

Biotecnologia microbiana: inoculação, mecanismos de ação e benefícios às plantas

Microbial biotechnology: inoculation, mechanisms of action and benefits to plants

Biotechnología microbiana: inoculación, mecanismos de acción y beneficios de las plantas

Recebido: 14/09/2021 | Revisado: 19/09/2021 | Aceito: 21/09/2021 | Publicado: 24/09/2021

Monyck Jeane dos Santos Lopes

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3092-6683>
Museu Paraense Emílio Goeldi, Brasil
E-mail: monycklopes@museu-goeldi.br

Beatriz Silva Santiago

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8376-5484>
Universidade Federal do Pará, Brasil
E-mail: beatrizsilvasantiago2@gmail.com

Ila Nayara Bezerra da Silva

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3346-7531>
Universidade Federal Rural da Amazônia, Brasil
E-mail: ilanayara10@gmail.com

Ely Simone Cajueiro Gurgel

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9488-7532>
Museu Paraense Emílio Goeldi, Brasil
E-mail: esgurgel@museu-goeldi.br

Resumo

O uso de microrganismos está sendo aderido globalmente como uma alternativa biotecnológica para otimizar a produtividade vegetal de forma sustentável, atenuando o uso de produtos químicos e os impactos ambientais. Inoculantes microbianos, como as rizobactérias (*Plant growth-promoting rhizobacteria* - PGPR), micorrizas e fungos, combinados ou separados, podem ser inoculados em sementes, raízes, solo ou folhas. Microrganismos promotores do crescimento de plantas (*Plant growth-promoting microbes* - PGPM) atuam de forma direta como bioestimulantes e biofertilizantes; e de forma indireta como agentes de biocontrole. Essa biotecnologia microbiana é benéfica pois acelera o crescimento vegetal, incrementa a produtividade e a qualidade nutricional dos alimentos, além de aumentar a resistência das plantas contra estresses bióticos e abióticos. Portanto, considerando o potencial dos microrganismos como biopromotores de crescimento vegetal, conhecer sobre a interação desses com as plantas resultará em maior sucesso do uso da biotecnologia microbiana. Assim, essa revisão tem por objetivo abordar como os métodos de inoculação podem interferir no efeito benéfico do PGPM às plantas. Além de elucidar quais os mecanismos e benefícios do uso da biotecnologia microbiana ao vegetal.

Palavras-chave: PGPM; PGPR; Inoculação; Biotecnologia microbiana; Rizobactéria; Fungos benéficos.

Abstract

Microorganisms are a biotechnological alternative to optimize plant productivity in a globally sustainable way, reducing the use of chemical products and environmental impacts. Microbial inoculants, such as rhizobacteria (*plant growth promoting rhizobacteria* - PGPR), mycorrhizae and fungi can be inoculated in seeds, roots, soil or leaves. *Plant growth-promoting microbes* (PGPM) improve plant growth by direct action, such as biostimulants and biofertilizers, and indirectly as biocontrol. Microbial biotechnology is beneficial because it accelerates plant growth, increases productivity and nutritional quality of foods, in addition to increasing plant tolerance against biotic and abiotic stresses. Considering that microorganisms have great potential as biopromoters, knowing the PGPM-plant interaction will result in greater success in microbial biotechnology. Thus, this review aims to address how inoculation methods can interfere in PGPM-plant interaction, elucidating the mechanisms of microbial biotechnology and benefits to plants.

Keywords: PGPM; PGPR; Inoculation; Microbial Biotechnology; Rhizobacteria; Beneficial fungi.

Resumen

El uso de microorganismos se está adoptando a nivel mundial como una alternativa biotecnológica para optimizar la productividad de las plantas de manera sostenible, mitigando el uso de productos químicos y los impactos ambientales. Los inoculantes microbianos, como las rizobacterias (*Plant growth-promoting rhizobacteria* - PGPR), micorrizas y hongos, combinado o separado, pueden inocularse en semillas, raíces, suelo u hojas. Los microbios promotores del crecimiento de las plantas (*Plant growth-promoting microbes* - PGPM) actúan directamente como bioestimulantes y biofertilizantes; e indirectamente por biocontrol. Esta biotecnología microbiana es beneficiosa porque acelera el crecimiento de las plantas, aumenta la productividad y la calidad nutricional de los alimentos,

además de aumentar la resistencia de las plantas frente a estreses bióticos y abióticos. Considerando el potencial de los microorganismos como biopromotores, conocer la interacción de PGPM con plantas resultará en un mayor éxito en el uso de biotecnología microbiana. Por lo tanto, esta revisión tiene como objetivo abordar cómo los métodos de inoculación pueden interferir con el efecto beneficioso de PGPM en las plantas. Además de dilucidar los mecanismos y beneficios del uso de biotecnología microbiana para la planta.

Palabras clave: PGPM; PGPR; Inoculación; Biotecnología microbiana; Rizobacterias; Hongo beneficiosos.

1. Introdução

O aumento da população mundial demanda maior produção de alimentos, associado a práticas com menor impacto ambiental. Diante desse cenário, o uso de microrganismos está sendo aderido globalmente como uma alternativa biotecnológica para otimizar a produtividade vegetal de forma sustentável, atenuando o uso de produtos químicos e garantindo a segurança alimentar (Chouan et al., 2021; Hesham et al. 2021). A Índia é o país com maior número de estudos sobre o uso da biotecnologia microbiana em vegetais, e na América do Sul o Brasil se destaca com essas pesquisas (Posada et al., 2021).

Microrganismos do solo (rizosféricos) e do vegetal (endofíticos) capazes de promover o crescimento de plantas (*Plant growth-promoting microbes* - PGPM) são uma ferramenta promissora a agricultura e ao meio ambiente (Msimbira & Smith, 2020; Hesham, 2021). Entre os gêneros que se destacam há o *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Azospirillum*, *Trichoderma*, *Burkholderia*, *Enterobacter*, *Serratia*, *Flavobacterium*, *Frankia*, *Klebsiella*, *Clostridium*, *Beauveria*, *Rhizobium* e *Streptomyces* (Lopes et al. 2021a; Posada et al., 2021). Inoculantes microbianos, como as rizobactérias (*Plant growth-promoting rhizobacteria* - PGPR), micorrizas e fungos, combinados ou separados, podem ser inoculados em sementes, folhas, raízes ou solo. Eles colonizam a rizosfera ou o interior da planta, estimulando seu crescimento de forma direta, como biofertilizantes, e bioestimulantes; e de forma indireta, como agentes de biocontrole (Umesha et al., 2018; Chouan et al., 2021; Rezende et al., 2021).

A interação entre plantas e microrganismos dentro do complexo de desenvolvimento vegetal é amplamente difundido, proporcionando efeitos benéficos desde a germinação, desenvolvimento vegetativo, produção e características fitossanitárias desejáveis no produto pós-colheita. Pesquisas comprovam que microrganismos são capazes de melhorar o desenvolvimento de diversas espécies, tanto agrícolas quanto florestais (Cely et al., 2016; Machado et al. 2020; Lopes et al., 2021b; Sales et al., 2021).

No entanto, o método de inoculação é um fator que pode interferir no desenvolvimento vegetal (Souza et al., 2015; Lopes et al., 2021a). Portanto, conhecer sobre a interação entre plantas e microrganismos, resultará em maior sucesso do uso da biotecnologia microbiana (Khoshru et al., 2020; Chouan et al., 2021; Posada et al., 2021). Considerando o potencial dos microrganismos como biopromotores no desenvolvimento de plantas, esta revisão tem por objetivo abordar como os métodos de inoculação podem interferir no efeito benéfico dos microrganismos em promover o crescimento das plantas. Além de elucidar quais os mecanismos e benefícios do uso da biotecnologia microbiana para as plantas.

2. Desenvolvimento

O estudo foi realizado por meio de levantamento bibliográfico, sendo consultados livros e artigos indexados nas principais bases de pesquisas, como: *Scopus*, *Science Direct*, *Scielo*, *Web of Science*, *Wiley Online Library*, *PubMed* e *Google Scholar*. Para essa revisão, foram incluídos artigos originais, escritos em português, inglês e espanhol indexados na última década, buscando ser mais atualizada, para assim servir de base para estudos futuros. Com base no levantamento bibliográfico e a fim de apresentar um melhor entendimento sobre inoculação, mecanismos de ação e benefícios que a biotecnologia microbiana pode causar no desenvolvimento vegetal, esse artigo foi subdividido nos tópicos: métodos de inoculação de

biopromotores, mecanismo de ação de microrganismos promotores do crescimento de plantas e benefícios da biotecnologia microbiana no desenvolvimento vegetal.

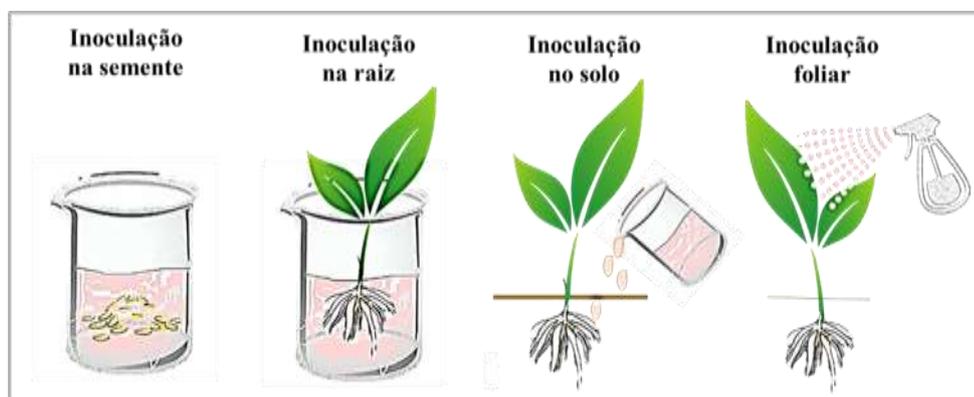
3. Métodos de Inoculação de Biopromotores

A inoculação é o meio que os microrganismos são alocados em contato com a planta hospedeira, influenciando se a interação será benéfica. Por isso é essencial conhecer as características do inoculante microbiano e da planta hospedeira e, e assim determinar qual o método de inoculação a ser adotado (Strigul & Kravchenko, 2006; Souza et al., 2015; Lopes et al., 2021a). Isso porque a composição do exsudado radicular varia com o genótipo e idade da planta, fatores determinantes para colonização de microrganismos (Msimbira & Smith, 2020).

A inoculação pode ser realizada com um único isolado ou com mais de um, denominado coinoculação. Na coinoculação os microrganismos interagem sinergicamente aumentando a eficiência em promover o crescimento vegetal, superando os resultados obtidos com o uso de apenas um inoculante (Lopes et al., 2021a). Resultados positivos obtidos com coinoculações, reforçam a importância de pesquisas adicionais para elucidar as interações entre microrganismos, visando a produção de inoculantes mistos, como alternativa de maior sucesso da biotecnologia microbiana.

Segundo Lopes et al. (2021a), o sucesso da inoculação microbiana depende do método de inoculação, densidade de inóculo, capacidade do PGPM colonizar a raiz, multiplicação e distribuição na rizosfera, antagonismo microbiano, estado fisiológico e composição dos exsudatos radiculares da planta; além do pH, temperatura e umidade do solo. Para a inoculação de plantas com microrganismos benéficos, diferentes técnicas estão sendo empregadas, como a inoculação na semente (mais utilizada), raiz, solo e foliar (menos usada) (Figura 1; Tabela 1) (Romeiro, 2007; Gautam, 2021; Posada et al., 2021).

Figura 1. Métodos de inoculação de microrganismos promotores do crescimento de plantas.



Fonte: Autores.

3.1 Inoculação na semente

A inoculação de microrganismos via semente é uma alternativa para tratamentos químicos que tem sido amplamente utilizada, a fim de melhorar a qualidade da semente (vigor e viabilidade), além de acelerar a germinação, proteger de estresses bióticos e abióticos (Gautam, 2021). No entanto, espécies que produzem compostos alelopáticos na germinação, o ideal é inocular os microrganismos no estágio de plântula, na raiz ou no solo.

Esse método consiste na imersão da semente em uma solução com microrganismo de concentração conhecida (Romeiro, 2007; Lopes et al., 2018; Costa & Melloni, 2019). Os microrganismos ao colonizar as sementes, são capazes de sintetizar giberelina, um fitormônio que acelera a germinação (Bhat et al., 2019); e produzir compostos antimicrobianos, protegendo as sementes contra fitopatógenos (Souza et al., 2015; Gautam, 2021). Ademais, o inóculo pode permanecer

dormente no solo, até ser ativado pelas raízes. O uso desse método é eficaz em alface quando inoculada com *Bacillus pumilus* (Bernardino et al., 2018), *Pseudomonas fluorescens* e *Burkholderia pyrrocinia* (Cardoso et al., 2019); em oliveira inoculada com *Pseudomonas* sp. e *Paenibacillus* (Costa & Melloni, 2019); e em arroz tratado com *Azospirillum brasilense* (Sales et al., 2021). Segundo Cortivo et al., (2017) o trigo apresentou maior crescimento e produtividade quando tratado tanto via semente, quanto via foliar com *Azospirillum* spp., *Azoarcus* spp. e *Azorhizobium* spp. Contudo, paricá obteve maior crescimento quando fungos micorrízicos e rizobactérias foram inoculados via sementes, do que quando inoculados nas mudas (Cely et al., 2016).

Embora a inoculação via semente seja o método mais usado, existem alguns fatores limitantes, que podem reduzir rapidamente a densidade do inóculo ou sua capacidade em colonizar a planta hospedeira, como o armazenamento inadequado de sementes, exposição a luz, alta temperatura, tratamentos químicos e compostos aleloquímicos produzidos na germinação de algumas espécies (Gautam, 2021; Lopes et al., 2021a). O que por sua vez, torna necessário pesquisas com métodos alternativos de inoculação de microrganismos benéficos as plantas.

3.2 Inoculação na raiz

O método de inoculação da raiz consiste na imersão das raízes, inteiras ou podadas, em uma solução com microrganismos selecionados (Romeiro, 2007). Após permanecer um tempo pré-determinado na suspensão, as mudas são plantadas em substrato adequado para o seu desenvolvimento. As vantagens desse método é que pode ser usado em plantas com propagação assexuada, garante a padronização do tamanho da muda e o inóculo tem contato direto com as raízes do hospedeiro, acelerando a colonização radicular (Lopes et al., 2021a). Além disso, os PGPM podem atuar como agentes de biocontrole, neutralizando os fitopatógenos radiculares que comprometem a sobrevivência da planta após o plantio da muda (Gouda et al., 2018). Oliveira et al., (2020) constataram que bactérias endofíticas inoculadas na raiz de pimenta-do-reino incrementaram o crescimento em mais de 30%. Também por esse método e reinoculação por rega do solo, Pereira et al. (2019), relatam que a inoculação de *Pseudomonas* sp. foi eficaz em promover o crescimento em pimenta-de-macaco.

A imersão de estacas em solução de PGPM também pode acelerar o enraizamento, devido a capacidade dos PGPM em aumentar a concentração de auxina nas plantas, resultando em um maior desenvolvimento radicular, o que aumenta a superfície de contato da rizosfera (Lopes et al., 2021a). Contudo, em espécies com raízes pivotantes, a parede celular das raízes é mais densa, o que poderia dificultar a adesão e colonização de PGPM, assim a inoculação ideal é em sementes. A inoculação de rizobactérias via raiz também foi benéfica para atenuar os efeitos do déficit hídrico em mudas de açaí (Castro et al., 2019). Em arroz o uso de *Rhizobial* foi mais eficaz quando inoculado nas raízes do em sementes (Ullah et al., 2017).

3.3 Inoculação no solo

O método de inoculação do solo consiste em introduzir os microrganismos por rega, incorporação (misturado no substrato) ou microcápsulas (Romeiro, 2007; Hernández-Montiel et al., 2017; Prisa, 2020). No solo, o PGPM habita a zona da rizosfera, desempenhando uma relação mutualística simbiótica com a planta, realizando a solubilização de fosfato, síntese de sideróforos e sinalização para modular os fitohormônios (Gouda et al., 2018; Bhat et al., 2019). Levando em consideração essa zona, e que os microrganismos tem baixa mobilidade, a solução com os inóculos deve ser adicionada o mais próximo possível das raízes do hospedeiro (Strigul & Kravchenko, 2006; Hernández-Montiel et al., 2017; Lopes et al., 2021a).

Esse método de inoculação foi benéfico em mudas de paricá quando *Rhizophagus clarus*, *Rhizophagus clarus* e *Gigaspora margaritaimisto* foram incorporados no solo (Brito et al., 2017); em braquiária (Lopes et al., 2018a), pimenta-malagueta (Chaiya et al., 2021) e eucalipto (Nascimento et al., 2021) quando foram regadas próximo a raiz, com solução de rizobactérias. No caso de *Burkholderia phytofirmans*, essa cepa foi mais eficiente em incrementar a biomassa de azevém quando inoculada via solo do que via sementes, raízes ou folhas (Afzal et al., 2013). A inoculação no sulco do plantio também

é benéfica para algumas culturas, como aveia tratada com *Bacillus subtilise* e *B. megaterium* (Santos et al. 2021). Há também microcápsulas com PGPM que podem ser inoculadas no solo, oferecendo maior proteção, viabilidade, adesão, estabilidade e colonização de raízes, como em tomateiro tratado com *Pseudomonas putida* (Hernández-Montiel et al. 2017).

3.4 Inoculação foliar

O método de inoculação foliar consiste na pulverização de uma solução com microrganismos nas folhas. Esse método confere tolerância ao ataque de patógenos (Battacharyya et al., 2015). Além de ser uma alternativa para sementes com tratamento química, que acabam reduzindo a sobrevivência bacteriana e, conseqüentemente, a promoção do crescimento da planta, como ocorre no uso *Azospirillum brasilense* em sementes de soja (Puente et al., 2018). Nesse método, os PGPM devem ser capazes de aderir nas superfícies das folhas e colonizar o mesofilo (Cortivo et al., 2017), ativando a sinalização sistêmica para as raízes (Hungria et al., 2021). Uma desvantagem é que pode ocorrer a rápida redução da densidade do inóculo, principalmente em locais com ambientes não controlados, em decorrência da luz ultravioleta, dessecação e alta temperatura (Fukami et al., 2017; Lopes et al., 2021a). Além disso, para inoculação foliar é importante verificar se a espécie tem células epidérmicas produtoras de cutícula, o que poderia dificultar a penetração do mesofilo.

Essa via de inoculação foi benéfica ao usar *Azospirillum brasilense* em sorgo (Nakao et al., 2014), soja (Puente et al., 2018) e milho (Fukami et al., 2017; Galindo et al., 2020). Machado et al. (2020) relatam que ao aplicar via foliar *Bacillus subtilis* em milho obtiveram maiores parâmetros de altura e aumento significativo da produtividade. Resultados positivos também foram obtidos com a inoculação foliar de *Azospirillum brasilense* e *Pseudomonas fluorescens* em pastagens de braquiária (Hungria et al., 2021).

Tabela 1. Método de inoculação e benefícios de biopromotores no crescimento de plantas.

Biopromotores	Planta	Inoculação	Benefícios	Referências
<i>Azospirillum brasilense</i>	Arroz (<i>Oryza sativa</i>)	Semente	Incremento da produtividade	Sales et al., 2021
<i>Azospirillum brasilense</i>	Milho (<i>Zea mays</i>)	Folhas Sementes	Incremento da produtividade, principalmente quando inoculado na semente	Galindo et al., 2020
<i>Pseudomonas fluorescens</i> <i>Burkholderia pyrrocinia</i>	Alface (<i>Lactuca sativa</i>)	Semente	Incremento da área foliar, radicular e produtividade	Cardoso et al., 2019
<i>Pseudomonas</i> sp. <i>Paenibacillus</i>	Olivieira (<i>Olea europaea</i>)	Semente	Incremento da biomassa aérea e teor de fósforo	Costa & Melloni, 2019
<i>Bacillus pumilus</i>	Alface (<i>Lactuca sativa</i>)	Semente	Incremento da produtividade e qualidade de sementes	Bernardino et al., 2018
<i>Azospirillum</i> spp., <i>Azoarcus</i> spp., <i>Azorhizobium</i> spp.	Trigo (<i>Triticum aestivum</i> L.)	Semente Folhas	Incremento da parte aérea, radicular, teor de N e rendimento de grãos em ambos métodos de inoculação	Cortivo et al., 2017
Micorrizas	Paricá (<i>Schizolobium parahyba</i>)	Sementes	Incremento no crescimento de mudas	Cely et al., 2016
Bactérias endofíticas	Pimenta-do-reino (<i>Piper nigrum</i>)	Raiz	Incremento da altura e biomassa	Oliveira et al., 2020
<i>Pseudomonas</i> sp.	Pimenta-de-macaco (<i>Piper tuberculatum</i>)	Raiz	Maior crescimento	Pereira et al., 2019
<i>Burkholderia pyrrocinia</i> <i>Pseudomonas fluorescens</i> <i>Bacillus thuringiensis</i> <i>Pseudoruegeria sabulilitoris</i>	Açaí (<i>Euterpe oleracea</i>)	Raiz	Maior tolerância ao déficit hídrico	Castro et al., 2019
<i>Rhizobial</i>	Arroz (<i>Oryza sativa</i>)	Raiz Semente	Inoculação na raiz foi mais eficiente em aumentar a produtividade	Ullah et al., 2017
<i>Streptomyces</i> , <i>Amycolatopsis</i> <i>Claroideoglossum etunicatum</i>	Pimenta-malagueta (<i>Capsicum flutescens</i> L.)	Solo	Incremento no crescimento da planta e do teor de clorofila	Chaiya et al., 2021
<i>Pseudomonas fluorescens</i> e <i>Burkholderia pyrrocinia</i>	Braquiária (<i>Brachiaria</i>)	Solo	Maior crescimento e tolerância ao sombreamento	Lopes et al., 2021b
<i>Bacillus subtilis</i> <i>B. megaterium</i>	Aveia (<i>Avena sativa</i> L.)	Solo	Incremento do crescimento e da qualidade nutricional	Santos et al., 2021
<i>Pseudomonas fluorescens</i> <i>Burkholderia pyrrocinia</i>	Braquiária (<i>Brachiaria brizantha</i>)	Solo Semente	Incremento do crescimento e teor de nitrogênio pela inoculação do solo	Lopes et al., 2018
<i>Rhizophagus clarus</i> , <i>Rhizophagus clarus</i> <i>Gigaspora margaritaimisto</i>	Paricá (<i>Schizolobium parahyba</i>)	Solo	Incremento do crescimento e dos teores de P, K, Mg e Ca	Brito et al., 2017
<i>Pseudomonas putida</i>	Tomate (<i>Lycopersicon esculentum</i>)	Solo	Incremento do crescimento e produtividade	Hernández-Montiel et al. 2017
<i>Burkholderia phytofirmans</i>	Azevém (<i>Lolium multiflorum</i>)	Solo Semente Raiz Folhas	Incremento da biomassa quando inoculada via solo	Afzal et al., 2013
<i>Azospirillum brasilense</i> <i>Pseudomonas fluorescens</i>	Braquiária (<i>Brachiaria</i> sp.)	Folhas Sementes	Incremento da ACC-deaminase, produtividade e teor nutritivo	Hungria et al., 2021
<i>Bacillus subtilis</i>	Milho (<i>Zea mays</i>)	Folhas	Incremento da altura e produtividade.	Machado et al., 2020
<i>Azospirillum brasilense</i>	Milho (<i>Zea mays</i>)	Folhas Sementes	Incremento do crescimento em ambas inoculações	Fukami et al., 2017
<i>Azospirillum brasilense</i>	Soja (<i>Glycine max</i>)	Folhas Sementes	Incremento da altura, parte aérea e radicular, número de nódulos na raiz e biomassa total em ambas inoculações	Puente et al., 2018
<i>Azospirillum brasilense</i>	Sorgo (<i>Sorghum bicolor</i>)	Folhas	Incremento na biomassa de folhas, colmo e panículas	Nakao et al., 2014

Fonte: Autores.

4. Mecanismos de Ação dos Microrganismos Promotores do Crescimento de Plantas

Os microrganismos atuam no crescimento das plantas, por regular fitormônios, aumentando a concentração de auxina, giberelina, citocinina, além de 1-aminociclopropano-1-carboxilato (ACC) deaminase, enzima que reduz o etileno. Também são capazes de biodisponibilizar elementos essenciais ao desenvolvimento vegetal. Além disso, produzem substâncias que induzem uma resistência sistêmica ao hospedeiro, como ácido cianídrico, bacteriocinas e antibióticos, prevenindo ou limitando o dano causado por fitopatógenos (Bhat et al., 2019; Chouan et al., 2021). Micróbios benéficos também são capazes de secretar metabólitos voláteis (VOC), induzindo resistência contra doenças e tolerância ao estresse abiótico. Ademais, o PGPM também pode mitigar o estresse aumentando exopolissacarídeos, osmorregulantes e antioxidantes (Varma et al., 2019; Umesha et al., 2018; Lopes et al., 2021a). Ou seja, os PGPM otimizam a quantidade e qualidade dos vegetais por atuarem como: bioestimulantes, biofertilizantes e agentes de biocontrole (Figura 2).

4.1 Bioestimulantes

Os microrganismos podem atuar como bioestimulantes, ou fitoestimuladores, por modular a síntese de fitohormônios e ativar várias reações fisiológicas, modificando o metabolismo vegetal, acelerando o crescimento e otimizando a plasticidade fisiológica da planta, para que se adapte as diversas condições ambientais (Nascimento et al., 2021, Lopes et al., 2021b). Os bioestimulantes, como *Azospirillum*, *Pseudomonas* sp. e *Bacillus*, podem acelerar o crescimento e mitigar o estresse nas plantas por meio da produção de auxina (AIA), citocinina, giberelina, ACC deaminase, ácido abscísico (ABA), jasmonatos, brassinosteróides e estrigolactonas (Khoshru et al., 2020; Lopes et al., 2021a).

O aumento do AIA é essencial para os processos do crescimento vegetativo. Isso porque, o AIA regula a divisão celular, crescimento e diferenciação do tecido vascular e o desenvolvimento radicular, favorecendo a expansão e produção de novos tecidos, resultando em ganhos de altura e diâmetro (Taiz & Zeiger, 2017; Oosten et al., 2017). Os inoculantes microbianos também podem induzir o aumento na concentração de citocinina, otimizando o desenvolvimento das raízes, atividade cambial, diferenciação celular e dominância apical (Gouda et al., 2018). Além disso, promovem o crescimento da planta por elevar a concentração de giberelina, melhorando a germinação das sementes e o desenvolvimento de caule, folhas, flores e frutos (Oosten et al., 2017; Lopes et al., 2021a).

Para atenuar o efeito dos estresses abióticos, os PGPM são capazes de aumentar a concentração de ACC-deaminase, reduzindo o etileno. O que por sua vez mitiga o estresse nas plantas. Isso porque, altos níveis de etileno causam clorose foliar, necrose, senescência, reduz a produção de frutos e o desenvolvimento de folhas e raízes (Souza et al., 2015). Os PGPM também podem elevar a concentração do ABA, causando o fechamento estomático, reduzindo a perda de água; e de jasmonatos e brassinosteróides, que podem elevar a concentração de Ca_{2+} na planta (Arora et al., 2020).

4.2 Biofertilizantes

Os PGPM atuam como biofertilizantes por aumentar a disponibilidade de elementos essenciais ao desenvolvimento da planta, garantindo a manutenção dos processos fisiológicos, favorecendo o crescimento vegetal, reduzindo a necessidade de fertilização química. Em decorrência do seu potencial biofertilizante, os microrganismos são geralmente selecionados como fixadores de nitrogênio, solubilizadores de fosfato e produtores de sideróforos (Cortivo et al., 2017; Lopes et al., 2021a).

O nitrogênio (N) é essencial para a síntese de proteínas e ácidos nucleicos, o que o torna o principal nutriente de importância ao vegetal. O uso de PGPM é uma alternativa viável as fertilizações químicas nitrogenadas. Isso porque há microrganismos, como *Bradyrhizobium*, *Clostridium*, *Azospirillum*, *Nostoc*, *Azotobacter*, *Achromobacter*, *Beijerinckia*, *Rhizobium*, *Frankia*, *Klebsiella* e *Anabaena* que são capazes de fixar o nitrogênio (N_2) da atmosfera, o reduzindo para amônia (NH_3) e o tornando disponível às plantas (Bhat et al., 2019; Mitter et al., 2021).

Outro nutriente essencial às plantas é o fósforo (P), que atua na manutenção dos fosfolipídios, trifosfato de adenosina (ATP) e na fotossíntese. No entanto, a maior parte está insolúvel nos solos, ou seja, indisponível ao vegetal, reduzindo seu crescimento. Os microrganismos solubilizadores de fosfato, são capazes de disponibilizar a quantidade necessária de nutriente para a planta, por meio da conversão de fosfato insolúvel para íons solúveis (Sauka et al., 2021). *Agrobacterium*, *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Rhizobium*, *Achromobacter*, *Burkholderia*, *Aspergillus* e *Penicillium* solubilizam fósforo inorgânico transformando em fosfato monobásico (H_2PO_4^-) ou dibásico (HPO_4^{2-}), assim os tornando disponíveis para serem absorvidas pelas plantas (Umesha et al., 2018; Lopes et al., 2021a). Esses microrganismos são capazes de modificar o pH do solo para solubilizar o fosfato. Em solos alcalinos, a fim de reduzir o pH, os PGPM excretam ácidos orgânicos, como gluconato, succinato, lactato e citrato, solubilizando $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$. No caso de solos ácidos, para aumentar o pH, os PGPM produzem mais prótons durante a assimilação de amônio (NH_4^+), solubilizando AlPO_4 e FePO_4 (Lopes et al. 2021a).

Também há microrganismos que atuam como biofertilizantes por produzirem sideróforos, disponibilizando o ferro (Fe) para as plantas, como *Enterobacter*, *Burkholderia*, *Pseudomonas* e *Grimontella*. O Fe é um micronutriente necessário para a biossíntese da clorofila, fotossíntese e respiração. Mas sua disponibilidade é reduzida em solos neutros ou alcalinos. Esse nutriente não se encontra na forma assimilável mesmo estando em abundância o que resulta na deficiência de ferro (Lopes et al., 2021a; Sauka et al., 2021). O uso de microrganismos produtoras de sideróforos é uma alternativa para disponibilizar Fe às plantas (Rout & Sahoo, 2015; Ferreira et al., 2019). Sideróforos são agentes quelantes, com alta especificidade para ligação com ferro, seguido pelo transporte e deposição de Fe^{3+} dentro das células bacterianas. Desta forma, a excreção de sideróforos melhora a nutrição das plantas e inibe fitopatógenos por meio de sequestro de ferro do meio ambiente (Souza et al., 2015; Varma et al., 2019).

Há também microrganismos, como *Bacillus*, que são produtores de compostos voláteis (VOC), como dissulfeto de dimetila, que disponibiliza enxofre (S) para as plantas (Lopes et al., 2021a). Nutriente que é essencial para a manutenção de enzimas da síntese proteica. O S é um elemento químico da composição dos aminoácidos cisteína, que atua na divisão celular, e da metionina, precursora do etileno, responsável pelo amadurecimento dos frutos (Mitter et al., 2021). Além disso, *Bacillus* e *Aspergillus* são capazes de solubilizar o potássio (K), por produzir ácidos orgânicos e inorgânicos, acidólise, quelação e reações de troca (Varma et al., 2019). O K é um nutriente essencial para abertura e fechamento estomático, regula a translocação e armazenamento de nutrientes, mantém a pressão de turgor na planta e funcionamento do metabolismo interno vegetal (Taiz & Zeiger, 2017; Mitter et al., 2021).

4.3 Biocontrole

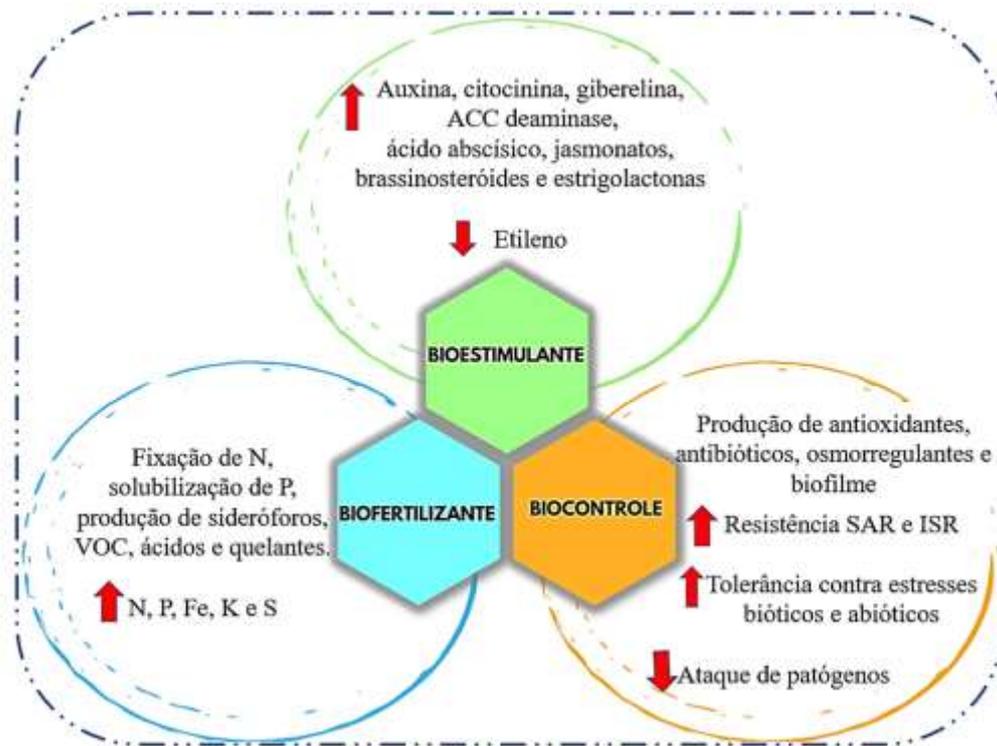
Os inoculantes microbianos também beneficiam o crescimento das plantas, de forma indireta, pelo seu mecanismo como biopesticidas ou agentes de biocontrole. Podem atuar como bactericida, como *Agrobacterium* sp., *Bacillus* sp. and *Pseudomonas* sp.; fungicida como espécies do gênero *Pseudomonas*, *Trichoderma*, *Streptomyces*, *Burkholderia* e *Gliocladium*; inseticidas, como *Beauveria*, *Bacillus* e *Paecilomyces*; herbicidas, como *Xanthomas* e *Puccinia*; e nematocidas, como *Myrothecium* e *Bacillus* (Batista et al., 2018; Umesha et al., 2018; Arora et al., 2020)

PGPM aumentam a resistência das plantas contra fitopatógenos, através da competição por nutrientes, antagonismo, produção de fitoalexinas, exopolissacarídeos, antioxidantes, e indução da resistência sistêmica adquirida (*Systemic acquired resistance* - SAR) e induzida (*Induced systemic resistance* - ISR) (Bhat et al., 2019; Rezende et al., 2021). E dessa forma fazem o controle biológico de doenças reduzindo o uso de produtos químicos. O SAR é um sistema de largo espectro que depende do ácido salicílico e não apresenta especificidade à infecção inicial, agindo contra patógenos biotróficos. Por outro lado, a ISR é dependente do ácido jasmônico e da sinergia com o etileno, sendo ativada por microrganismos patogênicos (Fukami et al., 2017; Rezende et al., 2021).

Os PGPM também são capazes de proteger as plantas contra patógenos nos processos de infecção, desenvolvimento e reprodução de patógenos; inibindo os sintomas, virulência, e agressividade da doença (Gouda et al., 2018). Tais inoculantes, como as *Pseudomonas* spp., podem ter efeito antagonístico direto em patógenos de solo e em doenças na parte aérea. Inoculantes microbianos também reduzem os efeitos prejudiciais das espécies reativas de oxigênio (ERO) e do estresse oxidativo aumentando a produção de antioxidantes como a catalase (CAT), superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (AsA), glutationa (GSH), carotenóides, tocoferóis e fenólicos (Gouda et al., 2018; Arora et al., 2020; Lopes et al., 2021a).

Outro mecanismo para biocontrole é a formação do biofilme, como produzidos por *Bacillus* sp. (Hashem et al., 2019). O biofilme é composto por exopolissacarídeos e fornece maior proteção a raiz contra estresses externo, reduz a competição da microbiota e aumenta a atividade antimicrobiana no solo (Yeday et al., 2020). Sob condições de estresse, PGPM induzem a produção de osmorregulantes, como carboidratos, proteínas, aminoácidos, lipídios, prolina, glicinabetaína e trealose (Khoshru et al., 2020; Lopes et al., 2021a). Além de produzirem metabolitos secundários tóxicos, como o *Trichoderma* sp., que produz antibióticos e enzimas como, quitinases, glucanases e peroxidases (Rezende et al., 2021).

Figura 2. Mecanismos de ação dos microrganismos promotores do crescimento das plantas.



Fonte: Autores.

5. Benefícios da Biotecnologia Microbiana no Desenvolvimento Vegetal

Os microrganismos promotores de crescimento de plantas podem solucionar problemas ambientais ao serem usados como bioinoculantes em agroecossistemas sustentáveis (Oosten et al., 2017; Chouan et al., 2021). Sua capacidade em modificar o metabolismo vegetal é refletido na morfologia, anatomia, bioquímica e fisiologia do vegetal, promovendo o incremento da área foliar e radicular, teor de clorofila, taxas fotossintéticas, fixação de nitrogênio, disponibilidade de nutrientes, germinação de sementes, vigor das mudas, altura, diâmetro do caule e produção de biomassa (Lopes et al., 2021a) (Figura 3).

Essa ferramenta biotecnológica pode elevar a eficiência da produção de forragem e proteína animal (Hungria et al., 2021; Lopes et al., 2021b), acelerar o crescimento de espécies anuais de interesse econômico e de arbóreas florestais (Missio, 2016), incrementar a produtividade e a qualidade nutricional dos alimentos com menor impacto ambiental (Umesha et al 2018; Posada et al., 2021).

Figura 3. Benefícios do uso de microrganismos às plantas.



Fonte: Autores.

A biotecnologia microbiana contribui para a agricultura sustentável, atenuando o uso de fertilizantes químicos, herbicidas e pesticidas (Cortivo et al., 2017). Além de aumentar a resistência das plantas contra estresses bióticos (insetos e doenças) e abióticos (seca, frio, inundações e solos); atuando na biorremediação de solos poluídos e como biodetectores para monitoramento de ambientes com contaminantes (Khoshru et al., 2020; Msimbira & Smith, 2020; Posada et al., 2021). É um método difundido mundialmente que apoia a agricultura sustentável, reduz os custos de produção e a poluição ambiental. (Umesha et al., 2018; Hesham et al. 2021).

6. Considerações Finais

O uso de microrganismos que promovem o crescimento das plantas é uma biotecnologia em ascensão, que pode ser realizada com um único inoculante ou com mais de um, pela coinoculação. No entanto, o efeito benéfico dos microrganismos nas plantas é altamente influenciado pelo método de inoculação. Por isso a decisão se a inoculação será via semente, raiz, solo ou folhas, deve ser baseada nos estágios de crescimento da planta, produção de aleloquímicos e estrutura da planta. No caso de espécies que produzem compostos alelopáticos na germinação, o ideal é inocular os microrganismos no estágio de plântula, na raiz ou no solo. Em espécies com raízes pivotantes, a parede celular das raízes é mais densa, o que poderia dificultar a adesão e colonização de PGPM, assim a inoculação ideal é em sementes. Para inoculação foliar é importante verificar se a espécie tem células epidérmicas produtoras de cutícula, o que poderia dificultar a penetração do inóculo ao mesófilo.

Os inoculantes microbianos promovem crescimento às plantas por meio de mecanismos diretos, atuando como biofertilizantes por regular os fitormônios, aumentando a concentração de auxina, giberelina, citocinina, ácido abscísico,

jasmonatos, brassinosteróides e estrigolactonas, além de ACC deaminase, enzima que reduz o etileno; e como biofertilizantes, aumentando a disponibilidade de elementos essenciais ao desenvolvimento vegetal, como N, P, Fe, S e K. Além disso, também agem por mecanismo indireto, como agentes de biocontrole, produzindo substâncias que induzem a resistência sistêmica ao hospedeiro, como ácidos, fitoalexinas, exopolissacarídeos, antioxidantes, bacteriocinas, enzimas e antibióticos, prevenindo ou limitando o dano causado por fitopatógenos. PGPM também beneficia as plantas reduzindo os efeitos prejudiciais das espécies reativas de oxigênio, induzindo a formação do biofilme e a produção de osmorregulantes.

Essa biotecnologia, que vem ganhando mundialmente mais adeptos, além de acelerar o crescimento vegetal, promove maior produção, qualidade nutricional e tolerância às plantas. Além de contribuir com a agricultura sustentável, pois reduz o uso de fertilizantes químicos, herbicidas e pesticidas, minimizando os impactos ambientais. Portanto, o avanço do conhecimento nessa área é promissor, pode prover acesso a novas cepas e formulações mais eficientes, com impactos econômicos e ambientais significativos.

Agradecimentos

Agradecemos ao Museu Paraense Emílio Goeldi - MPEG/MCTIC/CNPq (302048/2021-9).

Referências

- Afzal, M., Khan, S., Iqbal, S., Sajjad, M., Qaiser, M. & Khan, M. (2013). Inoculation method affects colonization and activity of *Burkholderia phytofirmans* PsJN during phytoremediation of diesel-contaminated soil. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 85, 331–336.
- Arora, N. K., Fatima, T., Mishra, I., & Verma, S. (2020). Microbe-based inoculants: role in next green revolution. In *Environmental concerns and sustainable development* (pp. 191-246). Springer, Singapore.
- Batista, B. D., Verdi-Quecine, M. C., Lavaca, P. T. (2018). Mecanismos de promoção de crescimento vegetal por endófitos e rizobactérias. Em Azevedo, J. L., Pamphile, J. A., Quecine, M. C. & Lacava, P. T. (org.). *Biotecnologia microbiana ambiental*. (pp. 105-124). Eduem.
- Battacharyya, D., Babgohari, M. Z., Rathor, P. & Prithiviraj, B. (2015). Seaweed extracts as biostimulants in horticulture. *Scientia Horticulturae*, 196, 39–48.
- Bernardino, D. L. M. P., David, A. M. S. S., Figueiredo, J. C., Cangussu, L. V. S., Silva, C. D. & Ribeiro, R. C. F. (2018) Efeitos de rizobactérias e substratos na qualidade fisiológica de sementes de alfaca. *Revista de Ciências Agrárias*, 41(2), 316-326.
- Bhat, M. A., Rasool, R. & Ramzan, S. (2019). Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) for sustainable and eco-friendly agriculture. *Acta Scientific Agriculture*, 3, 23–25.
- Brito, V. N., Tellechea, F. R. F., Heitor, L. C., Freitas, M. S. M. & Martins, M. A. (2017). Fungos micorrízicos arbusculares e adubação fosfatada na produção de mudas de paricá. *Ciência Florestal*, 27, 485-497.
- Cardoso, A. F., Rêgo, M. C. F., Batista, T. F. V., Viana, R. G., Lins, A. L. F. de A. & Silva, G. B. (2019). Morphoanatomy and Chlorophyll of Lettuce Plants Induced by Rhizobacteria. *Journal of Agricultural Studies*, 7, 196-211.
- Castro, G. L. S., Da Silva, J. D. D., Viana, R. G., Rêgo, M. C. F. & Silva, G. B. (2019). Photosynthetic apparatus protection and drought effect mitigation in açai palm seedlings by rhizobacteria. *Acta Physiologia e Plantarum*, 41, 163.
- Cely, M. V. T., Siviero, M. A., Emiliano, J., Spago, F. R., Freitas, V. F. & Barazetti, A. R., (2016). Inoculation of *Schizobolium parahyba* with mycorrhizal fungi and plant growth-promoting rhizobacteria increases wood yield under field conditions. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1708.
- Chaiya, L., Kumla, J., Suwannarach, N., Kiatsiriroat, T. & Lumyong, S. (2021). Isolation, Characterization, and Efficacy of Actinobacteria Associated with Arbuscular Mycorrhizal Spores in Promoting Plant Growth of Chili (*Capsicum flutescens* L.). *Microorganisms*, 9, 1274.
- Chouhan, D. K., Jaiswal, D. K. Gaurav, A. K., Mukherjee, A. & Verma, J. P. (2021). PGPM as a potential bioinoculant for enhancing crop productivity under sustainable agriculture. In: Rakshit, A., Meena, V. S. M. P., Singh, H.B. & Singh A.K. (org). *Biofertilizers*, Woodhead Publishing, 221-237.
- Cortivo, C. D., Barion, G., Visioli, G., Mattarozzi, M., Mosca, G. & Vamerali, T. (2017). Increased root growth and nitrogen accumulation in common wheat following PGPR inoculation: Assessment of plant-microbe interactions by ESEM. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 247, 396–408.
- Costa, S. M. L., & Melloni, R. (2019). Relação de fungos micorrízicos arbusculares e rizobactérias no crescimento de mudas de oliveira (*Olea europaea*). *Ciência Florestal*, 29, 169-180.
- Ferreira M. J., Silva, H. & Cunha, A. (2019). Siderophore-producing rhizobacteria as promising tool for empowering plants to cope with iron limitation in saline soils: A Review. *Pedosphere*, 29, 4, p. 409–420.
- Fukami, J., Ollero, F. J., Megías, M., & Hungria, M. (2017). Phytohormones and induction of plant-stress tolerance and defense genes by seed and foliar inoculation with *Azospirillum brasilense* cells and metabolites promote maize growth. *AMB Express*, 7(1), 1-13.

- Galindo, F. S., Pagliari, P. H., Rodrigues, W. L., Azambuja Pereira, M. R., Buzetti, S. & Teixeira filho, M. C. M. (2020). Investigation of *Azospirillum brasilense* Inoculation and Silicon Application on Corn Yield Responses. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 20 (4), 2406-2418.
- Gautam, N. (2021). Seed Coating with Beneficial Microbes for Precision Farming. *International Journal of Modern Agriculture*, 10, 1.
- Gouda, S., Kerry, R. G., Das, G., Paramithiotis, S., Shin, H. & Patra, J. K. (2018). Revitalization of plant growth promoting rhizobacteria for sustainable development in agriculture. *Microbiological Research*, 206, 131–140.
- Hernández-Montiel, L. G., Chiquito-Contreras, C. J., Murillo-Amador, B., Vidal Hernández, L., Quiñones-Aguilar, E. E. & Chiquito-Contreras, R. G. (2017). Efficiency of two inoculation methods of *Pseudomonas putida* on growth and yield of tomato plants. *Soil Science and Plant Nutrition*, 17, 1003–1012.
- Hesham, A. E. L., Kaur, T., Devi, R., Kour, D., Prasad, S., Yadav, N., Singh, C., Singh, J. & Yadav, A. J. (2021). Current Trends in Microbial Biotechnology for Agricultural Sustainability: Conclusion and Future Challenges. *Environmental and Microbial Biotechnology*. Elsevier, 555–572.
- Hungria, M., Rondina, A. B. L., Nunes, A. L. P., Araujo, R. S. & Nogueira, M. N. (2021). Seed and leaf-spray inoculation of PGPR in Brachiariars (*Urochloa* spp.) as an economic and environmental opportunity to improve plant growth, forage yield and nutrient status. *Plant Soil*.
- Khoshru, B., Mitra, D., Khoshmanzar, E., Myo, E. M., Uniyal, N., Mahakur, B., et al. (2020). Current scenario and future prospects of plant growth-promoting rhizobacteria: an economic valuable resource for the agriculture revival under stressful conditions. *Journal of Plant Nutrition*, 43, 3062–3092.
- Lopes, M. J. S., Dias-Filho, M. B. & Gurgel, E. S. C. (2021a). Successful plant growth-promoting microbes: inoculation methods and abiotic factors. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 5 (606454), 1-13.
- Lopes, M. J. S., Dias-Filho, M. B., Castro, T. H. R., Gurgel, E. S. & Silva, G. B. (2021b). Efficiency of biostimulants for alleviating shade effects on forage grass. *Journal of Agricultural Studies*, 9, 14-30.
- Lopes, M. J., Filho, M. B. D., Reis Castro, T. H., Filippi, M. C. C. & Silva, G. B. (2018). Effect of *Pseudomonas fluorescens* and *Burkholderia pyrrocinia* on the growth improvement and physiological responses in *Brachiaria brizantha*. *American Journal of Plant Sciences*, 9, 250–265.
- Machado, R., Calvi, V., Paccola, E., Schmdit Filho, E., & Gasparotto, F. (2020). Inoculação foliar de plantas de milho com *Bacillus subtilis* e *Azospirillum brasilense*. *Enciclopédia Biosfera*, 17(34), 289-298.
- Missio, E. L. (2016). Rizobactéria e polímero aplicados em sementes *Jacaranda mimosifolia* D. Don promovem o crescimento das mudas. *Agrarian Academy*, 3, 6.
- Mitter, E. K., Tosi, M., Obregón, D., Dunfield, K. E., & Germida, J. J. (2021). Rethinking crop nutrition in times of modern microbiology: innovative biofertilizer technologies. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 5, 29.
- Msimbira, L. A., & Smith, D. L. (2020). The roles of Plant Growth Promoting Microbes in enhancing plant tolerance to acidity and alkalinity stresses. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 4, 1–14.
- Nakao, A. H., Souza, M. F. P., Dickmann, L., Centeno, D. C. & Rodrigues, R. A. F. (2014). Resposta do sorgo granífero à aplicação de diferentes doses e épocas de inoculante (*Azospirillum brasilense*) via foliar. *Enciclopédia Biosfera*, 10 (18), 2702- 2714.
- Nascimento, C. C., Ferreira, J. S., Santos, R. K. A., Lima, M. C. D., Ladeia, C. A., Ávila, J. S. & Filho, R. L. S. A. (2021). Desenvolvimento de *Eucalyptus urophylla* submetido à inoculação de bactérias diazotróficas nativas. *Brazilian Journal of Development*, 7, 5, 47287 - 47304.
- Oliveira, L. C. de, Nakasone, A. K., Lacerda, L., Nechet, K. de L., Lemos, W. de P., Marinho, A. M. do R. & Halfeld-Vieira, B. de A. (2020). Bactérias endofíticas e a promoção de crescimento de plantas de pimenta-do-reino. *Research, Society and Development*, 9 (11), e2909119818.
- Oosten, M. J. V., Pepe, O., Pascale, S., Silletti, S & Maggio, A. (2017). The role of biostimulants and bioeffectors as alleviators of abiotic stress in crop plants. *Chemical and Biological Technologies in Agriculture*, 4, 5.
- Pereira, A. C. C., Castro, G. L. S., Rodrigues, P. C., Silva, G. B., Oliveira, D. A. & Souza, C. R. B. (2019). An endophytic *Pseudomonas* sp. of *Piper tuberculatum* promotes growth on *Piper nigrum* through increase of root biomass production. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 108 (1), 1-7.
- Posada, A., Mejía, D., Polanco-Echeverry, D. & Cardona, J. (2021). Rizobacterias promotoras de crecimiento vegetal (PGPR): Una revisión sistemática 1990-2019. *Revista de Investigación Agraria y ambiental*, 12 (2), 161 – 178.
- Prisa, D. (2020). Optimised fertilisation with zeolites containing plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) in *Ranunculus asiaticus*. *GSC Biological and Pharmaceutical Sciences*, 10, 96–102.
- Puente, M. L., Gualpa, J. L., Lopez, G. A., Molina, R. M., Carletti, S. M., & Cassán, F. D. (2017). The benefits of foliar inoculation with *Azospirillum brasilense* in soybean are explained by an auxin signaling model. *Symbiosis*, 76 (1), 41–49.
- Rezende, C. C. Silva, M. A., Frasca, L. L. M., Faria, D. R., Filippi, M. C. C., Lanna, A. C. & Nascente, A. S. (2021). Microrganismos multifuncionais: utilização na agricultura. *Research, Society and Development*, 10, 2, e50810212725.
- Romeiro, R. S. (2007). *Controle biológico de doenças de plantas: procedimentos*. UFV.
- Rout, G. R. & Sahoo, S. (2015). Role of iron in plant growth and metabolism. *Reviews in Agricultural Science*, Tottori, 3, 1, 1–24.
- Sales, L. Z. S., Garcia, N. F. S., Martins, J. T., Buzo, F. S., Garé, L. M., Rodrigues, R. A. F. & Arf, O. (2021). Inoculation with *Azospirillum brasilense* and fertilizer reduction in upland rice. *Research, Society and Development*, 10 (7), e9110716345.

- Santos, A. F., Corrêa, B. O., Klein, J., Bono, J. A. M., Pereira, L. C., Guimarães, V. F., & Ferreira, M. B. (2021). Biometria e estado nutricional da cultura da aveia branca (*Avena sativa* L.) sob inoculação com *Bacillus subtilis* e *B. megaterium*. *Research, Society and Development*, 10(5), e53410515270-e53410515270.
- Sauka, D. H., Piccinetti, C. F., Vallejo, D. A., Onco, M. I., Pérez, M. P. & Benintende, G. B. (2021). New entomopathogenic strain of *Bacillus thuringiensis* is able to solubilize different sources of inorganic phosphates. *Applied Soil Ecology*, Innsbruck, 160, 4, 1-6.
- Souza, R., Ambrosini, A., & Passaglia, L. M. P. (2015). Plant growth promoting bacteria as inoculants in agricultural soils. *Genetics and Molecular Biology*, 38, 401–419.
- Strigul, N. S. & Kravchenko, L. V. (2006). Mathematical modeling of PGPR inoculation into the rhizosphere. *Environmental Modelling & Software*, 21, 1158–1171.
- Taiz, L. & Zeiger, E. (2017). *Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal*, Artmed.
- Ullah, M. A., Mahmood, I. A., Ali, A., Nawaz, Q., Sultan, T. & Zaman, B. U. (2017). Effect of inoculation methods of biozote-max (plant growth promoting rhizobacteria-PGPR) on growth and yield of rice under naturally salt-affected soil. *Research in Plant Biology*, 7, 24–26.
- Umesha, S., K. Singh, P., & P. Singh, R. (2018). Microbial Biotechnology and Sustainable Agriculture. *Biotechnology for Sustainable Agriculture*, 185–205.
- Varma, A., Tripathi, S. & Prasad, R. (2019). *Plant Biotic Interactions*. Springer.
- Yadav, M. K., & Singh, B. P. (Ed.). *New and future developments in microbial biotechnology and bioengineering: microbial biofilms*. Elsevier.