o ajustamento osmótico em plântulas de milho inoculadas com *Azospirillum lipoferum* (Bano et al., 2013); (c) trealose, um dissacarídeo considerado xeroprotetor (substância que protege organismos vivos de danos em condições de seca extrema) que é produzido por bactérias e funciona como estabilizador de enzimas e membranas desidratadas (Yang et al., 2009) e como molécula sinal que protege a integridade da membrana celular por meio da expressão do gene trealose-6-fosfato sintase (Vilchez et al., 2016).

Exopolissacarídeos (EPS) e biofilme

Os exopolissacarídeos (EPS), componentes dos biofilmes bacterianos, fornecem proteção contra a dessecação durante o estresse de seca por aumentar a retenção de água (que pode exceder 70 g de água por grama de polissacarídeo) e regular as fontes de difusão de carbono orgânico (Flemming; Wingender, 2010; Chandra et al., 2021) (Figura 5). Os EPS são polímeros extracelulares constituídos por uma mistura complexa de diversos tipos de biomoléculas formando uma matrix estrutural contendo carboidratos, proteínas estruturais, enzimas, amino-açúcares, ácidos nucleicos, lipídeos, glicoproteínas e algumas substâncias húmicas. Os carboidratos podem estar ligado a proteínas (glicoproteínas) e lipídeos (glicolipídios) ou originarem derivados como ácido glucurônico, ácido galacturônico, ácido manurônico e ácido hiarulônico (Bhagat et al., 2021; Parada-Pinilla et al., 2021). Alguns constituintes dos EPS como succinato, piruvato, ácidos urônicos, fosfato e resíduos de sulfato, fornecem carga aniônica à matriz que captura facilmente muitos cátions como

sódio (Na) e potássio (K). Os EPS são responsáveis pela adesão, agregação e retenção de água da comunidade bacteriana, enquanto formam uma barreira protetora e são fontes de nutrientes. Além disso, as proteínas da matriz fornecem enzimas de ligação (adesinas), receptores e doadores de elétrons, e facilitam a absorção de material orgânico e inorgânico (Bouskill et al., 2016). Em plantas, os EPS podem permanecer associados à parede celular, formando um biofilme hidrofílico ao redor das raízes das plantas, ou podem ser liberados nas células circundantes como biofilme extracelular, funcionando como uma camada adicional, aumentando a permeabilidade à água e absorção de nutrientes ao redor das raízes, protegendo as plantas da dessecação e alta temperatura, assim como melhorando a agregação e a estrutura do solo (Bhagat et al., 2021; Gomes et al., 2022).

Durante a formação do biofilme existe uma comunicação entre células, podendo ser competitiva ou cooperativa, chamada *quorum sensing*, que é regulada por múltiplos fatores ambientais. Isso significa que para a formação do biofilme, ocorre uma cooperação metabólica de nutrientes, manutenção

da biodiversidade, homeostase dos microrganismos, dentre outros (Li; Tian, 2012). Miller e Bassler (2001) relataram que essa comunicação é realizada por moléculas difusíveis chamadas de autoindutores, os quais possuem sinal de sensor ou ativador de transcrição para iniciar a expressão do gene que coordena as atividades, como o controle de densidade populacional. Como exemplo de molécula sinalizadora para a comunicação entre plantas e microrganismos citam-se as estrigolactonas, as quais facilitam a entrada de bactérias nas raízes da planta (Droge et al., 2013).

As raízes geralmente liberam metabólitos secundários como fenólicos, ácidos orgânicos, aminoácidos, fitormônios e sideróforos na forma de exsudatos de raízes. Esses exsudatos servem como quimioatraentes para os microrganismos associados a raízes por interação eletrostática e posteriormente desenvolvem o biofilme (Bhagat et al., 2021). Assim, RPCPs produtoras de biofilmes possuem capacidade de formar esse conglomerado ao redor das raízes das plantas que funciona como uma bainha adicional para proteger as raízes da dessecação e

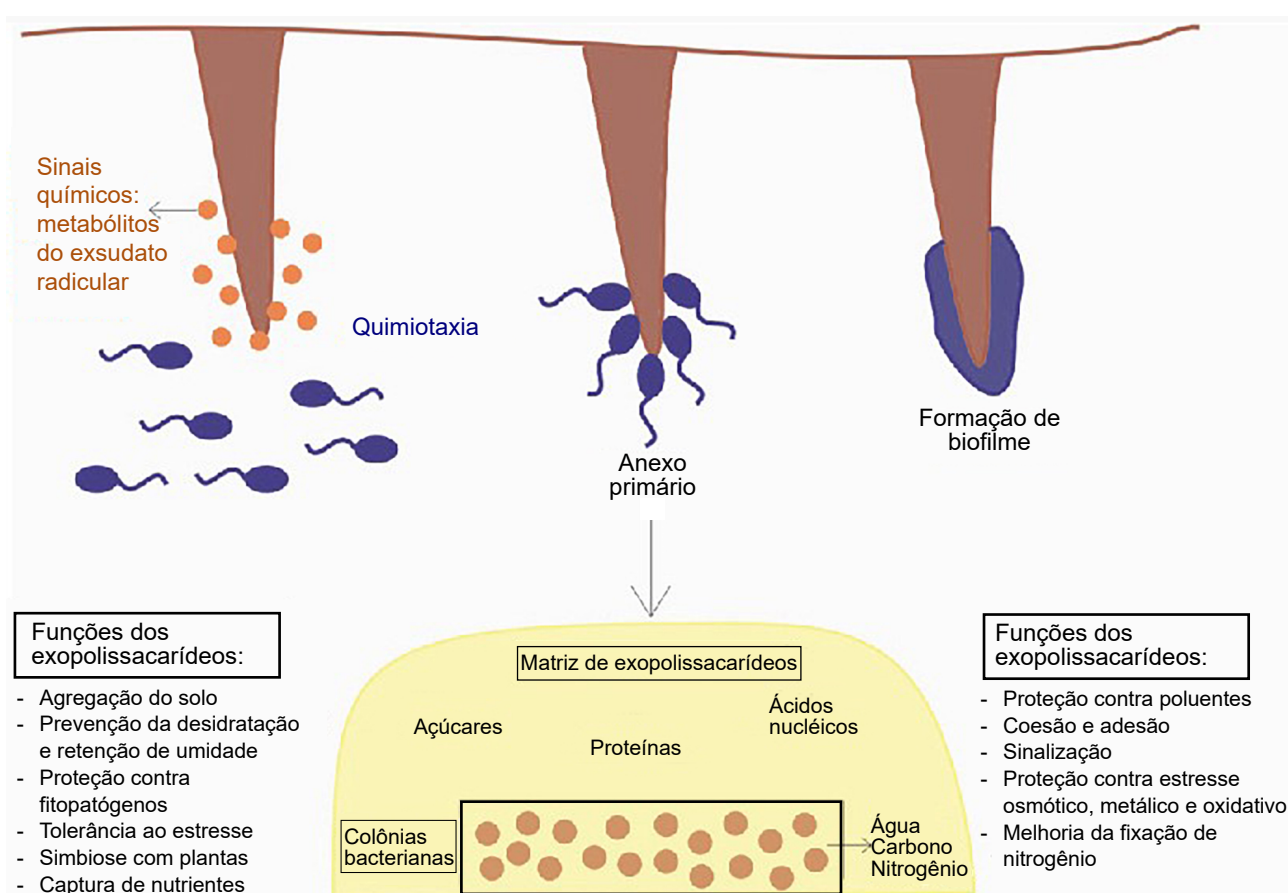


Figura 5. Representação esquemática do papel do EPS microbiano na mitigação do estresse abiótico e promoção de crescimento.

Fonte: Adaptado de Bhagat et al. (2021).

também altera a estrutura do solo e suas propriedades de agregação (Rolli et al., 2015).

Tratamento de sementes de feijão com *B. amyloliquefaciens* ALB629, rizobactéria conhecida por produzir biofilme, mostrou que o principal componente dos exudados radiculares das plantas de feijão é o ácido málico, o qual intensificou a taxa de crescimento de *B. amyloliquefaciens* ALB629 que, por sua vez, promoveu a proteção de plântulas contra a seca devido à maior taxa de síntese de exopolissacarídeos (Martins et al., 2018c). Plantas de milho tratadas com as cepas bacterianas *Proteus penneri*, *Pseudomonas aeruginosa* e *Alcaligenes faecalis*, produtoras de EPS, mostraram acúmulo de biomassa seca, aumento do comprimento da raiz e da parte aérea, do teor relativo de água, proteínas e açúcares, maior área foliar; além de ter sido observada intensificação da umidade do solo rizosférico (Naseem; Bano, 2014). Yadav et al. (2018) relataram que plantas de quiabo inoculadas com as rizobactérias *P. aeruginosa* (MCCB0035) e *B. coagulans* (MCCB0059) apresentaram maior tolerância à seca, atribuindo essa intensificação à melhoria da agregação do solo rizosférico por meio da produção de biofilme. Plântulas de milho cultivada sob estresse de seca, inoculadas com *Pseudomonas putida* FBKV2, produtora de biofilme e isolada da rizosfera de berinjela (*Solanum melongena* L.), tiveram aumento de crescimento da parte aérea, comprimento de raiz, biomassa seca e metabólitos celulares que conferem tolerância à deficiência hídrica (Vurukonda et al., 2016).

Compostos orgânicos voláteis (COVs)

Os compostos orgânicos voláteis microbianos são, geralmente, produtos finais do metabolismo fermentativo anaeróbico e degradação extracelular de moléculas orgânicas complexas (Vaishnav et al., 2017). Rizobactérias que produzem COVs conferem diversos benefícios às plantas: aumento da emergência de plântulas, ramificação de raízes, fotossíntese, absorção de ferro, crescimento de plantas, produtividade, controle de doenças, bem como maior tolerância à seca (Martins et al., 2019). COVs induzidos por estresse desempenham papel crucial no desenvolvimento de um estado de “alerta”, que não confere tolerância propriamente dita, mas permite respostas sistêmicas na planta que levam, indiretamente, à uma maior tolerância. Por outro lado, compostos orgânicos voláteis, gerados pelas próprias plantas, desempenham papéis-chave

em processos atmosféricos em larga escala e servem como importantes moléculas sinais e de defesa (Niinemets, 2010). Portanto, a medição de voláteis pode se tornar uma técnica promissora não invasiva e rápida para avaliar o estresse de seca nas culturas e sua mitigação durante o avanço do estresse (Timmusk et al., 2014). Asari et al. (2016) relataram tolerância à seca em plantas de *Arabidopsis*, inoculadas com *B. amyloliquefaciens* e *B. subtilis*, rizobactérias produtoras dos compostos orgânicos voláteis 3-hidroxi-2-butanona (acetoina) e 2R-3R-butanodiol. Esses compostos estimularam o crescimento de plantas de *Arabidopsis*, direcionando a expressão gênica envolvida na manutenção da estrutura da parede celular e influenciando numerosos fitormônios envolvidos em vias de sinalização que incluem etileno, jasmonatos e ácido salicílico. Timmusk et al. (2014) mostraram que mudas de trigo inoculadas com *Bacillus thuringiensis* AZP2 apresentaram maior taxa fotossintética e acúmulo de biomassa, com uma taxa de sobrevivência de plântulas cinco vezes maior sob seca severa devido à emissão de voláteis. Aplicação de 2R-3R-butanodiol, um metabólito volátil produzido por *Pseudomonas chlororaphis* O6, estimulou a sobrevivência de plantas de *Arabidopsis*, sob estresse de seca, promovendo o fechamento estomático e induzindo a sinalização via óxido nítrico (Cho et al., 2013).

Metabolismo antioxidativo

O estresse de seca induz a produção, em excesso, de espécies reativas de oxigênio (EROs), incluindo compostos como peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e oxigênio singlete (1O_2), além de radicais como os ânions superóxido ($O_2^{\cdot-}$), hidroxila ($OH^{\cdot}$), peroxila ($ROO^{\cdot}$) e alcóxila ($RO^{\cdot}$). O aumento dessas EROs cria um desequilíbrio na homeostase redox da célula e provoca dano oxidativo devido à reação das EROs com proteínas, lipídeos e ácidos nucleicos. A modulação da resposta antioxidativa, originária da planta e/ou da presença das rizobactérias benéficas multifuncionais, ativa o sistema de defesa antioxidativo, constituído de componentes enzimáticos e não enzimáticos, que é um mecanismo de tolerância porque age para prevenir o acúmulo de EROs e proteger as plantas contra os danos produzidos por elas (Farooq et al., 2009; Claeys et al., 2014; Wu et al., 2014; Daffonchio et al., 2015; Laxa et al., 2019). Os componentes enzimáticos incluem as enzimas catalase (CAT), superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX) e glutatona redutase (GR), enquanto, componentes

não enzimáticos incluem compostos como glutatona, flavonoides, carotenoides, tocoferóis, cisteína e ácido ascórbico (Kaushal; Wani, 2016; Ma et al., 2020). Moreno-Galván et al. (2020a) mostraram que capim-guiné, *Megathyrsus maximus* (Jacq.), inoculadas com um consórcio de *Bacillus* (*B. subtilis* MH014814, *B. aryabhatai* MH014816, *B. amyloliquefaciens* MH014818, *B. licheniformis* MH014817 e *B. aryabhatai* MH014815), apresentou maior tolerância à seca devido ao acúmulo de prolina e à modulação na atividade da GR, que é uma enzima responsável pela restauração da glutatona reduzida, substância constituinte do *pool* de componentes não enzimáticos do sistema de defesa antioxidativo celular. Da mesma forma, as interações do consórcio de *Bacillus* com plantas de milho estimularam maior tolerância à seca em decorrência da modulação da atividade de enzimas antioxidantes APX e GR (Moreno-Galván et al., 2020b). Armada et al. (2016) mostraram a resposta de *Lavandula dentata* inoculada com cinco cepas de fungos micorrízicos arbusculares (*Septoglomus constrictum*, *Diversispora aunantia*, *Archaespora trappei*, *Glomus versiforme* e *Paraglomus oculatum*), isolados e em consórcio, além do consórcio das cinco cepas dos fungos micorrízicos com *Bacillus thuringiensis*. Esses microrganismos foram tolerantes à seca e, em geral, aumentaram o crescimento e a nutrição das plantas de *L. dentata*. Em particular, o consórcio de fungos e *B. thuringiensis* maximizou a biomassa vegetal e compensou a deficiência hídrica com a modulação da atividade de enzimas antioxidantes como superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT) e ascorbato peroxidase (APX). Gururani et al. (2013) observaram aumento de, aproximadamente, duas vezes na atividade das enzimas antioxidativas CAT, APX e SOD em plantas de batata inoculadas com *Bacillus pumilus* e *Bacillus firmus*. Tolerância à seca impulsionada pelo aumento da atividade de CAT foi observado em outras plantas incluindo pepino, milho e trigo (Sandhya et al., 2010; Wang et al., 2012). De maneira geral, as principais enzimas de eliminação das EROs (sistema antioxidativo), que possuem a função de controlar o estado redox celular, aumentam a capacidade das plantas em tolerar os estresses ambientais.

Indução de genes responsivos ao estresse de seca

A tolerância ao estresse de seca pode ser aumentada tratando as plantas com várias cepas de rizobactérias que regulam positivamente os genes indutores de tolerância ao estresse. Vaishnav e Choudhary (2019) mostraram que *Pseudomonas simiae* AU promove crescimento e protege plantas de soja dos danos causados por estresse de seca, observando alterações nos perfis de expressão gênica dos fatores de transcrição (DREB/EREB), osmoprotetores (P5CS, GOLS) e transportadores de água (PIP, TIP). *Arabidopsis* tratada com *P. polymyxa* CR1 induziu regulação positiva de dois genes responsivos à seca RD29A e RD29B (Liu et al., 2021). Ghosh et al. (2017) encontraram genes da biossíntese de prolina superexpressos em *Arabidopsis thaliana* quando inoculada com *Pseudomonas putida* GAP-P45, tais como ornitina- Δ -aminotransferase (OAT), Δ^1 -pirrolina-5-carboxilato sintetase 1 (P5CS1), Δ^1 -pirrolina-5-carboxilato redutase (P5CR), bem como enzimas do catabolismo de prolina, como prolina desidrogenase 1 (PDH1) e Δ^1 -pirrolina-5-carboxilato desidrogenase (P5CDH). Essas alterações no perfil de expressão gênica do metabolismo da prolina foram positivamente correlacionadas com evidências morfofisiológicas de mitigação do estresse de seca. Da mesma forma, o perfil de expressão gênica de plantas de pimenta inoculadas com *Bacillus licheniformis* K11, sob estresse de seca, apresentaram níveis mais elevados de proteínas como as desidrinas (*Cadhn*), ATPase vacuolar (AV), pequenas proteínas de choque térmico (sHSP) e proteínas relacionadas à patogênese (CaPR-10), em comparação com as plantas controle, irrigadas e não inoculadas (Lim; Kim, 2013). Aroca et al. (2008) mostraram que o tratamento de seca aumentou significativamente a expressão dos genes NCED em plantas de alface (*Lactuca sativa* L, cv. Romana), os quais codificam enzimas-chave da biossíntese de ABA.

A Figura 6 mostra os mecanismos de ação das rizobactérias, diretos e/ou indiretos, que impactam a performance da planta sob estresse de seca devido à alteração na relação da quantidade de água, fitormônios, osmólitos, biofilme, etileno, sistema de defesa antioxidativo, dentre outros.

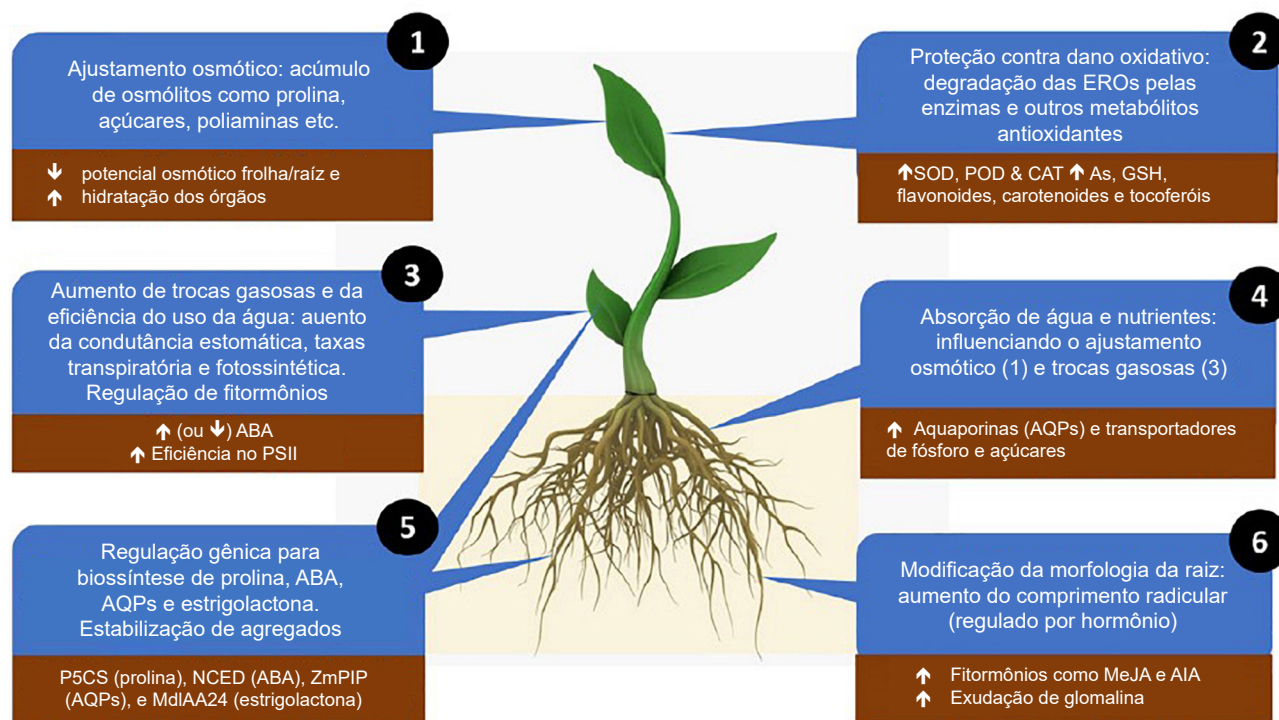


Figura 6. Mecanismos utilizados pelos microrganismos benéficos multifuncionais para auxiliar as plantas a tolerar o estresse de seca. Setas para cima ou para baixo indicam aumento ou redução nos elementos regulatórios envolvidos em cada mecanismo. O quadro marrom escuro indica efeitos específicos e representativos, moléculas ou genes envolvidos em cada mecanismo. EROs, espécies reativas de oxigênio; AQPs, aquaporinas; MeAJ, metil jasmonato; AIA, ácido indol 3-acético; SOD, superóxido dismutase; POD, peroxidase; CAT, catalase; As, ascorbato; GSH, glutatona; ABA, ácido abscísico, PSII, fotossistema II. Números retratam os mecanismos na ordem descrita no texto (ordem não indica relevância). Fonte: Adaptado de Poudel et al. (2021).

Conclusão

Rizobactérias são ferramentas tecnológicas com potencial para mitigar os estresses, diminuir o uso de agroquímicos, aumentar a funcionalidade do solo e contribuir para a gestão agrícola sustentável. Apesar deste potencial e da grande quantidade de pesquisa dedicada a compreender a diversidade e os mecanismos complexos que regulam os efeitos benéficos das rizobactérias sobre a promoção do crescimento, o fortalecimento do sistema de defesa contra pragas e doenças e o estresse de seca na planta, muitos aspectos mecanicistas-chave necessitam de mais estudos. Portanto, aprofundar o conhecimento sobre a interação plantas e microrganismos permitirá entender e aplicar melhor a tecnologia de bioinsumos, para que as plantas regulem o estresse de seca como passo importante para o desenvolvimento de agroecossistemas que poderão se tornar resilientes no nosso clima mundial futuro.

Referências

- ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; GONÇALVES, J. L. de M.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, v. 22, n. 6, p. 711-728, Dec. 2013. DOI: <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>.
- ARMADA, E.; PROBANZA, A.; ROLDÁN, A.; AZCÓN, R. Native plant growth promoting bacteria *Bacillus thuringiensis* and mixed or individual mycorrhizal species improved drought tolerance and oxidative metabolism in *Lavandula dentata* plants. *Journal of Plant Physiology*, v. 192, p. 1-12, Mar. 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2015.11.007>.
- AROCA, R.; VERNIERI, P.; RUIZ-LOZANO, J. M. Mycorrhizal and non mycorrhizal *Lactuca sativa* plants exhibit contrasting responses to exogenous ABA during drought stress and recovery. *Journal of Experimental Botany*, v. 59, n. 8, p. 2029-2041, May 2008. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/ern057>.

- ASARI, S.; MATZÉN, S.; PETERSEN, M. A.; BEJAI, S.; MEIJER, J. Multiple effects of *Bacillus amyloliquefaciens* volatile compounds: plant growth promotion and growth inhibition of phytopathogens. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 92, fiw070, June 2016. DOI: <https://doi.org/10.1093/femsec/fiw070>.
- ASHRAF, M.; HARRIS, P. J. C. Photosynthesis under stressful environments: an overview. **Photosynthetica**, v. 51, p. 163-190, June 2013. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-013-0021-6>.
- 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.
- 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, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1128/AEM.01047-06>.
- BELIMOV, A. A.; DODD, I. C.; SAFRONOVA, V. I.; SHAPOSHNIKOV, A. I.; AZAROVA, T. S.; MAKAROVA, N. M.; DAVIES, W. J.; TIKHONOVICH, I. A. Rhizobacteria that produce auxins and contain 1-amino-cyclopropane-1-carboxylic acid deaminase decrease amino acid concentrations in the rhizosphere and improve growth and yield of well-watered and water-limited potato (*Solanum tuberosum*). **Annals of Applied Biology**, v. 167, n. 1, p. 11-25, July 2015. DOI: <https://doi.org/10.1111/aab.12203>.
- BELIMOV, A. A.; SAFRONOVA, V. I.; SERGEYEVA, T. A.; EGOVA, T. N.; MATVEYEVA, V. A.; TSYGANOV, V. E.; BORISOV, A. I.; TIKHONOVICH, I. A.; KLUGE, C.; PREISFELD, A.; DIETZ, 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>.
- BENEDUZI, A.; AMBROSINI, A.; PASSAGLIA, L. M. P. Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): their potential as antagonists and biocontrol agents. **Genetics and Molecular Biology**, v. 35, n. 4, p. 1044-1051, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1590/s1415-47572012000600020>.
- BERG, G.; GRUBE, M.; SCHLOTER, M.; SMALLA, K. Unraveling the plant microbiome: looking back and future perspectives. **Frontiers in Microbiology**, v. 5, 148, June 2014. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00148>.
- BERG, G.; RYBAKOVA, D.; GRUBE, M.; KÖBERL, M. The plant microbiome explored: implications for experimental botany. **Journal of Experimental Botany**, v. 67, n. 4, p. 995-1002, Feb. 2016. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erv466>.
- BHAGAT, N.; RAGHAV, M.; DUBEY, S.; BEDI, N. Bacterial exopolysaccharides: insight into their role in plant abiotic stress tolerance. **Journal of Microbiology and Biotechnology**, v. 31, n. 8, p. 1045-1059, Aug. 2021. DOI: <https://doi.org/10.4014/jmb.2105.05009>.
- BONATELLI, M. L.; LACERDA-JÚNIOR, G. V.; REIS JUNIOR, F. B.; FERNANDES-JÚNIOR, P. I.; MELO, I. S.; QUECINE, M. C. Beneficial plant-associated microorganisms from semiarid regions and seasonally dry environments: a review. **Frontiers in Microbiology**, v. 11, 553223, Jan. 2021. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.553223>.
- BOUSKILL, N. J.; WOOD, T. E.; BARAN, R.; YE, Z.; BOWEN, B. P.; LIM, H. C.; ZHOU, J.; VAN NOSTRAND, J. D.; NICO, P.; NORTHEN, T. R.; SILVER, W. H. Below ground response to drought in a tropical forest soil. I. Changes in microbial functional potential and metabolism. **Frontiers in Microbiology**, v. 7, 525, Apr. 2016. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00525>.
- BRESSON, J.; VAROQUAUX, F.; BONTPART, T.; TOURAINE, B.; VILE, D. The PGPR strain *Phyllobacterium brassicacearum* STM196 induces a reproductive delay and physiological changes that result in improved drought tolerance in *Arabidopsis*. **New Phytologist**, v. 200, n. 2, p. 558-569, Oct. 2013. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.12383>.
- CASSÁN, F.; VANDERLEYDEN, J.; SPAEPEN, S. Physiological and agronomical aspects of phytohormone production by model plant-growth-promoting rhizobacteria (PGPR) belonging to the genus *Azospirillum*. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 33, p. 440-459, June 2014. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00344-013-9362-4>.
- CAVICCHIOLI, R.; RIPPLE, W. J.; TIMMIS, K. N.; AZAM, F.; BAKKEN, L. R.; BAYLIS, M.; BEHRENFELD, M. J.; BOETIUS, A.; BOYD, P. W.; CLASSEN, A. T.; CROWTHER, T. W.; DANOVARO, R.; FOREMAN, C. M.; HUISMAN, J.; HUTCHINS, D. A.; JANSSON, J. K.; KARL, D. M.; KOSKELLA, B.; WELCH, D. B. M.; MARTINY, J. B. H.; MORAN, M. A.; ORPHAN, V. J.; REAY, D. S.; REMAIS, J. V.; RICH, V. I.; SINGH, B. K.; STEIN, L. Y.; STEWART, F. F.; SULLIVAN, M. B.; VAN OPPEN, M. J. H.; WEAVER, S. C.; WEBB, E. A.; WEBSTER, N. S. Scientists' warning to humanity: microorganisms and climate change. **Nature Reviews Microbiology**, v. 17, 569-586, Sept. 2019. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41579-019-0222-5>.
- CHANDRA, D.; SRIVASTAVA, R.; GUPTA, V. V. S. R.; FRANCO, C. M. M.; SHARMA, A. K. Evaluation of ACC-deaminase-producing rhizobacteria to alleviate water-stress impacts in wheat (*Triticum aestivum* L.) plants. **Canadian Journal of Microbiology**, v. 65, n. 5, p. 387-403, May 2019. DOI: <https://doi.org/10.1139/cjm-2018-0636>.

CHANDRA, P.; WUNNAVA, A.; VERMA, P.; CHANDRA, A.; SHARMA, R. K. Strategies to mitigate the adverse effect of drought stress on crop plants— influences of soil bacteria: a review. **Pedosphere** v. 31, n. 3, p. 496-509, June 2021. DOI: [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(20\)60092-3](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(20)60092-3).

CHO, S. M.; KANG, B. R.; KIM, Y. C. Transcriptome analysis of induced systemic drought tolerance elicited by *Pseudomonas chlororaphis* O6 in *Arabidopsis thaliana*. **Plant Pathology Journal**, v. 29, n. 2, p. 209-220, 2013. DOI: <https://doi.org/10.5423/PPJ.SI.07.2012.0103>.

CLAEYS, H.; VAN LANDEGHEM, S.; DUBOIS, M.; MALEUX, K.; INZÉ, D. What is stress? Dose-response effects in commonly used in vitro stress assays. **Plant Physiology**, v. 165, n. 2, p. 519-527, June 2014. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.113.234641>.

CONTESTO, C.; MILESI, S.; MANTELIN, S.; ZANCARINI, A.; DESBROSSES, G.; VAROQUAUX, F.; BELLINI, C.; KOWALCZYK, M.; TOURAINE, B. The auxin-signaling pathway is required for the lateral root response of *Arabidopsis* to the rhizobacterium *Phyllobacterium brassicacearum*. **Planta**, v. 232, p. 1455-1470, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00425-010-1264-0>.

COSTA, N. B.; FARIA, D. R.; MENDONÇA, S. M.; MORAES, M. G.; COELHO, G. R. C.; FILIPPI, M. C. C.; BHOSALE, R.; CASTRO, A. P.; LANNA, A. C. Silicon and bioagents pretreatments synergistically improve upland rice performance during water stress. **Plant Stress**, v. 7, 100-142, Mar. 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.stress.2023.100142>.

DAFFONCHIO, D.; HIRT, H.; BERG, G. Plant-microbe interactions and water management in arid and saline soils. In: LUGTENBERG, B. (ed.). **Principles of plant-microbe interactions: microbes for sustainable agriculture**. Cham: Springer, 2015. p. 265-276. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-08575-3_28.

DANISH, S.; ZAFAR-UL-HYE, M.; FAHAD, S.; SAUD, S.; BRTNICKY, M.; HAMMERSCHMIEDT, T.; DATTA, R. Drought stress alleviation by ACC deaminase producing *Achromobacter xylosoxidans* and *Enterobacter cloacae*, with and without timber waste biochar in maize. **Sustainability**, v. 12, 6286, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3390/SU12156286>.

DARYANTO, S.; WANG, L.; JACINTHE, P. A. Global synthesis of drought effects on maize and wheat production. **PLoS One**, v. 11, e0156362, May 2016. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156362>.

DASTOGEER, K. M. G.; LI, H.; SIVASITHAMPARAM, K.; JONES, M. G. K.; WYLIE, S. J. Fungal endophytes and a virus confer drought tolerance to *Nicotiana benthamiana* plants through modulating osmolytes, antioxidant enzymes and expression of host drought responsive genes. **Environmental and Experimental Botany**, v. 149, p. 95-108, May 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.02.009>.

DIAGNE, N.; NGOM, M.; DJIGHALY, P. I.; FALL, D.; HOCHER, V.; SVISTOONOFF, S. Roles of arbuscular mycorrhizal fungi on plant growth and performance: importance in biotic and abiotic stressed regulation. **Diversity**, v. 12, p. 370, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3390/d12100370>.

DROGUE, B.; COMBES-MEYNET, E.; MOËNNE-LOCCOZ, Y.; WISNIEWSKI-DYÉ, F.; PRIGENT-COMBARET, C. Control of the cooperation between plant growth-promoting rhizobacteria and crops by rhizosphere signals. In: BRUIJN, F. J. de (ed.). **Molecular microbial ecology of the rhizosphere**. New Jersey: Wiley, 2013. p. 281-294. DOI: <https://doi.org/10.1002/9781118297674.ch27>.

EGAMBERDIEVA, D.; WIRTH, S. J.; ALQARAWI, A. A.; ABD-ALLAH, E. F.; HASHEM, A. Phytohormones and beneficial microbes: essential components for plants to balance stress and fitness. **Frontiers in Microbiology**, v. 8, 2104, Oct. 2017. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02104>.

EISENSTEIN, M. Plant breeding: discovery in a dry spell. **Nature**, v. 501, p. S7-S9, Sept. 2013. DOI: <https://doi.org/10.1038/501S7a>.

FANG, Y.; XIONG, L. General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants. **Cellular and Molecular Life Sciences**, v. 72, p. 673-689, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00018-014-1767-0>.

FAROOQ, M.; WAHID, A.; KOBAYASHI, N.; FUJITA, D.; BASRA, S. M. A. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. In: LICHTFOUSE, E.; NAVARRETE, M.; DEBAEKE, P.; VÉRONIQUE, S.; ALBEROLA, C. (ed.). **Sustainable agriculture**. Dordrecht: Springer, 2009. p. 153-188. DOI: https://doi.org/10.1007/978-90-481-2666-8_12.

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>.

FLEMMING, H. C.; WINGENDER, J. The biofilm matrix. **Nature Reviews Microbiology**, v. 8, p. 623-633, Aug. 2010. DOI: <https://doi.org/10.1038/nrmicro2415>.

- GAMALERO, E.; GLICK, B. R. Bacterial modulation of plant ethylene levels. **Plant Physiology**, v. 169, n. 1, p. 13-22, Sept. 2015. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.15.00284>.
- GAMIT, H.; AMARESAN, N. Role of methylotrophic bacteria in managing abiotic stress for enhancing agricultural production: a review. **Pedosphere**, v. 33, n. 1, p. 49-60, Feb. 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pedsph.2022.06.028>.
- GHOSH, D.; SEN, S.; MOHAPATRA, S. Modulation of proline metabolic gene expression in *Arabidopsis thaliana* under water-stressed conditions by a drought-mitigating *Pseudomonas putida* strain. **Annals of Microbiology**, v. 67, p. 655-668, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13213-017-1294-y>.
- GLICK, B. R. The enhancement of plant growth by free-living bacteria. **Canadian Journal of Microbiology**, v. 41, n. 1, p. 109-117, Feb. 1995. DOI: <https://doi.org/10.1139/m95-015>.
- GLICK, B. R.; CHENG, Z.; CZARNY, J.; DUAN, J. Promotion of plant growth by ACC deaminase-producing soil bacteria. **European Journal of Plant Pathology**, v. 119, p. 329-339, July 2007. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10658-007-9162-4>.
- GOMES, E. A.; LANA, U. G. P.; ALVES, V. M. C.; OLIVEIRA-PAIVA, C. A.; GODINHO, B. T. V.; SOUSA, B. T. V. **Mecanismos das bactérias promotoras do crescimento de plantas na mitigação dos efeitos do déficit hídrico**. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2022. 32 p. (Embrapa Milho e Sorgo. Documentos, 267). Disponível em: <http://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/handle/doc/1144322>. Acesso em: 12 dez. 2023.
- GOSWAMI, M.; DEKA, S. Plant growth-promoting rhizobacteria-alleviators of abiotic stresses in soil: a review. **Pedosphere**, v. 30, n. 1, p. 40-61, Feb. 2020. DOI: [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(19\)60839-8](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(19)60839-8).
- GOU, W.; ZHENG, P.; CHEN, F.; ZHANG, L.; CUI, Z.; CAO, M.; ZHANG, L.; HU, J. Accumulation of choline and glycinebetaine and drought stress tolerance induced in maize (*Zea mays*) by three plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) strains. **Pakistan Journal of Botany**, v. 47, n. 2, p. 581-586, 2015.
- 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/10.1002/jobm.201300250>.
- GUAJARDO, E.; CORREA, J. A.; CONTRERAS-PORCIA, L. Role of abscisic acid (ABA) in activating antioxidant tolerance responses to desiccation stress in intertidal seaweed species. **Planta**, v. 243, p. 767-781, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00425-015-2438-6>.
- GUPTA, R.; CHAKRABARTY, S. K. Gibberellic acid in plant: still a mystery unresolved. **Plant Signal & Behavior**, v. 8, e22504, June 2013. DOI: <https://doi.org/10.4161/psb.25504>.
- GURURANI, M. A.; UPADHYAYA, C. P.; BASKAR, V.; VENKATESH, J.; NOOKARAJU, A.; PARK, S. W. Plant growth-promoting rhizobacteria enhance abiotic stress tolerance in *Solanum tuberosum* through inducing changes in the expression of ROS-scavenging enzymes and improved photosynthetic performance. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 32, p. 245-258, June 2013. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00344-012-9292-6>.
- HEINEMANN, A. B.; BARRIOS-PEREZ, C.; RAMIREZ-VILLEGAS, J.; ARANGO-LONDOÑO, D.; BONILLA-FINDJI, O.; MEDEIROS, J. C.; JARVIS, A. Variation and impact of drought-stress patterns across upland rice target population of environments in Brazil. **Journal of Experimental Botany**, v. 66, n. 12, p. 3625-3638, June 2015. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erv126>.
- HEMANTARANJAN, A. **Molecular physiology of abiotic stresses in plant productivity**. Jothpur: Scientific Publishers, 2018. 465 p.
- HUANG, B.; COSTA, M.; JIANG, Y. Research advances in mechanisms of turfgrass tolerance to abiotic stresses: from physiology to molecular biology. **Critical Reviews in Plant Science**, v. 33, n. 2/3, p. 141-189, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1080/07352689.2014.870411>.
- HUSSAIN, M. B.; ZAHIR, Z. A.; ASGHAR, H. N.; ASGHER, M. Can catalase and exopolysaccharides producing rhizobia ameliorate drought stress in wheat? **International Journal of Agriculture & Biology**, v. 16, p. 3-13, 2014.
- JOCHUM, M. D.; McWILLIAMS, K. L.; BORREGO, E. J.; KOLOMIETS, M. V.; NIU, G.; PIERSON, E. A.; JO, Y.-K. Bioprospecting plant growth-promoting rhizobacteria that mitigate drought stress in grasses. **Frontiers in Microbiology**, v. 10, 2106, Sept. 2019. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02106>.
- KANG, S. M.; JOO, G. J.; HAMAYUN, M.; NA, C. I.; SHIN, D. H.; KIM, H. Y.; HONG, J. K.; LEE, I. J. Gibberellin production and phosphate solubilization by newly isolated strain of *Acinetobacter calcoaceticus* and its effect on plant growth. **Biotechnology Letters**, v. 31, p. 277-281, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10529-008-9867-2>.
- KANG, S. M.; KHAN, A. L.; YOU, Y. H.; KIM, J. G.; KAMRAN, M.; LEE, I. J. Gibberellin production by newly isolated strain *Leifsonia soli* SE134 and its potential to promote plant growth. **Journal of Microbiology and Biotechnology**, v. 24, n. 1, p. 106-112, Jan. 2014a. DOI: <https://doi.org/10.4014/jmb.1304.04015>.

- KANG, S. M.; RADHAKRISHNAN, R.; KHAN, A. L.; KIM, M. J.; PARK, J. M.; KIM, B. R.; SHIN, D. H.; LEE, I. J. Gibberellin secreting rhizobacterium, *Pseudomonas putida* H-2-3 modulates the hormonal and stress physiology of soybean to improve the plant growth under saline and drought conditions. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 84, p. 115-124, Nov. 2014b. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.09.001>.
- KAPOOR, D.; BHARDWAJ, S.; LANDI, M.; SHARMA, A.; RAMAKRISHNAN, M.; SHARMA, A. The impact of drought in plant metabolism: how to exploit tolerance mechanisms to increase crop production. **Applied Sciences**, v. 10, 5692, Aug. 2020. DOI: <https://doi.org/10.3390/app10165692>.
- KAUSHAL, M.; WANI, S. P. Plant-growth-promoting rhizobacteria: drought stress alleviators to ameliorate crop production in drylands. **Annals of Microbiology**, v. 66, p. 35-42, 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.
- KERRY, R. G.; PATRA, S.; GOUDA, S.; PATRA, J. K.; DAS, G. Microbes and their role in drought tolerance of agricultural food crops. In: PATRA, G.; SHIN, H. S. (ed.). **Microbial biotechnology**. Singapore: Springer, 2018. DOI: https://doi.org/10.1007/978-981-10-7140-9_12.
- KIM, Y. C.; GLICK, B. R.; BASHAN, Y.; RYU, C. M. Enhancement of plant drought tolerance by microbes. In: AROCA, R. (ed.). **Plant responses to drought stress**. Heidelberg: Springer, 2012. p. 383-413.
- KLOEPPER, J. W.; LIFSHITZ, R.; ZABLOTOWICZ, R. M. Free-living bacteria inoculate for enhancing crop productivity. **Trends in Biotechnology**, v. 7, n. 2, p. 39-44, Feb. 1989. DOI: [https://doi.org/10.1016/0167-7799\(89\)90057-7](https://doi.org/10.1016/0167-7799(89)90057-7).
- KOUR, D.; YADAV, A. N. Bacterial mitigation of drought stress in plants: current perspectives and future challenges. **Current Microbiology**, v. 79, 248, July 2022. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00284-022-02939-w>.
- LAXA, M.; LIEBTHAL, M.; TELMAN, W.; CHIBANI, K.; DIETZ, K. J. The role of the plant antioxidant system in drought tolerance. **Antioxidants**, v. 8, 94, Apr. 2019. DOI: <https://doi.org/10.3390/antiox8040094>.
- LE GALL, H.; PHILIPPE, F.; DOMON, J. M.; GILLET, F.; PELLOUX, J.; RAYON, C. Cell wall metabolism in response to abiotic stress. **Plants**, v. 4, n. 1, p. 112-166, Feb. 2015. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants4010112>.
- LEE, K. E.; RADHAKRISHNAN, R.; KANG, S. M.; YOU, Y. H.; JOO, G. J.; LEE, I. J.; KO, J. H.; KIM, J. H. *Enterococcus faecium* LKE12 cell-free extract accelerates host plant growth via gibberellin and indole-3-acetic acid secretion. **Journal of Microbiology and Biotechnology**, v. 25, n. 9, p. 1467-1475, 2015. DOI: <https://doi.org/10.4014/jmb.1502.02011>.
- LESK, C.; ROWHANI, P.; RAMANKUTTY, N. Influence of extreme weather disasters on global crop production. **Nature**, v. 529, n. 7584, p. 84-87, 2016. DOI: <https://doi.org/10.14288/1.0376077>.
- LI, Y. H.; TIAN, X. Quorum sensing and bacterial social interactions in biofilms. **Sensors**, v. 12, n. 3, p. 2519-2538, 2012. DOI: <https://doi.org/10.3390/s120302519>.
- LIM, J.-H.; KIM, S.-D. Induction of drought stress resistance by multi-functional PGPR *Bacillus licheniformis* K11 in pepper. **Plant Phytochemistry Journal**, v. 29, n. 2, p. 201-208, June 2013. DOI: <https://doi.org/10.5423/PPJ.SI.02.2013.0021>.
- LIU, F. C.; XING, S. J.; MA, H. L.; DU, Z. Y.; MA, B. Y. Cytokinin-producing, plant growth-promoting rhizobacteria that confer resistance to drought stress in *Platycladus orientalis* container seedlings. **Applied Microbiology and Biotechnology**, v. 97, p. 9155-9164, Aug. 2013. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00253-013-5193-2>.
- LIU, L.; LI, D.; MA, Y.; SHEN, H.; ZHAO, S.; WANG, Y. Combined application of arbuscular mycorrhizal fungi and exogenous melatonin alleviates drought stress and improves plant growth in tobacco seedlings. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 40, p. 1074-1087, June 2021. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00344-020-10165-6>.
- LOBELL, D. D.; GOURDJI, S. M. The influence of climate change on global crop productivity. **Plant Physiology**, v. 160, n. 4, p. 1686-1697, Dec. 2012. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.112.208298>.
- MA, Y.; DIAS, M. C.; FREITAS, H. Drought and salinity stress responses and microbe-induced tolerance in plants. **Frontiers in Plant Science**, v. 11, 1750, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.591911>.
- MARTINS, S. J.; MEDEIROS, F. H. V.; SOUZA, R. M.; REZENDE, M. L. V.; RIBEIRO JUNIOR, P. M. Biological control of bacterial wilt of common bean by plant growth-promoting rhizobacteria. **Biological Control**, v. 66, n. 1, p. 65-71, July 2013. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.03.009>.
- MARTINS, S. J.; MEDEIROS, F. H. V.; SOUZA, R. M.; VILELA, L. A. F. Is *Curtobacterium* wilt biocontrol temperature dependent? **Acta Scientiarum. Agronomy**, v. 36, n. 4, p. 409-415, Oct./Dec. 2014. DOI: <https://doi.org/10.4025/actasciagron.v36i4.18018>.

MARTINS, S. J.; ROCHA, G. A.; MELO, H. C.; GEORG, R. C.; ULHÔA, C. J.; DIANESE, E. C.; OSHIQUIRI, L. H.; CUNHA, M. G.; ROCHA, M. R.; ARAÚJO, L. G.; VAZ, K. S.; DUNLAP, C. A. Plant-associated bacteria mitigate drought stress in soybean. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 25, p. 13676-13686, 2018a. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11356-018-1610-5>.

MARTINS, S. A.; SCHURT, D. A.; SEABRA, S. S.; MARTINS, S. J.; RAMALHO, M. A. P.; MOREIRA, F. M. S.; SILVA, J. C. P.; SILVA, J. A. G.; MEDEIROS, F. H. V. Common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) growth promotion and biocontrol by rhizobacteria under *Rhizoctonia solani* suppressive and conducive soils. **Applied Soil Ecology**, v. 127, p. 129-135, June 2018b. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.03.007>.

MARTINS, S. J.; MEDEIROS, F. H. V.; LAKSHMANAN, V.; BAIS, H. P. Impact of seed exudates on growth and biofilm formation of *Bacillus amyloliquefaciens* ALB629 in common bean. **Frontiers in Microbiology**, v. 8, 2631, 2018c. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02631>.

MARTINS, S. J.; FARIA, A. F.; PEDROSO, M. P.; CUNHA, M. G.; ROCHA, M. R.; MEDEIROS, F. H. V. Microbial volatiles organic compounds control anthracnose (*Colletotrichum lindemuthianum*) in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Biological Control**, v. 131, p. 36-42, Apr. 2019. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.01.003>.

MEKUREYAW, M. F.; PANDEY, C.; HENNESSY, R. C.; NICOLAISEN, M. H.; LIU, F.; NYBROE, O.; ROITSCH, T. The cytokinin-producing plant beneficial bacterium *Pseudomonas fluorescens* G20-18 primes tomato (*Solanum lycopersicum*) for enhanced drought stress responses. **Journal of Plant Physiology**, v. 270, 153629, Mar. 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2022.153629>.

MILLER, M. B.; BASSLER, B. L. Quorum sensing in bacteria. **Annual Review of Microbiology**, v. 55, p. 165-199, Oct. 2001. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.micro.55.1.165>.

MOLINA-FAVERO, C.; CREUS, C. M.; SIMONTACCHI, M.; PUNTARULO, S.; LAMATTINA, L. Aerobic nitric oxide production by *Azospirillum brasilense* Sp245 and its influence on root architecture in tomato. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, v. 21, p. 1001-1009, June 2008. DOI: <https://doi.org/10.1094/MPMI-21-7-1001>.

MOON, Y. S.; ALI, S. Possible mechanisms for the equilibrium of ACC and role of ACC deaminase-producing bacteria. **Applied Microbiology and Biotechnology**, v. 106, p. 877-887, Jan. 2022. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00253-022-11772-x>.

MORENO-GALVÁN, A. E.; CORTÉS-PATÍÑO, S.; ROMERO-PERDOMO, F.; URIBE-VÉLEZ, D.; BASHAN, Y.; BONILLA, R. R. Proline accumulation and glutathione reductase activity induced by drought-tolerant rhizobacteria as potential mechanisms to alleviate drought stress in Guinea grass. **Applied Soil Ecology**, v. 147, 103367, Mar. 2020a. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.103367>.

MORENO-GALVÁN, A.; ROMERO-PERDOMO, F. A.; ESTRADA-BONILLA, G.; MENESES, C. H. S. G.; BONILLA, R. R. Dry-caribbean *Bacillus* spp. strains ameliorate drought stress in maize by a strain-specific antioxidant response modulation. **Microorganisms**, v. 8, 823, May 2020b. DOI: <https://doi.org/10.3390/microorganisms8060823>.

NADEEM, S. M.; AHMAD, M.; ZAHIR, Z. A.; JAVAID, A.; ASHRAF, M. The role of mycorrhizae and plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) in improving crop productivity under stressful environments. **Biotechnology Advances**, v. 32, n. 2, p. 429-448, Mar./Apr. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2013.12.005>.

NAMWONGSA, J.; JOGLOY, S.; VORASOOT, N.; BOONLUE, S.; RIDDECH, N.; MONGKOLTHANARUK, W. Endophytic bacteria improve root traits, biomass and yield of *Helianthus tuberosus* L. under normal and deficit water conditions. **Journal of Microbiology and Biotechnology**, v. 29, n. 11, p. 1777-1789, 2019. DOI: <https://doi.org/10.4014/jmb.1903.03062>.

NASEEM, H.; BANO, A. Role of plant growth-promoting rhizobacteria and their exopolysaccharide in drought tolerance of maize. **Journal of Plant Interactions**, v. 9, n. 1, p. 689-701, Dec. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1080/17429145.2014.902125>.

NAYLOR, D.; COLEMAN-DERR, D. Drought stress and root-associated bacterial communities. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, 2223, Jan. 2018. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02223>.

NGUMBI, E.; KLOEPPER, J. Bacterial-mediated drought tolerance: current and future prospects. **Applied Soil Ecology**, v. 105, p. 109-125, Sept. 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.04.009>.

NIINEMETS, Ü. Mild versus severe stress and BVOCs: thresholds, priming and consequences. **Trends in Plant Science**, v. 15, n. 3, p. 145-153, Mar. 2010. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.11.008>.

NIU, X.; SONG, L.; XIAO, Y.; GE, W. Drought-tolerant plant growth-promoting rhizobacteria associated with foxtail millet in a semi-arid agroecosystem and their potential in alleviating drought stress. **Frontiers in Microbiology**, v. 8, 2580, Jan. 2018. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02580>.

- OKON, Y.; LABANDERA-GONZALEZ, C. A. Agronomic applications of *Azospirillum*. In: RYDER, M. H.; STEPHENS, P. M.; BOWEN, G. D. (ed.). **Improving plant productivity with rhizosphere bacteria**. Adelaide: Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, 1994. p. 274–278.
- OROZCO-MOSQUEDA, C.; SANTOYO, G.; GLICK, R. R. Recent advances in the bacterial phytohormone modulation of plant growth. **Plants**, v. 12, 606, Jan. 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants12030606>.
- PALBERG, D.; KISIAŁA, A.; JORGE, G. L.; EMERY, R. J. N. A survey of *Methylobacterium* species and strains reveals widespread production and varying profiles of cytokinin phytohormones. **BMC Microbiology**, v. 22, 49, Feb. 2022. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12866-022-02454-9>.
- PARADA-PINILLA, M. P.; FERREIRA, M. A.; RONCALLO, J. C.; SANTOS, S. N.; MELO, I. S.; ASSEF, A. N. B.; WILKE, D. V.; SILVA, L. F.; GARRIDO, L. M.; ARAÚJO, W. L.; PADILLA, G. Biopolymer production by halotolerant bacteria isolated from Caatinga biome. **Brazilian Journal of Microbiology**, v. 52, 547–559, June 2021. DOI: <https://doi.org/10.1007/s42770-021-00426-1>.
- 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, p. 94–97, Feb. 2012. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2011.11.007>.
- PORCEL, R.; ZAMARREÑO, A.; GARCÍA-MINA, J. M.; AROCA, R. Involvement of plant endogenous ABA in *Bacillus megaterium* PGPR activity in tomato plants. **BMC Plant Biology**, v. 14, 36, Jan. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1186/1471-2229-14-36>.
- POUDEL, M.; MENDES, R.; COSTA, L. A. S.; BUENO, C. G.; MENG, Y.; FOLIMONOVA, S. Y.; GARRETT, K. A.; MARTINS, S. J. The role of plant-associated bacteria, fungi, and viruses in drought stress mitigation. **Frontiers in Microbiology**, v. 12, 743512, Oct. 2021. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.743512>.
- QUIROGA, G.; ERICE, G.; AROCA, R.; CHAUMONT, F.; RUIZ-LOZANO, J. M. Enhanced drought stress tolerance by the arbuscular mycorrhizal symbiosis in a drought-sensitive maize cultivar is related to a broader and differential regulation of host plant aquaporins than in a drought-tolerant cultivar. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, 1056, June 2017. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01056>.
- RAHEEM, A.; SHAPOSHNIKOV, A.; BELIMOV, A. A.; DODD, I. C.; ALI, B. Auxin production by rhizobacteria was associated with improved yield of wheat (*Triticum aestivum* L.) under drought stress. **Archives of Agronomy and Soil Science**, v. 64, n. 4, p. 574–587, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1080/03650340.2017.1362105>.
- RODRÍGUEZ, 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, Feb. 2008. DOI: <https://doi.org/10.1038/ismej.2007.106>.
- ROLLI, E.; MARASCO, R.; VIGANI, G.; ETTOUMI, B.; MAPELLI, F.; DEANGELIS, M. L.; GANDOLFI, C.; CASATI, E.; PREVITALI, F.; GERBINO, R.; CEI, F. P.; BORIN, S.; SORLINI, C.; ZOCCHI, G.; DAFFONCHIO, D. Improved plant resistance to drought is promoted by the root-associated microbiome as a water stress-dependent trait. **Environmental Microbiology**, v. 17, n. 2, p. 316–331, Feb. 2015. DOI: <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12439>.
- 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: <https://doi.org/10.15406/mojes.2018.03.00094>.
- SAH, S. K.; REDDY, K. R.; LI, J. Absciscic acid and abiotic stress tolerance in crop plants. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, 571, May 2016. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00571>.
- SALEEM, A. R.; BRUNETTI, C.; KHALID, A.; DELLA ROCCA, G.; RAO, A.; EMILIANI, G.; DE CARLO, A.; MAHMOOD, T.; CENTRITTO, M. Drought response of *Mucuna pruriens* (L.) DC. inoculated with ACC deaminase and IAA producing rhizobacteria. **PLoS One**, v. 13, e0191218, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0191218>.
- SANDHYA, V.; ALI, S. Z.; GROVER, M.; REDDY, G.; VENKATESWARLU, B. Effect of plant growth promoting *Pseudomonas* spp. on compatible solutes, antioxidant status and plant growth of maize under drought stress. **Plant Growth Regulation**, v. 62, p. 21–30, May 2010. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10725-010-9479-4>.
- SARMA, R. K.; SAIKIA, R. Alleviation of drought stress in mung bean by strain *Pseudomonas aeruginosa* GGRJ21. **Plant and Soil**, v. 377, p. 111–126, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1981-9>.
- SELEIMAN, M. F.; AL-SUHAIBANI, N.; ALI, N.; AKMAL, M.; ALOTAIBI, M.; REFAY, Y.; DIDAROGLU, T.; ABDUL-WAJID, H. H.; BATTAGLIA, M. L. Drought stress impacts on plants and different approaches to alleviate its adverse effects. **Plants**, v. 10, n. 2, p. 259–284, 2021. <https://doi.org/10.3390/plants10020259>.

- SELVAKUMAR, G.; PANNEERSELVAM, P.; GANESHAMURTHY, A. N. Bacterial mediated alleviation of abiotic stress in crops. In: MAHESHWARI, D. K. (ed.). **Bacteria in agrobiology**: stress management. Heidelberg: Springer, 2012. p. 205–224.
- SHARMA, P.; KHANNA, V.; KUMARI, P. Efficacy of aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC)-deaminase-producing rhizobacteria in ameliorating water stress in chickpea under axenic conditions. **African Journal of Microbiology Research**, v. 7, n. 50, p. 5749–5757, Dec. 2013. DOI: <https://doi.org/10.5897/AJMR2013.5918>.
- SHINTU, P. V.; JAYARAM, K. M. Phosphate solubilising bacteria (*Bacillus polymyxa*) - an effective approach to mitigate drought in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). **Tropical Plant Research**, v. 2, n. 1, p. 17–22, Feb. 2015.
- SILVA, E. C. da; ALBUQUERQUE, M. B. de; AZEVEDO NETO, A. D. de; SILVA JUNIOR, C. D. da. Drought and its consequences to plants—from individual to ecosystem. In: AKINCI, S. (ed.). **Responses of organisms to water stress**. London: InTech, 2013. DOI: <https://doi.org/10.5772/53833>.
- SINGH, P.; TIWARI, A.; SINGH, S. P.; ASTHANA, R. K. Desiccation induced changes in osmolytes production and the antioxidative defence 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>.
- SU, Y.-H.; LIU, Y.-B.; ZHANG, X.-S. Auxin–cytokinin interaction regulates meristem development. **Molecular Plant**, v. 4, n. 4, p. 616–625, July 2011. DOI: <https://doi.org/10.1093/mp/ssp007>.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I. M.; MURPHY, A. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017. 858 p.
- TIMMUSK, S.; TIMMUSK, K.; BEHERS, L. Rhizobacterial plant drought stress tolerance enhancement: towards sustainable water resource management and food security. **Journal of Food Security**, v. 1, n. 1, p. 6–9, 2013.
- TIMMUSK, S.; ABD EL-DAIM, I. A.; COPOLOVICI, L.; TANILAS, T.; KÄNNASTE, A.; BEHERS, L.; NEVO, E.; SEISENBAEVA, G.; STENSTRÖM, E.; NIINEMETS, Ü. Drought-tolerance of wheat improved by rhizosphere bacteria from harsh environments: enhanced biomass production and reduced emissions of stress volatiles. **PLoS One**, v. 9, e96086, May 2014. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0096086>.
- ULLAH, A.; AKBAR, A.; LUO, Q.; KHAN, A. H.; MANGHWAR, H.; SHABAN, M.; YANG, X. Microbiome diversity in cotton rhizosphere under normal and drought conditions. **Microbial Ecology**, v. 77, p. 429–439, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00248-018-1260-7>.
- UNITED NATIONS. **Transforming our world**: the 2030 agenda for sustainable development. 2015. Disponível em <https://sdgs.un.org/2030agenda>. Acesso em: 09 ago. 2023.
- VACHERON, J.; DESBROSSES, G.; BOUFFAULD, M.-L.; TOURAINE, B.; MOËNNE-LOCCOZ, Y.; MULLER, D.; LEGENDREL, L.; WISNIEWSKI-DYÉ, F.; PRIGENT-COMBARIET, C. Plant growth-promoting rhizobacteria and root system functioning. **Frontiers in Plant Science**, v. 4, 356, Sept. 2013. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00356>.
- VAISHNAV, A.; CHOUDHARY, D. K. Regulation of drought-responsive gene expression in *Glycine max* L. Merrill is mediated through *Pseudomonas simiae* strain AU. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 38, p. 333–342, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00344-018-9846-3>.
- VAISHNAV, A.; VARMA, A.; TUTEJA, N.; CHOUDHARY, D. K. Characterization of bacterial volatiles and their impact on plant health under abiotic stress. In: CHOUDHARY, D. K.; SHARMA, A. K.; AGARWAL, P.; VARMA, A.; TUTEJA, N. (ed.). **Volatiles and food security**: role of volatiles in agro-ecosystems. Singapore: Springer, 2017. p. 15–24. DOI: https://doi.org/10.1007/978-981-10-5553-9_2.
- VILCHEZ, J. I.; GARCÍA-FONTANA, C.; ROMÁN-NARANJO, D.; GONZÁLEZ-LÓPEZ, J.; MANZANERA, M. Plant drought tolerance enhancement by trehalose production of desiccation-tolerant microorganisms. **Frontiers in Microbiology**, v. 7, 1577, Sept. 2016. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01577>.
- VURUKONDA, S. S. K. P.; VARDHARAJULA, S.; SHRIVASTAVA, M.; SKZ, A. Multifunctional *Pseudomonas putida* strain FBKV2 from arid rhizosphere soil and its growth promotional effects on maize under drought stress. **Rhizosphere**, v. 1, p. 4–13, June 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2016.07.005>.
- WANG, C.-J.; YANG, W.; WANG, C.; GU, C.; NIU, D.-D.; LIU, H.-X.; WANG Y.; GUO, J.-H. Induction of drought tolerance in cucumber plants by a consortium of three plant growth-promoting rhizobacterium strains. **PLoS One**, v. 7, e52565, Dec. 2012. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052565>.
- WILSON, D. Endophyte: the evolution of a term, and clarification of its use and definition. **Oikos**, v. 73, n. 2, p. 274–276, June 1995. DOI: <https://doi.org/10.2307/3545919>.
- WU, Q.-S.; ZOU, Y.-N.; FATHI ABD-ALLAH, E. Mycorrhizal association and ROS in plants. In: AHMAD, P. (ed.). **Oxidative damage to plants**: antioxidant networks and signaling. Cambridge: Academic Press, 2014. p. 453–475. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-799963-0.00015-0>.

XU, P.; CHEN, F.; MANNAS, J. P.; FELDMAN, T.; SUMNER, L. W.; ROOSSINCK, M. J. Virus infection improves drought tolerance. **New Phytologist**, v. 180, n. 4, p. 911–921, Dec. 2008. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02627.x>.

YADAV, S. N.; SINGH, A. K.; PETER, J. K.; MASI, H.; BENJAMIN, J. C.; SINGH, D. K.; CHAUDHARY, S.; RAMTEKE, P. W.; OJHA, S. K. Study of exopolysaccharide containing PGPR on growth of okra plant under water stress conditions. **International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences**, v. 7, n. 11, p. 3337–3374, Nov. 2018. DOI: <https://doi.org/10.20546/ijcmas.2018.711.385>.

YAMAGUCHI, S. Gibberellin metabolism and its regulation. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, p. 225–251, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092804>.

YANG, J.; KLOPPER, 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>.

ZAFAR-UL-HYE, M.; DANISH, S.; ABBAS, M.; AHMAD, M.; MUNIR, T. M. ACC deaminase producing PGPR *Bacillus amyloliquefaciens* and *Agrobacterium fabrum* along with biochar improve wheat productivity under drought stress. **Agronomy**, v. 9, 343, June 2019. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy9070343>.

ZHANG, H.; WEI, S.; HU, W.; XIAO, L.; TANG, M. Arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis* increased potassium content and expression of genes encoding potassium channels in *Lycium barbarum*. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, 440, Mar. 2017. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00440>.

