

# Rizobactérias: Uma visão geral da importância para Plantas e Agrossistemas

*Rhizobacteria: An overview at the importance for Plants and Agrosystems*

*Rhizobacteria: Una visión general de la importancia para las Plantas y Agrosistemas*

**Glória Regina Botelho<sup>4</sup>**

**Marivaine Brasil<sup>5</sup>**

## RESUMO

As recentes preocupações ambientais levaram à busca por modelos sustentáveis de uso dos recursos naturais. A agricultura convencional tem causado consideráveis impactos nos solos e nas águas, tornando-se necessário a adoção de técnicas agrícolas que mantenham a produtividade, com o mínimo de dano ambiental. Diversas abordagens e técnicas têm sido propostas para reduzir esses impactos. Uma dessas estratégias é a utilização da microbiota do solo capaz de induzir o desenvolvimento de plantas, controlar suas doenças e pragas e até degradar

compostos xenobióticos (biorremediação). Estudos sobre a relação entre raízes e microbiota são essenciais para a obtenção de produtos biológicos com aplicações agrícolas (bioinsumos) seguros e viáveis. Esses estudos incluem o entendimento das interações entre planta e microbiota, a influência dos vegetais sobre microrganismos benéficos ao seu crescimento, os mecanismos que esses possuem para estimular as plantas, para que sejam consolidados com uma ferramenta biotecnológica eficiente em agrossistemas sustentáveis. Esta revisão aborda as principais interações microrganismos-plantas, com foco nas bactérias denominadas Rizobactérias Promotoras de Crescimento de Plantas (RPCP). Resume e discute aspectos importantes, tais como a modulação de comunidades microbianas, os mecanismos de promoção de crescimento de plantas por RPCP e a utilização como produtos biológicos. São enfatizados *Pseudomonas spp.* do grupo

---

<sup>4</sup> Profa. Dra. Centro de Ciências Rurais (CCR); Coordenadoria Especial de Ciências Biológicas e Agronômicas (CBA); Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC) *Campus* de Curitibanos. E-mail: [gloria.botelho@ufsc.br](mailto:gloria.botelho@ufsc.br)

<sup>5</sup> Profa. Dra. Laboratório de Genética e Microrganismos Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (UFMS) *Campus* do Pantanal. Email: [marivaine.brasil@ufms.br](mailto:marivaine.brasil@ufms.br)

fluorescente e *Bacillus spp.*, por serem comuns na maioria de raízes de plantas e já utilizados como produtos biológicos. Apesar dos avanços obtidos até o momento, há muito o que ser estudado e explorado na ampla diversidade microbológica rizosférica.

**Palavras-chave:** Rizosfera; Colonização; Mecanismos; Bioinsumos; *Pseudomonas*; *Bacillus*.

## ABSTRACT

Recent environmental concerns have led to the search for sustainable models for the use of natural resources. Conventional agriculture has caused considerable impacts on soil and water, making it necessary to adopt agricultural techniques that maintain productivity and minimal environmental damage. Several approaches and techniques have been proposed to reduce these impacts. One of these strategies is the use of soil microbiota capable of inducing the plant development, controlling their diseases and pests and even degrading xenobiotic compounds (bioremediation). Studies on the relationship between roots and microbiota are essential for obtaining safe and viable biological products with agricultural applications (bioinputs). These studies include understanding the interactions between plant and microbiota, the influence of plants on beneficial microorganisms to their growth, the mechanisms they have to stimulate plants, so that they can be an efficient biotechnological tool in sustainable agrosystems. This review addresses the main

microorganism-plant interactions, focusing on bacteria called Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR). It summarizes and discusses important aspects, such as the modulation of microbial communities, the mechanisms for promoting plant growth by PGPR and their use as biological products. Emphasis is placed on *Pseudomonas spp.* from fluorescent group and *Bacillus spp.*, as they are common in most plant roots and already used as biological products. Despite the advances made so far, there is much to be studied and explored in the wide rhizospheric microbiological diversity.

**Keywords:** Rhizosphere; Colonization; Mechanisms; Bioinputs; *Pseudomonas*; *Bacillus*.

## RESUMEN

Las preocupaciones ambientales recientes han llevado a la búsqueda de modelos sostenibles para el uso de los recursos naturales. La agricultura convencional ha causado impactos considerables en el suelo y el agua, por lo que es necesario adoptar técnicas agrícolas que mantengan la productividad, con un daño ambiental mínimo. Se han propuesto varios enfoques y técnicas para reducir estos impactos. Una de estas estrategias es el aprovechamiento de la microbiota del suelo capaz de inducir el desarrollo de las plantas, controlar sus enfermedades y plagas e incluso degradar compuestos xenobióticos (biorremediación). Los estudios sobre la relación entre raíces y microbiota son

esenciales para obtener productos biológicos seguros y viables con aplicaciones agrícolas (bioinsumos). Estos estudios incluyen comprender las interacciones entre planta y microbiota, la influencia de las plantas sobre los microorganismos benéficos para su crecimiento, los mecanismos que tienen para estimular las plantas, para que puedan consolidarse como una herramienta biotecnológica eficiente en agrosistemas sostenibles. Esta revisión aborda las principales interacciones microorganismo-planta, centrándose en las bacterias denominadas Rizobacterias Promotoras del Crecimiento Vegetal (RPCP). Resume y discute aspectos importantes, como la modulación de las comunidades microbianas, los mecanismos para promover el crecimiento vegetal por RPCP y su uso como productos biológicos. Se hace énfasis en *Pseudomonas* spp. del grupo fluorescente y *Bacillus* spp., ya que son comunes en la mayoría de las raíces de las plantas y ya se utilizan como productos biológicos. A pesar de los avances realizados hasta el momento, queda mucho por estudiar y explorar en la amplia diversidad microbiológica rizosférica.

**Palabras-clave:** Rizosfera; Colonización; Mecanismos; Bioinsumos; *Pseudomonas*; *Bacillus*.

## Introdução

A rizosfera, região do solo próxima às raízes, é colonizada por múltiplos microrganismos pertencentes a todos os

domínios (CARDOSO; ANDREOTE, 2016). A influência da rizosfera sobre os microrganismos se dá pela deposição de compostos orgânicos, através de rizodepositados (LYNCH, 1990) em um ambiente onde originalmente, esses compostos são escassos, o solo. É no solo onde se encontra a maior comunidade e diversidade microbiana (BALOTA, 2018), sendo a bacteriana de maior número. Por este motivo, o efeito rizosférico é mais pronunciado nessa comunidade (BAZIN *et al.*, 1990; BALOTA, 2018).

As relações ecológicas benéficas entre plantas e microrganismos, especialmente bactérias, vêm sendo estudadas ao longo dos anos, em diferentes regiões do mundo (HUNGRIA; NEVES, 1986; LYNCH, 1990; BALDANI; BALDANI, 2005; AHMAD *et al.*, 2008; MOREIRA; SIQUEIRA, 2006; MUS *et al.*, 2016; WEKESA *et al.*, 2021; GOHIL *et al.*, 2022). Os estudos sobre fixação biológica de nitrogênio (FBN), simbiótica e associativa investigaram as comunidades bacterianas associadas às raízes. A partir desses estudos, diversos mecanismos de promoção de crescimento de plantas, tais como produção de fitohormônios, solubilização de fosfatos, além da FBN foram descritos e alguns gêneros bacterianos, comuns nas rizosferas de espécies vegetais, possuem mais de um mecanismo (ROCHA *et al.* 2018; BASHAN; BASHAN, 2010). Dentre esses, pode-se citar *Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Bacillus* e rizóbios (BASHAN; BASHAN, 2010; MALIK; SINDHU,

2011; GOHIL *et al.*, 2022) evidenciando a multifuncionalidade desses microrganismos. Essas bactérias são denominadas de Rizobactérias Promotoras de Crescimento de Plantas (RPCP) e estão sendo utilizadas para o desenvolvimento e consolidação de tecnologias agrícolas conservacionistas, hoje, denominadas de bioinsumos (MAPA, 2021). Entretanto, há muito a ser estudado, já que apenas cerca de 10% da diversidade microbiana do solo (MOREIRA; SIQUEIRA, 2006) e, conseqüentemente, dos microrganismos associados às raízes são conhecidos, em um país que possui a maior biodiversidade conhecida do planeta.

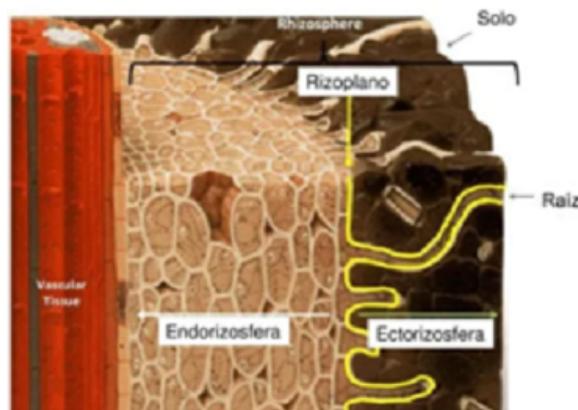
### 1 A rizosfera: *habitat*, efeitos e modulação da comunidade microbiana.

As raízes alteram as características químicas e físicas do solo e tornam-no um *habitat* especializado que estimula a

microbiota (PHILIPPOT *et al.*, 2013). Por sua vez, a influência dessa comunidade é importante, uma vez que é pelas raízes que as plantas absorvem água e nutrientes e essas podem também ser a porta de entrada de fitopatógenos.

O termo rizosfera, proposto por Hiltner há mais de cem anos, foi inicialmente criado para definir a interação entre bactérias e raízes de leguminosas (LYNCH, 1990). Atualmente, o termo define a área do solo sob a influência das raízes das plantas. Estudos subsequentes concluíram que a rizosfera consiste em três regiões diferentes classificadas como: endorrizosfera que compõe os tecidos radiculares; rizoplano, definido pela superfície bidimensional da raiz e ectorrizosfera (figura 1) que representa o solo adjacente (ROMAGNOLI; ANDREOTE, 2016; LYNCH, 1990).

Figura 1 As regiões da rizosfera



Fonte: McNEAR Jr. (2013).

No entanto, o termo endorrizosfera foi questionado (KLOEPPER *et al.*, 1992) porque,

semanticamente, poderia determinar uma zona do nicho ecológico e não exatamente um

nicho dentro da planta. Além disso, não há um padrão e isso poderia confundir a determinação precisa do nicho e dos grupos microbianos ali existentes. Finalmente, alguns autores propuseram a eliminação do termo, adotando apenas rizosfera e rizoplano, termos usados para descrever nichos externos aos tecidos radiculares. A definição de um termo para o nicho interno às raízes, ainda causa divergências e diversos autores ainda utilizam o termo “endorrizosfera”. Entretanto, o crescente interesse por microrganismos que colonizam os tecidos vegetais fez com que o termo “endofítico” fosse adotado para os microrganismos ali encontrados. Esses microrganismos são descritos como aqueles que passam, pelo menos, parte de seu ciclo de vida no interior das plantas (HARDOIM *et al.*, 2015).

As interações bioquímicas entre microrganismos e plantas incrementam a comunidade microbiana próxima à rizosfera (LYNCH, 1990; DENNIS *et al.*, 2010; ROMAGNOLI; ANDREOTE, 2016), pela deposição de compostos orgânicos pela raiz que, prontamente, são utilizados pela microbiota edáfica, habituada à baixa disponibilidade de nutrientes no solo, sendo um atrativo para as populações capazes de metabolizá-los. Esse efeito rizosférico é mais evidente nas bactérias, pois essa é a maior comunidade no solo (CARDOSO; ANDREOTE, 2016; MOREIRA; SIQUEIRA, 2006), inclusive confirmado por estudos de metagenômica (KNIGHTS *et al.*, 2021).

A rizodeposição (*rhiza*, raiz em grego) é considerada a principal fonte de carbono para o solo e a quantidade varia de acordo com as espécies vegetais e as condições ambientais (WHIPPS, 1990; MOMMER *et al.*, 2016; HASSAN *et al.*, 2019). Valores de 10 a 100 mg de carbono/g de peso seco da raiz ou 20% dos fotossintetizados foram descritos como rizodeposição de plantas (WHIPPS, 1990; DENNIS *et al.*, 2010). Mais recentemente, foi mencionada quantidade de cerca de 30% a 50% dos fotossintetizados, dependendo da espécie vegetal (ROMAGNOLI; ANDREOTE, 2016).

Os rizodepositados podem ter diversas origens como, mucilagem, células da coifa, lisados celulares, secreções, mucigel e exsudatos (HASSAN *et al.*, 2019). A coifa produz mucilagem que protege a raiz da dessecação, aderindo-se ao solo e aos microrganismos que podem usá-la como fonte de nutriente. A quantidade de mucilagem e sua composição dependem da espécie, do genótipo, do estágio de desenvolvimento, condições de crescimento e de outras interações bióticas da planta (KRISTIN; MIRANDA, 2013; BACKER *et al.*, 2018). No milho, por exemplo, a mucilagem é, basicamente, constituída por  $\beta$  1-4 glucanos, com polímeros hidrofílicos de galactose e fucose e menor quantidade de xilose, arabinose, ácidos galacturônicos, alguns compostos fenólicos e proteínas (LYNCH, 1990; NGUYEN, 2009).

A composição parece determinar a comunidade microbiana atraída para as raízes. Mandimba *et al.* (1986) observaram quimiotaxia específica de isolados diazotróficos à mucilagem de milho. O estudo dessas interações pode auxiliar na seleção de microrganismos promotores de crescimento mais capacitados a sobreviver e colonizar raízes de diferentes espécies vegetais. As células desprendidas da raiz e os exsudatos liberam diversos compostos orgânicos e proteínas que atraem microrganismos benéficos que inibem aqueles patogênicos (HASSAN *et al.*, 2019). As células liberadas da coifa podem significar uma grande fonte de nutrientes para os microrganismos. As raízes de milho, por exemplo, podem liberar aproximadamente 10.0000 células/ dia (LYNCH, 1990), tornando-se uma fonte de C importante para a microbiota, favorecendo o estabelecimento de comunidades que mantêm interações positivas com a planta, estimulando seu desenvolvimento.

Os exsudatos são considerados a principal forma de rizodeposição, sendo compostos pelos principais produtos do metabolismo celular, como açúcares, aminoácidos e ácidos orgânicos (LYNCH, 1990; JONES *et al.*, 2004; JONES *et al.*, 2009; LIMA *et al.*, 2014; HASSAN *et al.*, 2019). Os exsudatos de milho, por exemplo, são compostos, principalmente, por açúcares (maior porcentagem), compostos fenólicos, ácidos orgânicos e aminoácidos (LIMA *et al.*, 2014). São os principais responsáveis pela

especificidade da microbiota do solo que se agrega à rizosfera, ocasionando o fenômeno denominado “Efeito rizosférico” (BERENDSEN *et al.*, 2012; PASCALE *et al.*, 2020). Sua composição pode variar, devido a diversos fatores bióticos e abióticos, tais como o estágio fenológico da planta, tipo de solo, clima (GRAY; SMITH, 2005; DENNIS *et al.*, 2010; HASSAN *et al.*, 2019), inclusive, a microbiota associada. Lima *et al.* (2014) observaram o perfil dos exsudatos de raízes de milho tratadas com ácido húmico e a estirpe HRC 54 de *Herbaspirillum seropedicae* e concluíram que o tratamento com a bactéria elevou a exsudação de compostos nitrogenados e terpenos.

Alguns autores demonstraram a estreita relação bioquímica, molecular e genética entre a exsudação e as rizobactérias (ZHANG *et al.*, 2014; FENG *et al.*, 2018; FENG *et al.*, 2019). Determinados quimiorreceptores presentes nas células da rizobactéria *Bacillus velezensis* SQR9 reconheceram compostos como ácido málico, ácido fumárico, ácido glucônico, ácido glicérico, lisina, serina, alanina e manose, presentes nos exsudatos de abóbora. Dessa maneira, esses quimiorreceptores podem direcionar a quimiotaxia da rizobactéria aos exsudatos da raiz e, conseqüentemente, à colonização rizosférica (FENG *et al.*, 2019).

A rizosfera aumenta a disponibilidade de nutrientes (especialmente C) e incrementa a comunidade microbiana associada às raízes, bem como, seleciona os microrganismos que têm a capacidade de assimilar os compostos

excretados (DENNIS *et al.*, 2010; PHILIPPOT *et al.*, 2013; MOMMER *et al.*, 2016; PASCALE *et al.*, 2020). Logo, os exsudatos são capazes de moldar a comunidade microbiana associada à rizosfera (rizobioma). Uma parte da exsudação ocorre através de processo ativo, com gasto de ATP, o que poderia explicar, também, o controle pela planta na colonização rizosférica (DENNIS *et al.*, 2010).

Nas regiões meristemáticas da raiz, grande parte da exsudação ocorre por processo passivo (BAIS *et al.*, 2006; DENNIS *et al.*, 2010; HASSAN *et al.*, 2019). Nessas regiões, observa-se a extrusão de compostos inibidores de organismos patogênicos ou atrativos para microrganismos simbióticos e associativos (DENNIS *et al.*, 2010; DROGUE *et al.*, 2012; HASSAN *et al.*, 2019), um outro fator de controle da colonização. A fucose que ocorre em paredes de células de raízes de milho é importante nos sistemas de reconhecimento de simbioses-hospedeiro-patógeno.

A presença de flavonoides em exsudatos é descrita na literatura, como um dos principais compostos para o reconhecimento bioquímico e molecular entre plantas e microrganismos simbiotes e RPCP (Rizobactérias Promotoras de Crescimento de Plantas) (ABDEL-LATEIF *et al.*, 2012; DROGUE *et al.*, 2012; LIU; MURRAY, 2016), assim como, na ativação de mecanismos de resistência à patógenos (SHAW *et al.*, 2006; LU *et al.*, 2017). Os flavonoides são liberados pelas raízes de leguminosas e são os

sinalizadores moleculares para ativar a expressão dos genes reguladores da nodulação, especialmente as proteínas NodD, em rizóbios no processo simbiótico (PERRET *et al.*, 2000).

Para o estudo de colonização de raízes por espécies microbianas, especialmente de bactérias com efeito benéfico, é necessário determinar as principais áreas de colonização na rizosfera. Isso pode facilitar o entendimento e adoção de metodologias que auxiliem no conhecimento e na manipulação dessas comunidades microbianas (PHILIPPOT *et al.*, 2013), como ferramentas biotecnológicas para sustentabilidade de atividades agrícolas. Diversas técnicas têm mostrado os principais locais e etapas de colonização microbiana (GAMALERO *et al.*, 2003; KNIGHTS *et al.*, 2021).

As técnicas que utilizam anticorpos fluorescentes, sondas de oligonucleotídeos com marcadores fluorescentes são ferramentas no estudo da distribuição e localização de microrganismos promotores de crescimento (GAMALERO *et al.*, 2003; SOTTERO, 2003; KNIGHTS *et al.*, 2021). Estudos utilizando essas abordagens mostram que a comunidade microbiana reduz de fora para dentro das raízes (LYNCH, 1990) e também se torna menos diversa.

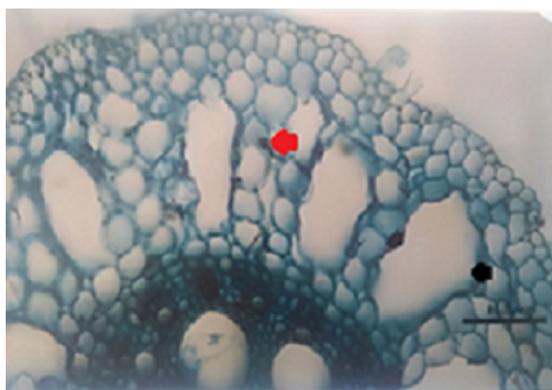
Os microrganismos que habitam os tecidos internos das raízes são chamados de endofíticos. Existem diferentes definições para o termo "endofítico" (KLOEPPER *et al.*, 1992; AZEVEDO *et al.*, 2002). Wilson (1995) definiu

como microrganismos endofíticos, bactérias e fungos que colonizam completamente os tecidos internos das plantas durante parte ou todo o ciclo de vida, sem causar sintomas de doença (COMPANT *et al.*, 2010; KANDEL *et al.*, 2017; WHITE *et al.*, 2019). Esta definição é considerada apropriada para definir esses microrganismos.

Diversos gêneros de bactérias, comuns na rizosfera, tais como *Pseudomonas*, *Azospirillum*, *Acetobacter*, *Herbaspirillum*,

*Bacillus* podem ser encontrados nos tecidos vegetais (MAREQUE *et al.*, 2018). Esses microrganismos podem colonizar a epiderme, pelos radiculares, espaços intercelulares do córtex e até penetrar nas células. A estirpe BR-5 de *Pseudomonas fluorescens* foi detectada nos tecidos radiculares de milho em que se observou modificações no córtex de plantas inoculadas (BOTELHO *et al.*, 1998) (figura 2).

**Figura 2** Corte anatômico de raiz de milho inoculado com estirpe de *P. fluorescens*



**Obs:** Seta vermelha – Células bacterianas. Setas pretas - lacunas formadas no tecido vegetal pela inoculação da estirpe.

Fonte: Botelho et al. (1998)

## 2 Bactérias promotoras de crescimento comuns na rizosfera e seus mecanismos

O efeito da rizosfera, apesar de modular a microbiota, não é específico e pode influenciar diferentes grupos morfológicos, fisiológicos e taxonômicos. Entre as bactérias, sendo essas a maior comunidade edáfica, análises metagenômicas de comunidades associadas a raízes de diferentes vegetais

mostraram que os filos Proteobacteria, Actinobacteria, Bacteroidetes e Firmicutes são os mais comuns (BULGARELLI *et al.*, 2013; PASCALE *et al.* 2020).

O filo Proteobacteria que representa parte mais significativa da comunidade na rizosfera, são bactérias Gram-negativas, com grande versatilidade metabólica e são divididas em cinco linhagens filogenéticas ( $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ,  $\delta$  e  $\epsilon$  proteobacteria) (KERSTERS *et al.*,

2006). Alguns gêneros são comumente descritos em análises de rizosfera, como *Azotobacter*, *Alcaligenes*, *Spirillum*, *Pseudomonas*. O grupo fluorescente do gênero *Pseudomonas* é amplamente citado como RPCP em diferentes espécies vegetais (BOTELHO; MENDONÇA-HAGLER, 2006; QESSAOUI *et al.*, 2019; SURESH *et al.*, 2022). É pertencente a  $\gamma$ -Proteobacteria (KERSTERS *et al.*, 2006) e quando cultivado em meio específico, emite fluorescência sob luz UV, em comprimento de onda próximo a 370 nm.

Dentre os demais filos citados, alguns gêneros do Firmicutes, como *Bacillus* são estudados e utilizados como RPCP, devido a características tais como, resistência e facilidade de manipulação (Dos SANTOS; VARAVALLO, 2011; CHERIF-SILINI *et al.*, 2016), além da presença constante em rizosfera, mesmo sendo menos abundantes (MOREIRA; SIQUEIRA, 2006). Grande parte das bactérias pertencentes ao filo é Gram-positiva, com baixo conteúdo de G+C no DNA e formadora de endósporos (GALPERIN, 2013). O gênero *Bacillus* pertence a classe *Bacilli* e diversas espécies são conhecidas como eficientes no controle de doenças e pragas de plantas (GALPERIN, 2013; BRAGA JUNIOR *et al.*, 2017; TURATTO *et al.*, 2018, TIAN *et al.*, 2022).

As RPCP, especialmente, os gêneros *Pseudomonas* do grupo fluorescente e *Bacillus* possuem diversos mecanismos de promoção de crescimento de plantas que podem ser

divididos em dois grupos: mecanismos de efeito direto e de efeito indireto (GLICK, 2012; BACKER *et al.*, 2018). Os mecanismos de efeito direto, geralmente, estão relacionados à ação no crescimento pela disponibilização de nutrientes ou fitohormônios (ou seus precursores) para a planta. Os mecanismos de efeito indireto inibem patógenos de plantas, promovendo seu crescimento. Dentro desses, serão discutidos alguns como, a FBN, solubilização de fosfatos, produção de fitohormônios, como AIA (Ácido Indol-Acético), produção de ACC desaminase, produção de sideróforos, de antibióticos e enzimas extracelulares (COMPANT *et al.*, 2010; BACKER *et al.*, 2018; ADEDAYO *et al.*, 2022). Os gêneros *Pseudomonas* e *Bacillus* possuem mais de uma habilidade para promoção de crescimento vegetal (MALIK, 2011; QESSAOUI *et al.*, 2020; ERCOLE *et al.*, 2021), possibilitando a seleção de indivíduos multifuncionais que possam ser utilizados separadamente ou em misturas para produtos biológicos.

A FBN não é o mecanismo mais estudado entre *Pseudomonas* e *Bacillus* para a indução do crescimento de plantas. Entretanto, fixadores de N de *Pseudomonas* têm sido isolados de gramíneas, como arroz (DESNOUES *et al.*, 2003), trigo (VENIERAKI *et al.* 2011) e cana-de-açúcar (LI *et al.*, 2017), assim como *Bacillus* (DING *et al.*, 2005; SINGH *et al.*, 2020). As análises dos autores em planta mostraram que parte do N fixado pelas bactérias é transferido para as plantas,

mas, não há uma definição, se essa quantidade é suficiente para suprir as necessidades dos vegetais.

O fósforo (P) é um dos elementos mais importantes para as plantas por participar de moléculas essenciais ao seu crescimento e reprodução, como DNA e ATP. No solo, esse elemento é dividido em dois grupos: fósforo inorgânico (Pi) e fósforo orgânico (Po). Sua disponibilidade independe de sua natureza química e pode ser classificada em formas lábeis, moderadamente lábeis e não lábeis (Dos SANTOS *et al.*, 2008). Em solos tropicais, a dinâmica desse elemento é complexa e, em geral, sua disponibilidade está abaixo do necessário para o desenvolvimento normal de plantas cultiváveis (LOPES, 1983), além de sua baixa mobilidade. Em solos ácidos, o P ocorre na solução do solo na forma de íon ortofosfato ( $H_2PO_4^-$ ). Na fração sólida, esse se combina com metais, tais como Fe, Al e Ca, formando fosfatos e também na matéria orgânica (MO) (RAIJ *et al.*, 2001). Para suprir as necessidades das culturas, é necessária a aplicação de altas doses de adubação fosfatada para manter a rentabilidade. Entretanto, calcula-se que 75% do P aplicado no solo seja perdido por retenção às suas partículas (MOREIRA; SIQUEIRA, 2006), tornando-o, também, indisponível às plantas.

A dinâmica de disponibilização do P no solo passa pela sua microbiota e nesse sentido, microrganismos mineralizam e solubilizam fosfatos (RICHARDSON, 2001). Dentre esses, *Pseudomonas* e *Bacillus* têm

mostrado resultados significativos nos processos de solubilização de fosfatos (RICHARDSON; SIMPSON, 2011; KALAYU, 2019; MAZZUCO *et al.*, 2023), aumentando sua disponibilidade para plantas, associado ou não à adubação fosfatada.

Os microrganismos possuem diferentes estratégias para solubilizar P e a principal é a redução de pH pela produção de ácidos orgânicos ou a liberação de prótons (RICHARDSON; SIMPSON, 2011; SATYAPRAKASH *et al.*, 2017). *Pseudomonas* e *Bacillus* podem produzir ácido cítrico, ácido succínico, ácido fumárico, ácido glucônico, ácido 2- $\alpha$  cetoglucônico, como produto de seu metabolismo (SELVI *et al.*, 2017). A quantidade e o tipo de ácido excretado são dependentes do organismo. Entretanto, os ácidos glucônico e 2- $\alpha$  cetoglucônico são mais frequentemente detectados no processo de solubilização de fosfatos (SATYAPRAKASH *et al.*, 2017). O ácido glucônico foi descrito em *Pseudomonas* e o ácido 2- $\alpha$  cetoglucônico em *Bacillus* (RODRIGUEZ; FRAGA, 1999; SELVI *et al.*, 2017). Estudos correlacionam isolados solubilizadores de fosfatos dos dois gêneros ao crescimento de diversas plantas, tais como feijão mungo e milho (VIRUEL *et al.*, 2014; AHMAD *et al.*, 2019), ervilha (OTEINO *et al.*, 2015) e bracinga (BARCELLOS *et al.*, 2021).

O AIA é o fitohormônio da classe das auxinas mais comumente produzido por rizobactérias (KESWANI *et al.*, 2020). Cerca de 80% dessa comunidade é capaz de produzir essa substância (CHERIF-SILINI *et*

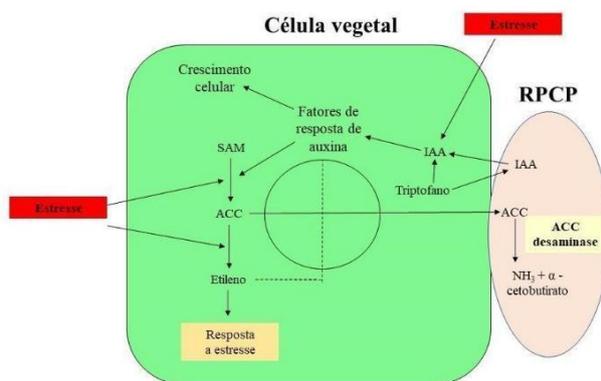
al., 2016). Sua função nos vegetais superiores é a regulação do crescimento de caules e coleótilos e alongamento radicular (TAIZ; ZEIGER, 2004). *Pseudomonas* e *Bacillus* são tipicamente produtores de AIA e com ação efetiva no desenvolvimento vegetal (CHERIF-SILINI *et al.*, 2016; MELIANI *et al.*, 2017; BALBINOT *et al.*, 2020). O AIA pode ser sintetizado por diferentes vias bioquímicas, sendo que a rota mais comum utiliza L-triptofano como precursor (Figura 3), mas algumas bactérias podem produzi-lo sem sua presença (KESWANI *et al.*, 2020). Karnwal (2009) avaliou a capacidade de isolados de *Pseudomonas* fluorescente com efeito no crescimento de arroz, de produzir AIA, sem e com a adição de triptofano em meio de cultivo. Observou que dois isolados selecionados produziram AIA sem triptofano e que a produção aumentava com a adição da substância, em diferentes concentrações. Isto também foi observado em isolado de *Bacillus* obtido de tomate (ÇAKMAKÇI *et al.*, 2007) e de oliveira (RAMOS *et al.*, 2021).

O etileno é um hormônio gasoso importante na regulação do crescimento e desenvolvimento vegetal e está relacionado à resposta da planta a diferentes tipos de estresse (GLICK, 2014). Os estresses bióticos e abióticos aumentam a produção de etileno

que tem como precursor o mono (1)-carboxilato-1-aminociclopropano (ACC) (Figura 3). Algumas RPCP são capazes de produzir ACC desaminase (ACCD) que transforma ACC em  $\text{NH}_3$  e  $\alpha$ -cetobutirato (HONMA; SHIMOMURA, 1978), reduzindo, assim, a produção de etileno que pode inibir o crescimento e causar a morte, dependendo da quantidade.

As cepas de *Pseudomonas* e *Bacillus* são capazes de produzir a ACC desaminase. O gene da produção de ACCD está presente em diferentes espécies de *Pseudomonas* que atuam no crescimento e desenvolvimento de espécies vegetais (GLICK; NASCIMENTO, 2021). A presença de ACCD também foi detectada em isolados de *Bacillus*, indivíduos halotolerantes que foram capazes de regular a biossíntese de etileno em milho, aumentando o crescimento vegetal em condições de estresse salino (MISRA; CHAUHAN, 2020). São essas condições de estresse, especialmente abiótico devido às acentuadas mudanças climáticas, que têm impulsionado o estudo e a seleção de RPCP produtoras de ACCD (OROZCO-MOSQUEDA *et al.*, 2020; DUAN *et al.*, 2021) para garantir o crescimento das plantas e, conseqüentemente, a produção de alimentos.

**Figura 3 Produção de AIA e ACC desaminase por Rizobactérias.**



Obs: ACC - 1-carboxilato 1-aminociclopropano; AIA – Ácido indol 3-acético; SAM - S-adenosil-L-Metionina  
 Fonte: Adaptado e modificado de Glick (2014) e Orozco-Mosqueda et al. (2020)

Em ambientes em que a disponibilidade de Fe é limitante, como na rizosfera, os microrganismos excretam compostos de baixo peso molecular que são quelantes de íon férrico ( $\text{Fe}^{+3}$ ), transportando o elemento para o interior de suas células (GUPTA; GOPAL, 2008). Esses compostos são denominados sideróforos. Esses são divididos em três famílias, de acordo com características funcionais: hidroximatos, carboxilatos e catecóis, sendo esse último, a forma mais comum produzida por bactérias (KUMAR et al., 2018).

A produção de sideróforo por rizobactérias pode atuar como um mecanismo de promoção de crescimento direto, por disponibilizar o Fe capturado para o vegetal, ou indireto, por competir pelo elemento com microrganismos com sistema de captação de Fe menos eficiente, como alguns fitopatógenos, inibindo seu crescimento e, conseqüentemente,

impedindo seu ataque à planta (KUMAR et al., 2018).

*Pseudomonas* são mais comumente descritas como produtoras de sideróforos (SULOCHANA et al., 2014). Pioverdinas, sideróforos produzidos por *Pseudomonas* fluorescente são capazes de fornecer Fe para as plantas mais eficientemente que os quelantes sintéticos (LURTHY et al., 2020). Esses autores observaram que a produção de pioverdina por *Pseudomonas* fluorescente afetou positivamente a nutrição de Fe em ervilhas. *Bacillus* também produzem sideróforos e podem incrementar o crescimento vegetal. Liu et al. (2017) observaram que a inoculação de estirpes de *Bacillus* e *Paenibacillus*, produtores de sideróforos, influenciou a nutrição de Fe e o crescimento de amendoim.

O efeito indireto de rizobactérias no crescimento vegetal está relacionado a sua capacidade de produzir metabólitos

secundários que inibem o crescimento de fitopatógenos, protegendo, dessa maneira, a planta. São diversos os metabólitos produzidos por rizobactérias, incluindo *Bacillus* e *Pseudomonas*. Dentre esses estão enzimas extracelulares, sideróforos e antibióticos (JADHAV *et al.*, 2017; KUMAR *et al.*, RAAIJMAKERS; MAZZOLA, 2018).

As enzimas hidrolíticas extracelulares excretadas por rizobactérias degradam componentes da parede celular dos fitopatógenos. Cerca de 80% da parede celular de fungos é composta de polissacarídeos, como quitina, quitosana,  $\beta$ -glucanos, dentre outros (JADHAV *et al.*, 2017). Proteínas e lipídeos estão presentes em menor quantidade e estão relacionados com o transporte de água e a proteção contra a dessecação (COX; HOOLEY, 2009). As rizobactérias produzem quitinase, glucanase, protease que são responsáveis pela lise da parede celular de fitopatógenos. Há maior número de relatos de *Bacillus* produtores de enzimas hidrolíticas capazes de inibir o crescimento de fungos fitopatogênicos (JADHAV *et al.*, 2017), tais como *Rhizoctonia solani* em batata (SABER *et al.*, 2015; PUTRI *et al.*, 2021). Porém, as *Pseudomonas* podem excretar enzimas extracelulares, tais como glucanase (SURYADI *et al.*, 2014).

Uma série de antibióticos são produzidos por rizobactérias como por exemplo, aqueles do grupo das fenazinas e fluoroglucínóis, os quais são produzidos por várias espécies de *Pseudomonas*

fluorescentes, com ação inibitória a diversos fitopatogênicos (HAAS; DÉFAGO, 2005). Solos descritos como supressivos ou nos quais algumas doenças não se manifestam, apresentam comunidades produtoras de antibióticos (WELLER *et al.*, 2002). Na região noroeste dos E.U.A, solos supressivos ao Mal-do-pé do trigo causado por *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*, apresentaram comunidade significativa de *Pseudomonas* fluorescente produtora de antibióticos fenazinas e fluoroglucínóis. Uma estirpe de *P. fluorescens* produtora de ácido fenazina-1-carboxílico (PCA) (Figura 4) foi confirmada como efetiva contra a doença, através de análises com mutantes sem o gene para produção de PCA (Phz<sup>-</sup>), reforçando a importância do antibiótico na supressão da doença na rizosfera (THOMASHOW; WELLER, 1988). Outros patógenos foram controlados por ação de fenazinas (BIESSY; FILION, 2018).

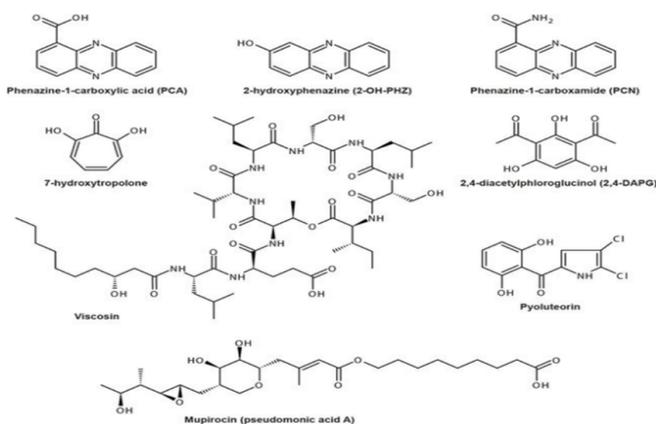
Diversos compostos de fenazina são produzidos por *Pseudomonas* spp., além do PCA, tais como: fenazina-1-carboxamida (PCN), ácido 2-hidroxifenazina-1-carboxílico (2-OH-PCA) e 2-hidroxifenazina (2-OH-PHZ) (MAVRODI *et al.*, 2006). De maneira geral, todos os compostos podem inibir diferentes fitopatógenos, mas alguns são mais específicos. Duas estirpes de *P. chlororaphis* e *P. synxantha*, produtoras de PCA, não inibiram a podridão da raiz em tomate, enquanto PCL1391, também *P. chlororaphis* produtora

de PCN controlou a doença (CHIN-A-WOENG *et al.*, 2001).

O composto 2,4-diacetilfluoroglucinol (DAPG) é um derivado de fluoroglucinol que contribui para supressão de doenças em solos (BIESSY; FILION, 2021), como o Mal-do-pé do trigo (COOK, 2003) e podridão negra da raiz do tabaco (ALMARIO *et al.*, 2014). O papel do DAPG em solos supressivos ao Mal-do-pé foi

comprovado em diferentes experimentos nos E.U.A e na Holanda (BIESSY; FILION, 2021). Comunidade expressiva de *Pseudomonas* produtoras de DAPG foram detectadas em solos supressivos, enquanto estava ausente ou em baixa quantidade em solos condutivos (em que ocorre a doença) (De SOUZA *et al.*, 2003).

**Figura 4 Antibióticos produzidos por *Pseudomonas* fluorescente.**



Fonte: Zboralski & Filion (2020).

O gênero *Bacillus* produz uma gama de antibióticos, tais como surfactina, difcidina e bacteriocinas, classificados de acordo com suas vias biossintéticas (ZHAO; KUIPERS, 2016; LI *et al.*, 2020). Vários desses antibióticos estão relacionados à inibição de patógenos, como uma estirpe de *B. velezensis* produtora de antibióticos como iturina que foi capaz de inibir a podridão amarga da maçã causada por *Colletotrichum gloeosporioides* (KIM *et al.*, 2021). É interessante ressaltar que os antibióticos descritos, tanto em

*Pseudomonas*, quanto em *Bacillus* têm sido descritos como indutores de resistência sistêmica em vegetais (BIESSY; FILION, 2018; BIESSY; FILION, 2021; LI *et al.*, 2021).

A resistência induzida ocorre naturalmente como resultado da infecção limitada, particularmente, quando a planta desenvolve uma reação hipersensitiva que pode ser desencadeada por diversos fatores, tais como químicos e microrganismos (Van LOON *et al.*, 1998). É sistêmica, quando a capacidade de defesa da planta ocorre em

tecidos que não foram primariamente infectados. Neste caso, é denominada Resistência Sistêmica Adquirida (SAR – *Systemic Acquired Resistance*) e é ocasionada por microrganismos patogênicos (YU *et al.*, 2022). Caracteriza-se pela ativação do ácido salicílico (SA) e de proteínas-relacionadas à patogênese (PRs), cuja expressão pode ser estimulada por enzimas extracelulares como  $\beta$ -glucanases e quitinases ou mesmo antibióticos (Van LOON *et al.*, 1998, YU *et al.*, 2022).

As rizobactérias podem induzir resistência em plantas, sendo denominada Resistência Sistêmica Induzida (ISR – *Induced Systemic Resistance*). A via de sinalização de ISR foi descrita, inicialmente, como independente da produção de SA e dependente de ácido jasmônico (JA) e etileno (ET), mas estudos mostraram que as duas rotas podem ser utilizadas (NIU *et al.*, 2011). A ISR foi apontada como o mecanismo responsável pela inibição de diversos fitopatógenos por estirpes de *Bacillus* e *Pseudomonas* e estudos vêm sendo desenvolvidos para compreender as interações que desencadeiam tal sistema nas plantas (NIU *et al.*, 2011).

### 3 As RPCP e os bioinsumos

Os primeiros bioinsumos produzidos com RPCP foram os inoculantes à base de rizóbios, em 1956. Ao longo dos anos, a pesquisa científica tem apontado a microbiota associada às plantas, como forma de se

desenvolver insumos agrícolas ecologicamente amigáveis e sustentáveis. Assim, intensificou-se a procura por microrganismos promotores de crescimento e neste contexto, destacaram-se as Rizobactérias. Os gêneros *Pseudomonas* fluorescente e *Bacillus* têm recebido estudos mais intensos, por serem colonizadores de raízes de plantas em diferentes regiões do planeta, por promoverem o seu crescimento e pela facilidade de manipulação (KALAYU, 2019; DUAN *et al.*, 2021).

O governo brasileiro lançou em 2020, o Programa Nacional de Bioinsumos que tem como marco regulatório o decreto nº10.375 de 26 de maio de 2020 que tem “como finalidade de ampliar e de fortalecer a utilização de bioinsumos no País para beneficiar o setor agropecuário”. Mais uma vez, destacaram-se *Bacillus* e *Pseudomonas* devido a multiplicidade de mecanismos de indução de crescimento vegetal que podem classificá-las nas categorias descritas no Programa.

Mais de 268 produtos biológicos foram registrados no Brasil nos últimos 20 anos (ARAÚJO, 2022), grande parte desses, à base de *Bacillus* e *Pseudomonas*. Produtos para controle de doenças são descritos (BETTIOL *et al.*, 2012) e já com ampla aceitação. Mais recentemente, produtos à base dos dois gêneros, solubilizadores de fosfatos têm chegado ao mercado, além de produtores de AIA e ACC desaminase que conferem resistência a situações de estresses, tais como

seca ou salinidade (MISRA; CHAUHAN, 2020; DUAN *et al.*, 2021).

A proposta mais recente é a multifuncionalidade dos produtos biológicos. Combinações de estirpes bacterianas e até mesmo, diferentes microrganismos com capacidades múltiplas, têm sido empregados, ampliando o espectro de ação desses produtos. Por isso, as pesquisas estão sendo incentivadas e aprofundadas.

Atualmente, grande parte dos bioinsumos utilizados no país é produzida por grandes empresas nacionais e multinacionais. Alguns agricultores e/ou cooperativas têm produzido biológicos dentro da propriedade, denominados bioprodutos *on farm*. A multiplicação de microrganismos *on farm* é regulamentada, através da legislação do Ministério de Agricultura, Pecuária e Abastecimento (MAPA), pelo Decreto nº 6.913, de 2009, que determina “ficam isentos de registro os produtos fitossanitários com uso aprovado para a agricultura orgânica produzidos exclusivamente para uso próprio.”. Entretanto, atualmente, há, na Câmara e no Senado, uma discussão sobre a regulamentação dos produtos *on farm* (SENADO, 2022).

A produção de biológicos *on farm* é uma estratégia dos agricultores para reduzir custos e dependência de grandes empresas. Porém, é necessário que esta multiplicação seja feita de modo a respeitar todas as regras de assepsia (esterilização e desinfecção), em todas as fases do sistema de produção, para

evitar contaminações, iniciando pela compra de produtos de procedência garantida. Além da contaminação do sistema, há a possibilidade de multiplicação de microrganismos patogênicos à saúde humana e/ou animal, assim como, não ocorrer a multiplicação do microrganismo-alvo (SANTOS *et al.*, 2020), caso essas regras não sejam respeitadas. Neste sentido, é necessário que haja ampla discussão e informação entre os interessados, para consolidação dos bioprodutos, como alternativa para agrossistemas mais sustentáveis.

## 4 Conclusão

As rizobactérias, especialmente *Bacillus* e *Pseudomonas* fluorescente apresentam uma gama de mecanismos de promoção e proteção vegetal que constantemente têm sido elucidados. Paralelamente, estudos sobre os processos de reconhecimento e interação planta-bactérias auxiliam na seleção de isolados mais eficientes na colonização radicular, ou mesmo de tecidos vegetais, incrementando seu uso e ação como produto biológico ou bioinsumo.

Atualmente, a multifuncionalidade desses produtos tem sido apontada. Para isso, é necessário que estudos de compatibilidade entre estirpes sejam ampliados tanto *in vitro*, quanto *in planta*. Como compatibilidade não se deve considerar apenas aspectos de ausência de antibiose, mas também, a própria inativação dos mecanismos existentes em cada um dos indivíduos combinados.

Entretanto, o uso de produtos biológicos à base de um único indivíduo não deve ser negligenciado. Gêneros como *Bacillus* e *Pseudomonas* fluorescente, típicas rizobactérias, coevoluíram com plantas ao longo de milhares de anos, diversificaram-se em diferentes espécies que, possivelmente, ainda não são acessadas, especialmente, em um país que comporta a maior biodiversidade do mundo e é um dos maiores produtores de alimentos.

As possibilidades são amplas. São necessárias pesquisas com critérios rígidos e investimentos para se atingir sistemas de produção agrícola sustentáveis, utilizando a microbiota associada às plantas.

## Referências

- ABDEL-LATEIF, K.; DIDIER, B.; HOCHER, V. The role of flavonoids in the establishment of plant roots endosymbioses with arbuscular mycorrhiza fungi, rhizobia and Frankia bacteria. **Plant Signaling & Behavior**, v. 7, n. 6, p. 636-641, 2012. doi: [10.4161/psb.20039](https://doi.org/10.4161/psb.20039).
- ADEDAYO, A.A.; BABALOLA, O.O.; PRIGENT-COMBARET, C.; CRUZ, C.; STEFAN, M.; KUTU, F.; GLICK, B.R. *Solanum lycopersicum* production in the agricultural system: a review. **PeerJ**, v 10, p. 1-32, 2022. <http://doi.org/10.7717/peerj.13405>.
- AHMAD, F.; AHMAD, I.; KHAN, M.S. Screening of free-living rhizospheric bacteria or their multiple plant growth promoting activities. **Microbiological Research**, n.163, p. 173-181, 2008. Doi: [10.1016/j.micres.2006.04.001](https://doi.org/10.1016/j.micres.2006.04.001).
- AHMAD, M.; ADOL, Z.; HUSSAIN, A.; MUMTAZ, M.Z.; NAFEEES, M.; AHMAD, I.; JAMIL, M. Potential of phosphate solubilizing bacillus strains for improving growth and nutrient uptake in mungbean and maize crops. **Pak. J. Agri. Sci.**, v.56, n.2, p.283-289, 2019. Doi: [10.21162/PAKJAS/19.7285](https://doi.org/10.21162/PAKJAS/19.7285)
- ALMARIO, J.; MULLER, D.; DÉFAGO, G.; MOËNNE-LOCCOZ, Y. Rhizosphere ecology and phytoprotection in soils naturally suppressive to *Thielaviopsis* black root rot of tobacco. **Environmental Microbiology**, v.16, p.1949–1960, 2014. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12459>
- ARAÚJO, G. A agricultura de base biológica no Brasil. Disponível em: <https://diariodocomercio.com.br/opiniao/a-agricultura-a-de-base-biologica-no-brasil/>. Acesso em: 27 set 2022.
- AZEVEDO, J.L.; MACCHERONI, W. J.; ARAÚJO, W. L.; PEREIRA, J. O. Microrganismos endofíticos e seu papel em plantas tropicais. In: SERAFINI, L. A.;
- BARROS, N. M.; AZEVEDO, J. L. (eds). **Biociência: avanços na agricultura e na agroindústria**. EDUCS - Editora da Universidade de Caxias do Sul, Caxias do Sul, 2002, p.233-268.
- BACKER, R.; ROKEM, J.S.; ILANGUMARAN, G.; LAMONT, J.; PRASLICKOVA, D.; RICCI, E.; SUBRAMANIAN, S.; SMITH, D.L. Plant-growth promoting rhizobacteria: context, mechanisms of action and roadmap to commercialization of biostimulants for sustainable agriculture. **Frontiers in plant science**, v.9, p. 1- 17, 2018. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01473>.
- BAIS, H.P.; WEIR, T.L.; PERRY, L.G.; GILROY, S.; VIVANCO, J.M. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. **Annual Review of Plant Biology**, v.57, p.233–266, 2006. DOI: [10.1146/annurev.arplant.57.032905.105159](https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105159)
- BALBINOT, W. G.; RODRIGUES, S.; BOTELHO, G.R. Isolates of *Bacillus* sp. from garlic: effect on corn development and plant growth-promoting mechanisms. **Revista Brasileira de Ciência Solo**, v. 44, p. 1-17, 2020. <https://doi.org/10.36783/18069657rbcs20200043>.
- BALDANI, J.I.; BALDANI, V.L.D. History on the biological nitrogen fixation research in graminaceous plants: special emphasis on the Brazilian experience. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v.77, n.3, p.549-579, 2005. <https://doi.org/10.1590/S0001-37652005000300014>.
- BALOTA, E. L. **Manejo e qualidade biológica do solo**. Editora UFV, Viçosa, 2018, 279p.
- BARCELLOS, D.; DAMBROS, V.G.; KONDO, Y.R.; FLORES, A.V.; STINGHEN, J.C.; BOTELHO, G.R. Influence of fluorescent *Pseudomonas* on the

growth of *Mimosa scabrella* seedlings. **Pesquisa Florestal Brasileira**, v. 41, p.1-6, 2021. <https://doi.org/10.4336/2021.pfb.41e201902078>

BASHAN, Y.; De-BASHAN, L.E. Chapter two - How the plant growth-promoting bacterium *Azospirillum* promotes plant growth - a critical assessment. **Advances in Agronomy**, v.108, p.77-136, 2010. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(10\)08002-8](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(10)08002-8).

BAZIN, M.J., MARKHAM, P.; SCOTT, E.M. Population dynamics and rhizosphere interactions. In: LYNCH, J.M. (ed) **The rhizosphere**. John Wiley & Sons Ltd., Chichester, p. 99-128, 1990.

BERENDSEN, R. L.; PIETERSE, C.M.J.; BAKKER, P.A.H.M. The rhizosphere microbiome and plant health. **Trends Plant Sci.**, v.17, p.478-486, 2012. doi: 10.1016/j.tplants.2012.04.001.

BETTIOL, W.; MORANDI, M.A.B.; PINTO, Z.V.; de PAULA JÚNIOR; CORRÊA, É.B.; MOURA, A.B.; LUCON, C.M.M.; COSTA, J. de c. do B.; BEZERRA, J.L. **Produtos comerciais à base de agentes de biocontrole de doenças de plantas**. Jaguariúna: Embrapa Meio Ambiente, 2012. 155 p. (Documentos 88)

BIESSY, A.; FILION, M. Phenazines in plant-beneficial *Pseudomonas* spp.: biosynthesis, regulation, function and genomics. **Environmental Microbiology**, v.20, n.11, p.3905-3917, 2018. doi: 10.1111/1462-2920.14395.

BIESSY, A.; FILION, M. Phloroglucinol derivatives in plant-beneficial *Pseudomonas* spp.: biosynthesis, regulation, and functions. **Metabolites**, v.11, p. 1-19, 2021. doi: 10.1111/1462-2920.14395

BOTELHO, G.R.; GUIMARÃES, V.; De BONIS, M.; FONSECA, M.E.F.; HAGLER, A.N.; HAGLER, L.C.M. Ecology of a plant growth-promoting strain of *Pseudomonas fluorescens* colonizing the maize endorhizosphere in tropical soil. **World Journal of Microbiology & Biotechnology**, v. 14, p. 499-504, 1998. <https://link.springer.com/article/10.1023/A:1008867427451>

BOTELHO, G.R.; MENDONÇA-HAGLER, L. Fluorescent *Pseudomonads* associated with the rhizosphere of crops - an overview. **Brazilian Journal of Microbiology**, v.37, p.401-416, 2006. <https://doi.org/10.1590/S1517-83822006000400001>.

BULGARELLI, D.; SCHLAEPPI, K.; SPAEPEN, S.; van THEMAAT, E.V.L.; SCHULZE-LEFERT, P. Structure and functions of the bacterial microbiota

of plants. **Annual Review of Plant Biology**., v.64, p.807-838, 2013. doi:10.1146/annurev-arplant-050312-120106.

BRAGA JUNIOR, G.M.; CHAGAS JUNIOR, A.F.; CHAGAS, L.F.B.; de CARVALHO FILHO, M.R.; MILLER, L. de o.; dos SANTOS, G.R. Controle biológico de fitopatógenos por *Bacillus subtilis* in vitro. **Biota Amazônia**, v.7, n.3, p.45-51, 2017. <http://dx.doi.org/10.18561/2179-5746/biotaamazonia.v7n3p45-51>.

CARDOSO, E. J. B.N.; ANDREOTE, F. D. (Ed.). **Microbiologia do solo**. 2. Ed. Piracicaba: ESALQ, 2016.

CHERIF-SILINI, H.; SILINI, A.; YAHIAOUI, B.; OUZARI, I.; BOUDABOUS, A. Phylogenetic and plant-growth-promoting characteristics of *Bacillus* isolated from the wheat rhizosphere. **Annals of Microbiology**, v. 66, p.1087-1097, 2016. <https://annalsmicrobiology.biomedcentral.com/articles/10.1007/s13213-016-1194-6>

CHIN-A-WOENG, T. F.C.; WOENG, C.A.; OATES, T.; LUGTENBERG, B.J.J.; BLOEMBERG, G.V. Introduction of the phzH gene of *Pseudomonas chlororaphis* PCL1391 extends the range of biocontrol ability of phenazine-1-carboxylic acid-producing *Pseudomonas* spp. strains. **Molecular Plant Microbe Interact**, v.14, p.1006-1015, 2001. <https://doi.org/10.1094/MPMI.2001.14.8.1006>

COMPANT, S.; CLÉMENT, C.; SESSITSCH, A. Plant growth-promoting bacteria in the rhizo- and endosphere of plants: their role, colonization, mechanisms involved and prospects for utilization. **Soil Biology and Biochemistry**, v.42, p.669-678, 2010. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.11.024>

COOK, R.J. Take-all of wheat. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, v.62, p.73-86, 2003. [https://doi.org/10.1016/S0885-5765\(03\)00042-0](https://doi.org/10.1016/S0885-5765(03)00042-0)

COX, P. W.; HOOLEY, P. Hydrophobins: New prospects for biotechnology. **Fungal Biology Reviews**, v.23, p.40-47, 2009. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2009.09.001>.

ÇAKMAKÇI, R.; DÖNMEZ, M.F.; ERDOĞAN, Ü. The Effect of plant growth promoting rhizobacteria on barley seedling growth, nutrient uptake, some soil properties, and bacterial counts. **Turkish Journal of Agriculture and Forestry**, v.31, 189-199, 2007. <https://journals.tubitak.gov.tr/agriculture/vol31/iss3/7>.

DENNIS, P.G.; MILLER, A.J.; HIRSCH, P.R. Are exudate more important other sources of rhizodeposits in structuring rhizosphere bacterial communities? **FEMS Microbiology Ecology**, v. 77, p. 313-327, 2010.

<https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2010.00860.x>

DESNOUES, N.; LIN, M.; GUO, X.; MA, L.; CARREÑO-LOPEZ, R.; ELMERICH, C. Nitrogen fixation genetics and regulation in a *Pseudomonas stutzeri* strain associated with rice. **Microbiology**, v.149, p.2251–2262, 2003.

<https://doi.org/10.1099/mic.0.26270-0>.

De SOUZA, J.T.; WELLER, D.M.; RAAIJMAKERS, J.M. Frequency, diversity, and activity of 2, 4-diacetylphloroglucinol-producing fluorescent *Pseudomonas* spp. in Dutch take-all decline soils. **Phytopathology**, v.93, p.54–63, 2003.

<https://doi.org/10.1094/PHTO.2003.93.1.54>.

DING, Y.; WANG, J.; CHEN, S. Isolation and identification of nitrogen-fixing bacilli from plant rhizospheres in Beijing region. **Journal of Applied Microbiology**, v. 99, p.1271–1281, 2005.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2005.02738.x>.

Dos SANTOS, D.R.; GATIBONI, L.C.; KAMINSKI, J. Fatores que afetam a disponibilidade do fósforo e o manejo da adubação fosfatada em solos sob sistema plantio direto. **Ciência Rural**, v.38, n.2, p.576-586. 2008.

<https://doi.org/10.1590/S0103-84782008000200049>.

Dos SANTOS, T.T.; VARAVALLO, M.A. Aplicação de microrganismos endofíticos na agricultura e na produção de substâncias de interesse econômico. **Semina: Ciências Biológicas e da Saúde**, v. 32, n. 2, p. 199-212, 2011.

<https://doi.org/10.5433/1679-0367.2011v32n2p199>.

DROGUE, B.; DORÉ, H.; BORLAND, S.; WISNIEWSKI-DYÉ, F.; PRIGENT-COMBARET, C. Which specificity in cooperation between phytostimulating rhizobacteria and plants? **Research in microbiology**, v.163, p. 500-510, 2012. <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2012.08.006>.

DUAN, B.; LI, L.; CHEN, G.; SU-ZHOU, C.; LI, Y.; MERKERYAN, H.; LIU, W.; LIU, X.

1-Aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase-producing plant growth-promoting rhizobacteria improve drought stress tolerance in grapevine (*Vitis vinifera* L.). **Frontier in Plant Science**, v.12, p. 1-15, 2021.

<https://doi.org/10.3389/fpls.2021.706990>

ERCOLE, T.G.; SAVI, D.C.; ADAMOSKI, D.; KAVA, V.M.; HUNGRIA, M.; GALLI-TERASAWA, L.V.

Diversity of maize (*Zea mays* L.) rhizobacteria with potential to promote plant growth. **Brazilian Journal of Microbiology**, v. 52, n.4, p.1-17, 2021.

<https://doi.org/10.1007/s42770-021-00596-y>.

FENG, H.; ZHANG, N.; FU, R.; LIU, Y.; KRELL, T.; DU, W.; SHAO, J.; SHEN, Q.; ZHANG, R.

Recognition of dominant attractants by key chemoreceptors mediates recruitment of plant growth-promoting rhizobacteria. **Environmental microbiology**, v. 21, n.1, p. 402-415, 2019.

<https://doi.org/10.1111/1462-2920.14472>.

FENG, H.; ZHANG, N.; DU, W.; ZHANG, H.; LIU, Y.; FU, R.; SHAO, J.; ZHANG, G.; SHEN, Q.; ZHANG, R. Identification of chemotaxis compounds in root exudates and their chemoreceptors in plant growth-promoting rhizobacteria *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9. **Molecular plant-microbe interactions**, v. 31, n.10, p.995-1005, 2018.

<https://doi.org/10.1094/MPMI-01-18-0003-R>,

GALPERIN, M.Y. Genome diversity of spore-forming Firmicutes. **Microbiology Spectrum**, v.1, n.2, p. 1-26, 2013.

<https://doi.org/10.1128/microbiolspectrum.TBS-0015-2012>

GAMALERO, E.; FRACCHIA, L.; CAVALETTO, M.; GARBAYE, J.; FREY-KLETT, P.; VARESE, G.C.; MARTINOTTI, M.G. Characterization of functional traits of two fluorescent pseudomonads isolated from basidiomes of ectomycorrhizal fungi. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 35, n.1, p. 55-65, 2003.

GLICK, B.R. Plant growth-promoting bacteria: mechanisms and applications. **Scientifica**, v.5, 1-15, 2012. <https://doi.org/10.6064/2012/963401>.

GLICK, B.R. Bacteria with ACC deaminase can promote plant growth and help to feed the world. **Microbiological Research**, v.169, p. 30–39, 2014. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2013.09.009>

GLICK, B.R.; NASCIMENTO, F.X. *Pseudomonas* 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (acc) deaminase and its role in beneficial plant-microbe interactions. **Microorganisms**, v.9, p.1-15, 2021. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9122467>

GOHIL, R. B.; RAVAL, V.H.; PANCHAL, R.R.; RAJPUT, K.N. Plant growth-promoting activity of *Bacillus* sp. pg-8 isolated from fermented panchagavya and its effect on the growth of *Arachis hypogea*. **Frontiers in Agronomy**, v.4, p.1- 13, 2022.

<https://doi.org/10.3389/fagro.2022.805454>.

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

GUPTA, A.; GOPAL, M. Siderophore production by plant growth promoting rhizobacteria. **Indian Journal of Agricultural Research.**, v.42, n.2, p.153 -156, 2008. <https://www.researchgate.net/publication/333244678>

HAAS, D.; DÉFAGO, G. Biological control of soil-borne pathogens by fluorescent pseudomonads. **Nature Reviews Microbiology**, v.3, p. 307–319, 2005. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1129>

HARDOIM, R. P.; van OVERBEEK, L.; BERG, G.; PIRTTILA, A.M.; COMPANT, S.; CAMPISANO, A.; DÖRING, M.; SESSITSCH. The hidden world within plants: ecological and evolutionary considerations for defining functioning of microbial endophytes. **Microbiology and molecular biology reviews**, v. 79, n.3, p.293-320, 2015. <https://doi.org/10.1128/MMBR.00050-14>

HASSAN, M.K.; McINROY, J.A.; KLOEPPER, J.W. The interactions of rhizodeposits with Plant Growth-Promoting Rhizobacteria in the rhizosphere: a review. **Agriculture**, v. 9, n. 142, p.1-13, 2019. <https://doi.org/10.3390/agriculture9070142>

HONMA, M.; SHIMOMURA, T. Metabolism of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid. **Agricultural and Biological Chemistry**. v. 43, p.1825–31, 1978. <https://doi.org/10.1271/bbb1961.42.1825>

HUNGRIA, M.; NEVES, M.C.P. Ontogenia da fixação biológica do nitrogênio em *Phaseolus vulgaris*. **Pesquisa Agropecuária. Brasileira**, v.21, n.7, p. 715-730, 1986. <https://seer.sct.embrapa.br/index.php/pab/article/view/14878>

JADHAV, H.P.; SHAIKH, S.S.; SAYYED, R.Z. Role of hydrolytic enzymes of rhizoflora in biocontrol of fungal phytopathogens: an overview. In: MEHNAZ, S. **Rhizotrophs: plant growth promotion to bioremediation, microorganisms for sustainability 2**. Springer Nature: Singapore, 2017. Cap. 9. p. 183-203. [https://doi.org/10.1007/978-981-10-4862-3\\_9](https://doi.org/10.1007/978-981-10-4862-3_9)

JONES, D.L.; NGUYEN, C.; FINLAY, R.D. Carbon flow in the rhizosphere:

carbon trading at the soil–root interface. **Plant Soil**, v.321, p.5–33, 2009. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-9925-0>

JONES, D.L.; HODGE, A.; KUZYAKOV, Y. Plant and mycorrhizal regulation of rhizodeposition. **New Phytologist**, v. 63, p. 459–480, 2004. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01130.x>

KALAYU, G. Phosphate solubilizing microorganisms: promising approach as biofertilizers. **International Journal of Agronomy**, v. 2019, p.1-7, 2019. <https://doi.org/10.1155/2019/4917256>.

KANDEL, S.L.; JOUBERT, P.M.; DOTY, S.L. Bacterial endophyte colonization and distribution within plants. **Microorganisms**, v.5, n. 77, p. 1-26, 2017. <https://doi.org/10.3390/microorganisms5040077>

KARNWAL, A. Production of indole acetic acid by fluorescent *Pseudomonas* in the presence of l-tryptophan and rice root exudate. **Journal of Plant Pathology**, v.91, n.1, p.61-63, 2009.

KERSTERS, K.; de VOS, P.; GILLIS, M.; SWINGS, J.; VANDAMME, P.; STACKEBRANDT, E. Introduction to the Proteobacteria. In: DWORKIN, M.; FALKOW, S.; ROSENBERG, E.; SCHLEIFER, K.H.; STACKEBRANDT, E. (eds) **The Prokaryotes**. Springer: New York, 2006. P.3-37. [https://doi.org/10.1007/0-387-30745-1\\_1](https://doi.org/10.1007/0-387-30745-1_1).

KESWANI, C.; SINGH, S.P.; CUETO, L.; GARCÍA-ESTRADA, C.; MEZAACHE-AICHOOR, S.; GLARE, T.R.; BORRIS, R.; SINGH, S.P.; BLÁZQUEZ, M.A.; SANSINENEA, E. Auxins of microbial origin and their use in agriculture. **Applied Microbiology and Biotechnology**, v.104, p.8549–8565, 2020. <https://doi.org/10.1007/s00253-020-10890-8>

KIM, Y.S.; LEE, Y.; CHEON, W.; PARK, J.; KWON, H-T.; BALARAJU, K.; KIM, J.; YOON, Y.J.; JEON, Y. Characterization of *Bacillus velezensis* AK-0 as a biocontrol agent against apple bitter rot caused by *Colletotrichum gloeosporioides*. **Scientific Reports**, v.1, p. 1-14, 2021. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-80231-2>.

KLOEPPER, J.W.; SCHIPPERS, B.; BAKKER, P.A.H.M. Proposed elimination of the term endorhizosphere. **Phytopathology**, 82(7), 726-727, 1992. <https://www.uu.nl/sites/default/files/phytopathol-kloepper-1992.pdf>

- KNIGHTS, H.E.; JORRIN, B.; HASKETT, T.L.; POOLE, P.S. Deciphering bacterial mechanisms of root colonization. **Environmental Microbiology Reports**, v.13, n.4, p.428–444, 2021. <https://doi.org/10.1111/1758-2229.12934>
- KRISTIN, A.; MIRANDA, H. The root microbiota—a fingerprint in the soil? **Plant Soil**, v.370, p.671–686, 2013. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1647-7>
- KUMAR, P.; THAKUR, S.; DHINGRA, G.K.; SINGH, A.; PAL, M.K.; HARSHVARDHAN, K.; DUBEY, R.C.; MAHESHWARI, D.K. Inoculation of siderophore producing rhizobacteria and their consortium for growth enhancement of wheat plant. **Biocatalysis and Agricultural Biotechnology**, v.15, p. 264-269, 2018. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2018.06.019>
- LI, H-B.; SINGH, R.K.; SINGH, P.; SONG, Q.Q.; XING, Y-X; YANG, L-T; LI, Y-R. Genetic diversity of nitrogen-fixing and plant growth promoting *Pseudomonas* species isolated from sugarcane rhizosphere. **Frontiers in Microbiology**, v.8, p.1-20, 2017. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01268>.
- LI, Z.; SONG, C.; YI, Y.; KUIPERS, O.P. Characterization of plant growth-promoting rhizobacteria from perennial ryegrass and genome mining of novel antimicrobial gene clusters. **BMC Genomics**, v.21, p. 1-11, 2020. <https://doi.org/10.1186/s12864-020-6563-7>.
- LIMA, L. da S.; OLIVARES, F.L.; de OLIVEIRA, R.R.; VEGAS, M.R.G.; AGUIAR, N.O.; CANELLAS, L.P. Root exudate profiling of maize seedlings inoculated with *Herbaspirillum seropedicae* and humic acids. **Chemical and Biological Technologies in Agriculture**, v.1, n.23, p.1-18, 2014. <http://www.chembioagro.com/content/1/1/23>.
- LIU, C-W; MURRAY, J.W. The role of flavonoids in nodulation host-range specificity: an update. **Plants (Basel)**, v. 5, n. 3, p. 1-13, 2016. <https://doi.org/10.3390/plants5030033>
- LIU, D.; YANG, Q.; GE, K.; HU, X.; QI, G.; DU, B.; LIU, K.; DING, Y. Promotion of iron nutrition and growth on peanut by *Paenibacillus illinoisensis* and *Bacillus* sp. strains in calcareous soil. **Brazilian journal of microbiology**, v. 48, p. 656–670, 2017. <https://doi.org/10.1016/j.bjm.2017.02.006>
- LOPES, A.S. **Solos sob cerrado**: características, propriedades e manejo. Piracicaba: Instituto da Potassa e Fosfato, 1983. 162 p.
- LU, Y.; CHEN, Q.; BU, Y.; LUO, R.; HAO, S.; ZHANG, J.; TIAN, J.; YAO, Y. Flavonoid accumulation plays an important role in the rust resistance of malus plant leaves. **Frontiers in Plant Science**, v.8, n. 1286, p. 1-13, 2017. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01286>
- LURTHY, T.; CANTAT, C.; JEUDY, C.; DECLERCK, P.; GALLARDO, K.; BARRAUD, C.; LEROY, F.; OURRY, A.; LEMANCEAU, P.; SALON, C.; MAZURIER, S. Impact of bacterial siderophores on iron status and ionome in *Pea*. **Frontiers in Plant Science**, v.11, n.730, p.1-12, 2020. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00730>
- LYNCH, J.M. **The rhizosphere**. John Wiley & Sons Ltd., Chichester, 1990, 458 p.
- MALIK, D.K.; SINDHU, S.S. Production of indole acetic acid by *Pseudomonas* sp.: effect of coinoculation with *Mesorhizobium* sp. *Cicer* on nodulation and plant growth of chickpea (*Cicer arietinum*). **Physiology and Molecular Biology of Plants**, v.17, n.1, p.25–32, 2011. <https://doi.org/10.1007/s12298-010-0041-7>
- MANDIMBA, G.; HEULIN, T.; BALLY, R.; GUCKERT, A.; BALANDREAU, J.
- Chemotaxis of free-living nitrogen-fixing bacteria towards maize mucilage. **Plant Soil**, v.90, n.129-139, 1986. <https://link.springer.com/article/10.1007/BF02277392>
- MAPA (Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento). **Conceitos**: Conheça a base conceitual do Programa Nacional de Bioinsumos. 2021. Disponível em: <https://www.gov.br/agricultura/pt-br/assuntos/inovacao/bioinsumos/o-programa/conceitos>. Acesso em: 27 julho 2022.
- McNEAR Jr., D.H. The Rhizosphere: roots, soil and everything in between. **Nature Education Knowledge**, v. 4, n.3, p.1, 2013.
- MAREQUE, C.; da SILVA, T.F.; VOLLÚ, R.E.; BERACOCHEA, M.; SELDIN, L.; BATTISTONI, F. The endophytic bacterial microbiota associated with sweet sorghum (*Sorghum bicolor*) is modulated by the application of chemical n fertilizer to the field. **International Journal of Genomics**, v. 2018, p. 1-10, 2018. <https://doi.org/10.1155/2018/7403670>
- MAVRODI, D. V.; BLANKENFELDT, W.; THOMASHOW, L.S. Phenazine compounds in fluorescent *Pseudomonas* spp. biosynthesis and regulation. **Annual Review of Phytopathology**,

v.44, p. 417–445, 2006.

<https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.44.013106.145710>

MAZZUCO, V.R.; TORRES JUNIOR, C. da C.; BOTELHO, G.R. Fluorescent *Pseudomonas* spp. and *Bacillus* spp. for phosphate solubilization and growth promotion of garlic. *Pesquisa Agropecuária Tropical*, v. 53, p.e75301, 2023. DOI: 10.1590/1983-40632023v5375301.

MELIANI, A.; BENSOLTANE, A.; BENIDIRE, L.; OUFDOU, K. Plant growth-promotion and IAA secretion with *Pseudomonas fluorescens* and *Pseudomonas putida*. **Research & Reviews: Journal of Botanical Sciences**, v.6, n.2, p. 16-24, 2017. <https://www.rroj.com/open-access/plan-t-growth-promotion-and-iaa-secretion-with-pseudomonas-fluorescens-and-pseudomonas-putida-.php?id=86017>.

MISRA, S.; CHAUHAN, P.S. ACC deaminase-producing rhizosphere competent *Bacillus* spp. mitigate salt stress and promote *Zea mays* growth by modulating ethylene metabolism. **3Biotech**, v.10, n.3, p.1-14, 2020. <https://doi.org/10.1007/s13205-020-2104-y>

MOMMER, L.; KIRKEGAARD, J.; van RUIJVEN, J. Root-root interaction: towards a rhizosphere framework. **Trends in plant science**, v. 21, n.3, p. 209- 217, 2016. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.01.009>

MOREIRA, F. M. de S.; SIQUEIRA, J.O. **Microbiologia e bioquímica do solo**. Lavras: UFLA, 2006. 729p.

MUS, F.; CROOK, M.B.; GARCIA, K.; COSTAS, A.G.; GEDDES, B.A.; KOURI, E.D.; PARAMASIVAN, P.; PETERS, J.W. Symbiotic nitrogen fixation and the challenges to its extension to Nonlegumes. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 82, n.13, p. 3698-3710, 2016. <https://doi.org/10.1128/AEM.01055-16>

NGUYEN, C. Rhizodeposition of organic c by plant: mechanisms and controls. In: LICHTFOUSE, E. et al. (eds.). **Sustainable Agriculture**. Springer, Dordrecht, p. 97-123, 2009.

NIU, D.D.; LIU, H-X; JIANG, C-H.; WANG, Y-P.; WANG, Q-Y.; JIN, H-L.; GUO, J-H. The plant growth-promoting rhizobacterium *Bacillus cereus* AR156 induces systemic resistance in *Arabidopsis thaliana* by simultaneously activating salicylate- and jasmonate/ethylene dependent signaling pathways. **Mol. Plant Microbe Interact.**, v. 24,

p.533–542, 2011.

<https://doi.org/10.1094/MPMI-09-10-0213>

OROZCO-MOSQUEDA, M. del C.; GLICK, B.R.; SANTOYO, G. ACC deaminase in plant growth-promoting bacteria (PGPB): An efficient mechanism to counter salt stress in crops. **Microbiological Research**, v. 235, p.1-10, 2020. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126439>

OTEINO, N.; LALLY, R.D.; KIWANUKA, S.; LLOYD, A.; RYAN, D.; GERMAINE, K.J.; DOWLING, D.N. Plant growth promotion induced by phosphate solubilizing endophytic *Pseudomonas* isolates. **Frontiers in Microbiology**, v.6, p. 1-9, 2015. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00745>

PASCALE, A.; PROIETTI, S.; PANTELIDES, I.S.; STRINGLIS, I.A. Modulation of the root microbiome by plant molecules: the basis for targeted disease suppression and plant growth promotion. **Frontiers in Plant Science**, v.10, p. 1-23, 2020. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01741>.

PERRET, X.; STAEHELIN, C.; BROUGHTON, W. J. Molecular basis of symbiotic promiscuity. **Microbiology and Molecular Biology Reviews**, v. 64, n. 1, p. 180-201, 2000. <https://doi.org/10.1128/MMBR.64.1.180-201.2000>

PHILIPPOT, L.; RAAIJIMAKERS, J.M.; LEMANCEAU, P.; Van Der PUTTEN, W.H. Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere. **Nature reviews Microbiology**, v.11, p.789-799, 2013. <https://www.nature.com/articles/nrmicro3109>

PUTRI, R.E.; MUBARIK, N.R.; AMBARSARI, L.; WAHYUDI, A.T. Antagonistic activity of glucanolytic bacteria *Bacillus subtilis* W3.15 against *Fusarium oxysporum* and its enzyme characterization. *Biodiveritas*, v.22, n.9, p.4067-4077, 2021. <https://doi.org/10.13057/biodiv/d220956>

QESSAOUI, R.; BOUHARROUD, R.; FURZE, J.N.; EL AALAOUI, M.; AKROUD, H.; AMARRAQUE, A.; van VAERENBERGH, J.; TAHZIMA, R.; MAYAD, E. H.; CHEBLI, B. Applications of new rhizobacteria *Pseudomonas* isolates in agroecology via fundamental processes complementing plant growth. **Scientific Reports**, v.9, p. 1-10, 2019. 2. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-49216-8>.

QESSAOUI, R.; BOUHARROUD, R.; BENHIMA, R.; MAYAD, EL H.; CHEBLI, B.; SERGHINI, M.A. Effects of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) on *Citrus macrophylla* rootstock. **Moroccan Journal of Agricultural Sciences**, v.1,

n. 2, p. 79-83, 2020.

<https://aarinena.org/wp-content/uploads/2021/05/Qessaoui-et-al-2020-MorJAgrScienc.pdf>

RAAIJMAKERS, J.M.; MAZZOLA, M. Diversity and natural functions of antibiotics produced by beneficial and plant pathogenic bacteria. **Annual Review of Phytopathology**, v.50, p.403–24, 2012. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-081211-172908>

RAIJ, B. van.; de ANDRADE, J.C.; CANTARELLA, H.; QUAGGIO, J.A. **Análise química para avaliação da fertilidade de solos tropicais**. Campinas: Instituto Agronômico, 2001. 285p. [https://www.iac.sp.gov.br/publicacoes/arquivos/Raij\\_et\\_al\\_2001\\_Metod\\_Anal\\_IAC.pdf](https://www.iac.sp.gov.br/publicacoes/arquivos/Raij_et_al_2001_Metod_Anal_IAC.pdf)

ROMAGNOLI E.M, ANDREOTE F.D. **Rizosfera**. 2016. In: Cardoso E.J.B.N. & Andreote F.D. *Microrbiologia do Solo*. 2ª ed. São Paulo, ESALQ/USP, 2016. 221 p.

RICHARDSON, A.E. Prospects for using soil microorganisms to improve the acquisition of phosphorus by plants. **Australian Journal of Plant Physiology**, v.28, n.9, p.897-90, 2001. <https://doi.org/10.1071/PP01093>

RAMOS, P. de P.; MELLONI, R.; SILVA, N.L.P.; MELLONI, E.G.P.; FERREIRA, G.M. dos R.; da SILVA, L. F. de O.; da SILVA, T. A. C. Isolamento, caracterização de rizobactérias e análise da produção de ácido indolacético visando ao enraizamento de estacas de oliveira (*Olea europaea* L.). **Ciência Florestal**., v. 31, n. 4, p. 1612-1630, 2021. <https://doi.org/10.5902/1980509838041>

RICHARDSON, A.E.; SIMPSON, R.J. Soil microorganisms mediating phosphorus availability. **Plant Physiology**, v.156, p. 989–996, 2011. <https://doi.org/10.1104/pp.111.175448>

ROCHA, W.S.; Dos SANTOS, M. M.; COLONIA, B. S. O.; CHAGAS JUNIOR, A.F. The ability of rhizobacteria to solubilize phosphate and synthesize of indoleacetic acid in cowpea. **Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável**, v. 13, n. 1, p. 116-121, 2018. <https://doi.org/10.18378/rvads.v13i1.5275>

RODRIGUEZ, H.; FRAGA, R. “Phosphate solubilizing bacteria and their role in plant growth promotion. **Biotechnology Advances**, v. 17, p. 319–339, 1999. [https://doi.org/10.1016/S0734-9750\(99\)00014-2](https://doi.org/10.1016/S0734-9750(99)00014-2).

SABER, W.I.A.; GHONEEM, K.M.; AL-A, A.A. Chitinase production by *Bacillus subtilis* ATCC

11774 and its effect on biocontrol of *Rhizoctonia* diseases of potato. **Acta Biologica Hungarica**, v.66, n.4, p. 436–448, 2015. <https://doi.org/10.1556/018.66.2015.4.8>

SANTOS, A.; DINNAS, S.; FEITOZA, A. Qualidade microbiológica de bioprodutos comerciais multiplicados *on farm* no Vale do São Francisco: dados preliminares. **Enciclopédia biosfera**, v. 17, n. 34, 2020. <https://www.conhecer.org.br/enciclop/2020D/qualidade.pdf>

SATYAPRAKASH, M.; NIKITHA, T.; REDDI, E.U.B.; SADHANA, B.; VANI, S. A review on phosphorous and phosphate solubilising bacteria and their role in plant nutrition. **International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences**, v. 6, p. 2133–2144, 2017. <https://doi.org/10.20546/ijcmas.2017.604.251>

SELVI, K. B.; PAUL, J.J.A.; VIJAYA, V.; SARASWATHI, K. Analyzing the efficacy of phosphate solubilizing microorganisms by enrichment culture techniques. **Biochemistry and Molecular Biology Journal**, v. 3, p. 1-7, 2017. <https://doi.org/10.21767/2471-8084.100029>

SENADO. **Debate sobre regulação de bioinsumos revela discordâncias sobre projeto**. Disponível em: <https://www12.senado.leg.br/noticias/materias/2022/07/05/debate-sobre-regulacao-de-bioinsumos-revela-discordancias-sobre-projeto>. Acesso em: 06 mar 2023.

SHAW, L.J.; MORRIS, P.; HOOKER, J.E. Perception and modification of plant flavonoid signals by rhizosphere microorganisms. **Environmental Microbiology**, v. 8, n. 11, p. 1867–1880, 2006. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2006.01141.x>

SINGH, R.K.; SINGH, P.; LI, H-B.; SONG, Q-Q.; GUO, D-J.; SOLANKI, M.K.; VERMA, K.K.; MALVIYA, M.K.; SONG, X-P.; LAKSHMANNAN, P. YANG, L-T.; LI, Y-R. Diversity of nitrogen-fixing rhizobacteria associated with sugarcane: a comprehensive study of plant-microbe interactions for growth enhancement in *Saccharum* spp. **BMC Plant Biology**, v.20, n.220, p.1 -21, 2020. <https://doi.org/10.1186/s12870-020-02400-9>.

SOTTERO, A. N. **Colonização radicular e promoção de crescimento vegetal por Rizobactérias**. Dissertação (mestrado em agricultura tropical e subtropical) – Instituto Agronômico. Campinas, 2003. 47 p.

SULOCHANA, M.B.; JAYACHANDRA, S. Y.; ANIL KUMAR, S.; PARAMESHWAR, A. B.; MOHAN REDDY, K.; DAYANAND, A. Siderophore as a potential plant growth-promoting agent produced by *Pseudomonas aeruginosa* JAS-25. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, v. 74, n.1, p. 1-12, 2014. <https://doi.org/10.1007/s12010-014-1039-3>

SURESH, P.; SHANMUGAIAH, V.; RAJAGOPAL, R.; MUTHUSAMY, K.; RAMAMOORTHY, V. *Pseudomonas fluorescens* VSMKU3054 mediated induced systemic resistance in tomato against *Ralstonia solanacearum*. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, v.119, p. 1- 9, 2022. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2022.101836>.

SURYADI, Y.; SUSILOWATI, D.N.; LESTARI, P.; PRIYATNO, T.P.; SAMUDRA, I.; HIKMAWATI, N.; dan MUBARIK, N.R. Characterization of bacterial isolates producing chitinase and glucanase for biocontrol of plant fungal pathogens. *International Journal of Agricultural Technology*, v.10, n.4, p.983-999, 2014. [http://www.ijat-aatsea.com/pdf/v10\\_n4\\_14\\_july/15\\_IJAT\\_10\(4\)\\_2014\\_Y.%20Suryadi%20-%20Plant%20Pathology-%20will%20pay-edited.pdf](http://www.ijat-aatsea.com/pdf/v10_n4_14_july/15_IJAT_10(4)_2014_Y.%20Suryadi%20-%20Plant%20Pathology-%20will%20pay-edited.pdf)

TAIZ, L. E ZEIGER, E. Auxina: hormônio de crescimento. In: *Fisiologia vegetal*, 3ª ed. Porto Alegre, 2004. Cap.19, p.449-482.

THOMASHOW, L.S.; WELLER, D.M. Role of a phenazine antibiotic from *Pseudomonas fluorescens* in biological control of *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*. *Journal of bacteriology*, v. 170, n.8, p. 3499-3508, 1988. <https://doi.org/10.1128/jb.170.8.3499-3508.1988>

TIAN, X-L.; ZHAO, X-M.; ZHAO, S-Y.; ZHAO, J-L.; MAO, Z-C. The biocontrol functions of *Bacillus velezensis* strain Bv-25 against *Meloidogyne incognita*. *Front. Microbiol.*, v.13, p.1-11, 2022. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.843041>.

TURATTO, M.F.; DOURADO, F. dos S.; ZILLI, J.E.; BOTELHO, G.R. Control potential of *Meloidogyne javanica* and *Ditylenchus* spp. using fluorescent *Pseudomonas* and *Bacillus* spp. *Brazilian journal of microbiology*, v. 49, p.54-58, 2018. <https://doi.org/10.1016/j.bjm.2017.03.015>

Van LOON, L.C.; BAKKER, P.A.H.M.; PIETERSE, C.M.J. Systemic resistance induced by rhizosphere bacteria. *Annual Review of Phytopathology*, v.36, p.453-83, 1998. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.36.1.453>

VENIERAKI, A.; DIMOU, M.; PERGALIS, P.; KEFALOGIANNI, I.; CHATZIPAVLIDIS, I.;

KATINAKIS, P. The genetic diversity of culturable nitrogen-fixing bacteria in the rhizosphere of wheat. *Microbial Ecology*, n. 61, p. 277-85, 2011. <https://doi.org/10.1007/s00248-010-9747-x>

VIRUEL, E.; ERAZZÚ, L.E.; CALSINA, L.M.; FERRERO, M.A.; LUCCA, M.E.; SIÑERIZ, F. Inoculation of maize with phosphate solubilizing bacteria: effect on plant growth and yield. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, v.14, n.4, p. 819-831, 2014. <https://www.scielo.cl/pdf/jsspn/v14n4/aop6514.pdf>

WEKESA, C.S.; FURCH, A. C. U.; OELMÜLLER, R. Isolation and characterization of high-efficiency rhizobia from western kenya nodulating with common bean. *Frontiers in Microbiology*, v.12, p. 1- 13, 2021. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.697567>.

WELLER, D. M.; RAAIJMAKERS, J.M.; GARDENER, B.B.M.; THOMASHOW, L.S. Microbial populations responsible for specific soil suppressiveness to plant pathogens. *Annual Review of Phytopathology*, v.40, p. 309-348, 2002. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.40.030402.110010>

WHIPPS, J.M. Carbon economy. In: Lynch, J.M (eds.). *The rhizosphere*. John Wiley & Sons Ltd., Chichester, 1990, p.59-98.

WHITE, J.F.; KINGSLEY, K. L.; ZHANG, Q.; VERMA, R.; OBI, N.; DVINSKIKH, S.; ELMORE, M.T.; VERMA, S.K.; GOND, S.K.; KOWALSKI, K.P. Review: Endophytic microbes and their potential applications in crop management. *Pest Management Science*, v.75, n.10, p. 2558-2565, 2019. <https://doi.org/10.1002/ps.5527>

YU, Y.; GUI, Y.; LI, Z.; JIANG, C.; GUO, J.; NIU, D. Induced systemic resistance for improving plant immunity by beneficial microbes. *Plants*, v.11, p.1-19. <https://doi.org/10.3390/plants11030386>.

ZBORALSKI, A.; MARTIN. F. Genetic factors involved in rhizosphere colonization by phytobeneficial *Pseudomonas* spp. *Computational and Structural Biotechnology Journal*, v.18, p.3539-3554, 2020.

ZHANG, N.; WANG, D.; LIU, Y.; LI, S.; SHEN, Q.; ZHANG, R. Effects of different plant root exudates and their organic acid components on chemotaxis, biofilm formation and colonization by beneficial rhizosphere-associated bacterial strains. *Plant and soil*, v.374, p.689-700, 2014. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1915-6>.

ZHAO X., KUIPERS, O.P. Identification and classification of known and putative antimicrobial compounds produced by a wide variety of Bacillales species. **BMC Genomics**, v.17, n.1, p.1-18, 2016.  
<https://doi.org/10.1186/s12864-016-3224>