

Microrganismos promotores de crescimento de plantas como mitigadores do estresse hídrico em pastagens: uma revisão narrativa

Plant growth-promoting microorganisms as mitigators of water stress in pastures: a narrative review

Microorganismos promotores del crecimiento vegetal como mitigadores del estrés hídrico en pasturas: una revisión narrativa

Recebido: 12/08/2022 | Revisado: 22/08/2022 | Aceito: 23/08/2022 | Publicado: 31/08/2022

Edson Marcos Viana Porto

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4967-0967>
Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, Brasil
E-mail: edson.porto@unimontes.br

Fábio Andrade Teixeira

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1215-7342>
Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, Brasil
E-mail: fteixeira@uesb.edu.br

Daniela Deitos Fries

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3827-6905>
Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, Brasil
E-mail: friesdd@hotmail.com

Renata Rodrigues Jardim

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4022-5541>
Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, Brasil
E-mail: renatarjsousa42@gmail.com

Hugo Tiago Ribeiro Amaro

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9142-4244>
Universidade Estadual de Montes Claros, Brasil
E-mail: hugo.amaro@unimontes.br

José Ricardo dos Santos Filho

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6136-6813>
Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, Brasil
E-mail: ricardo_s.filho@hotmail.com

JeanKarlo Penalva dos Santos

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8061-3250>
Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, Brasil
E-mail: jeanzootec@hotmail.com

Fredy Martins de Jesus

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9566-5774>
Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, Brasil
E-mail: dymartins23@gmail.com

Hackson Santos Silva

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4590-5850>
Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, Brasil
E-mail: hackkson@gmail.com

Thatiane Mota Vieira

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7146-0328>
Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, Brasil
E-mail: thatianemotta.25@gmail.com

Resumo

O estresse hídrico é uma realidade presente em ambientes pastoris em todo o Brasil, e de maneira mais desafiadora em regiões semiáridas. Essas condições climáticas colocam em prova a tolerância ao estresse hídrico espécies forrageiras usadas, que apesar de sua rusticidade, diminuem marcantemente seu desempenho em baixas disponibilidades hídricas, o que limita a expressão de todo seu potencial produtivo. Nesse sentido, torna-se importante a busca por tecnologias sustentáveis que auxiliem uma maior resiliência da produção animal a pasto e que sejam benéficas ao meio ambiente, como o uso de microrganismos promotores de crescimento de plantas, que potencialmente, podem ajudar estas espécies a tolerar os efeitos deletérios do estresse hídrico. Como isso, o objetivo dessa revisão foi compilar informações sobre o uso de bactérias promotoras de crescimento de plantas, fungos micorrízicos arbusculares e sua co-inoculação com agentes mitigadores do estresse hídrico em plantas forrageiras. Diante de dados obtidos em

plataformas de pesquisa, abordou-se os efeitos de inoculações com microrganismos benéficos do solo sobre características morfofisiológicas e produtivas de plantas forrageiras e como potencialmente essa simbiose pode auxiliar as plantas a tolerarem o estresse hídrico, além de descrever as especificidades da relação tripartite entre fungos, bactérias e plantas forrageiras. Com essa revisão, constatou-se que o uso de insumos microbiológicos como moduladores da tolerância de espécies à seca apresenta potencial utilização, sendo necessário maior volume de estudos para consolidar a técnica de maneira que a fortaleça com uma alternativa sustentável e resiliente da pecuária a pasto.

Palavras-chave: Bactérias; Fungos; Micorrizas; Co-inoculação; Resiliência.

Abstract

Water stress is a reality present in pastoral areas throughout Brazil, and more challengingly in semi-arid regions. These climatic conditions test the tolerance to water stress of the forage species used, which despite their rusticity, markedly decrease their performance in low water availability, which limits the expression of all their productive potential. In this sense, it is important to search for sustainable technologies that help a greater resilience of animal production on pasture and that are beneficial to the environment, such as the use of microorganisms that promote plant growth, which can potentially help these species to tolerate the deleterious effects of water stress. Therefore, the objective of this review was to compile information on the use of plant growth-promoting bacteria, arbuscular mycorrhizal fungi and their co-inoculation with water stress mitigating agents in forage plants. In view of data obtained from research platforms, the effects of inoculations with beneficial soil microorganisms on morphophysiological and productive characteristics of forage plants were addressed and how this symbiosis can potentially help plants to tolerate water stress, in addition to describing the specifics of the tripartite relationship between fungi, bacteria and forage plants. With this review, it was found that the use of microbiological inputs as modulators of species tolerance to drought has potential use, requiring a greater volume of studies to consolidate the technique in a way that strengthens it with a sustainable and resilient alternative of livestock to pasture.

Keywords: Bacteria; Fungi; Mycorrhiza; Co-inoculation; Resilience.

Resumen

El estrés hídrico es una realidad presente en las áreas de pastoreo de todo Brasil, y más desafiante en las regiones semiáridas. Estas condiciones climáticas ponen a prueba la tolerancia al estrés hídrico de las especies forrajeras utilizadas, que a pesar de su rusticidad, disminuyen notoriamente su comportamiento ante la baja disponibilidad hídrica, lo que limita la expresión de todo su potencial productivo. En este sentido, es importante buscar tecnologías sostenibles que ayuden a una mayor resiliencia de la producción animal en pastoreo y que sean beneficiosas para el medio ambiente, como el uso de microorganismos que promuevan el crecimiento de las plantas, que potencialmente pueden ayudar a estas especies a tolerar la efectos nocivos del estrés hídrico. Por lo tanto, el objetivo de esta revisión fue recopilar información sobre el uso de bacterias promotoras del crecimiento vegetal, hongos micorrízicos arbusculares y su co-inoculación con agentes mitigadores de estrés hídrico en plantas forrajeras. En vista de los datos obtenidos de las plataformas de investigación, se abordaron los efectos de las inoculaciones con microorganismos benéficos del suelo sobre las características morfofisiológicas y productivas de las plantas forrajeras y cómo esta simbiosis puede potencialmente ayudar a las plantas a tolerar el estrés hídrico, además de describir las especificidades de la relación tripartita. entre hongos, bacterias y plantas forrajeras. Al igual que esta revisión, se encontró que el uso de insumos microbiológicos como moduladores de la tolerancia de las especies a la sequía tiene uso potencial, requiriendo un mayor volumen de estudios para consolidar la técnica de manera que se fortalezca con una alternativa sostenible y resiliente de ganadería a pastoreo.

Palabras clave: Bacterias; Hongos; Micorrizas; Coinoculación; Resiliencia.

1. Introdução

As condições de produção animal à pasto no Brasil, predominantemente em sequeiro, tem a deficiência hídrica (comum em regiões semiáridas) e a baixa fertilidade natural das áreas, situações que colocam à prova a adaptação de espécies forrageiras tropicais a condições estressantes de crescimento. Esses sistemas enfrentam longos períodos de estiagem, principalmente devido à incidência de períodos secos durante o período chuvoso (veranicos), que, dependendo da região, podem ocorrer em diferentes períodos do ano, independentemente da estação.

Tais ambientes podem causar impacto negativo nas plantas forrageiras, diminuindo sua produtividade por desequilíbrios fisiológicos, nutricionais e hormonais, limitando o potencial produtivo dessas áreas e refletindo negativamente nos índices zootécnicos dos animais explorados neste sistema.

Diante desse quadro, torna-se necessária a busca por soluções de baixo impacto ambiental, que possam otimizar a

produção animal sem comprometer os recursos naturais e que proporcionem características de resiliência ao setor, como a diminuição da dependência de insumos externos e a ampliação da eficiência destes sistemas produtivos.

Dentre as alternativas sustentáveis, o uso de insumos biológicos à base de microrganismos benéficos do solo, como bactérias promotoras de crescimento de plantas (BPCP) e fungos micorrízicos arbusculares (FMA) estão entre as mais promissoras tecnologias para se alcançar a sustentabilidade dos sistemas agrícolas, por proporcionarem melhorias que vão desde características de promoção de crescimento da parte aérea e raízes das plantas, até melhoria da proteção enzimática à condições de estresses bióticos e abióticos inerentes à atividade agrícola e pecuária na atualidade.

As plantas evoluíram de maneira sofisticada com microrganismos do solo para superar o estresse hídrico e seus efeitos adversos dentro das células, fortalecendo os mecanismos intrínsecos de tolerância ao estresse das plantas, produzindo exopolissacarídeos, fitohormônios, ACC desaminase, osmólitos e compostos voláteis (Shaffique et al., 2022).

O uso desta tecnologia apresenta grande potencial para se tornar realidade na formação e persistência de pastagens, devido ao grande interesse por parte dos pecuaristas, principalmente por ser uma alternativa vantajosa para a pastagem do gado, manejo do solo e qualidade ambiental, devido ao seu baixo custo, e também por responder às demandas da sociedade por uma pecuária mais sustentável (Mamédio et al., 2020).

De acordo com Jiang et al. (2021), os FMA são caracterizados por uma relação mutualística com as raízes das plantas e, por serem biotróficos obrigatórios, recebem compostos de carbono das plantas e produzem uma extensa rede de hifas que tem acesso a manchas de nutrientes fora da rizosfera, favorecendo a absorção de elementos pouco móveis no solo como o fósforo, buscando água em poros do solo pouco acessíveis aos pelos radiculares.

Já as BPCP, como descrito por Fracasso et al. (2020), agem através de mecanismos que estimulam o desenvolvimento das plantas, entre esses podemos citar a fixação biológica de nitrogênio (FBN), produção de aminoácidos e fitormônios, bem como melhoria da disponibilidade de nutrientes como o fósforo, através de processos de solubilização do fosfato.

Desta forma, em teoria, a tolerância das gramíneas forrageiras tropicais a estes eventos negativos da seca pode ser potencializada e/ou auxiliada por microrganismos naturais benéficos, incluindo bactérias e fungos, que através de relações simbióticas ou associativas, proporcionam a mitigação dos distúrbios bioquímicos e fisiológicos causados por esse quadro e proporcionando maior resiliência ao uso sustentável do solo.

Porém, de acordo com Nadeem et al. (2014), embora inoculantes microbianos estejam sendo amplamente utilizados para melhorar crescimento de plantas sob condições controladas de campo e naturais, os resultados obtidos com esses estudos não atingiram um grau razoável de eficácia e consistência necessários à sua comercialização em larga escala, pela complexidade de interações entre os diversos fatores presentes nessas relações ecológicas.

Por isso, torna-se importante compilar informações que auxiliem o melhor entendimento desse processo biológico de maneira que possa ser amplamente utilizado em atividades pecuária à pasto, proporcionando uma maior resiliência, segurança alimentar e menor impacto ambiental a essa atividade produtiva. Neste sentido, o presente trabalho tem o objetivo de analisar e compreender as diversas relações entre microrganismos benéficos do solo e a sua capacidade de mitigar os efeitos deletérios do estresse hídrico em plantas forrageiras.

2. Metodologia

Trata-se de uma revisão narrativa de literatura acerca da mitigação do estresse hídrico de plantas forrageiras tropicais pela ação de microrganismos promotores de crescimento vegetal.

A revisão narrativa se constitui no mapeamento, na categorização e análise da literatura, permitindo a atualização do conhecimento sobre uma temática e a discussão de determinado assunto sob o ponto de vista teórico ou contextual, bem como

a identificação de enfoques, lacunas e perspectivas para estudos futuros (Vosgerau & Romanowski, 2014).

As buscas se basearam na pergunta de pesquisa: Microrganismos promotores de crescimento de plantas são capazes de mitigar os efeitos negativos do estresse hídrico em pastagens? A busca bibliográfica foi realizada nas bases de dados Scielo, Google Scholar, Scopus, Science Direct e Web of Sciences e foram utilizados os seguintes descritores: estresse abiótico, estresse hídrico em pastagens, fungos micorrizicos arbusculares, bactérias promotoras de crescimento de plantas, mitigação do estresse hídrico por microrganismos benéficos do solo, tolerância ao estresse hídrico, bem como seus respectivos descritores no idioma inglês: abiotic stress, water stress in pastures, arbuscular mycorrhizal fungi, plant growth-promoting bacteria, mitigation of water stress by beneficial soil microorganisms, tolerance to water stress.

Os critérios de inclusão definidos para a seleção dos artigos foram: artigos publicados em português, inglês e espanhol, que na íntegra ou parcialmente retratassem a temática do estudo e indexados nos referidos bancos de dados dos anos de 1980 a 2022. Inicialmente foram encontrados 308 artigos, e posteriormente, através dos critérios de exclusão (duplicidade, não atendimento do objetivo desta revisão e fuga do tema) selecionados 114 artigos que atenderam aos critérios de elegibilidade descritos e compuseram desde a conceituação inicial de termos e conceitos, até a análise e discussão da presente revisão.

3. Resultados e Discussão

3.1 Estresses abióticos em plantas forrageiras

A criação pecuária brasileira é caracterizada pela alimentação animal à pasto, extensas áreas com pastagens cultivadas e condições climáticas favoráveis, que proporcionam vantagens competitivas das nossas criações frente aos demais países produtores. Porém, as variações climáticas, principalmente aquelas referentes à disponibilidade hídrica são comuns em diversas regiões e estações do ano, impondo um caráter sazonal a produção forrageira e animal, pois apesar da rusticidade e adaptação das gramíneas forrageiras tropicais, essas condições críticas ao longo do ano afetam a sua produtividade.

De acordo com estimativas do Painel Intergovernamental de Mudanças Climáticas (Stocker, 2014) o Brasil terá um aumento de 2 a 7 °C em sua temperatura até o ano de 2100, apresentando maior variabilidade nos cenários de precipitação, com tendências regionalizadas de aumento dos extremos máximos e mínimos de temperatura.

Esse quadro remete aos desafios que a pecuária brasileira enfrenta e continuará a vivenciar num futuro próximo, demandando o uso de sistemas produtivos menos sensíveis a essas condições, visando à mitigação de gases do efeito estufa e a adoção de componentes animais e forrageiros adaptados às mudanças climáticas.

Neste contexto, a ecofisiologia como ferramenta de estudo das respostas forrageiras as condições abióticas e bióticas do ecossistema pastagem pode gerar informações que contribuam para melhor equilíbrio entre a demanda produtiva do sistema e sustentabilidade biológica dos seus principais fatores.

A dinâmica de plantas individuais e a comunidade de perfilhos em pasto podem ser alteradas pelas condições do meio em que estão sujeitas, afetando diretamente a estrutura do relvado, assim como, os mecanismos adaptativos da planta ao estresse imposto pelos fatores bióticos e abióticos do ecossistema da pastagem (Lemaire, 2001).

Desta forma, o estresse pode ser definido como qualquer condição ambiental que impeça a planta de alcançar seu potencial genético pleno (Taiz et al., 2017), podendo ser oriundos das mais diversas fontes de variações ambientais, tais como aqueles oriundos da temperatura (altas temperaturas e frio), disponibilidade hídrica (seca e alagamento), radiação (Luz e UV), estresse químico (sais minerais, poluentes e gases tóxicos) e estresse mecânico (vento, movimentação do solo e submersão), mas com destaque aquelas vinculadas ao contexto das mudanças climáticas, podendo destacar os efeitos causados pelo aumento da temperatura e o déficit hídrico que geram transtornos fisiológicos e bioquímicos às plantas (Tabela 1).

Tabela 1. Transtornos fisiológicos e bioquímicos em plantas causadas por estresse abiótico.

Fator ambiental	Efeitos primários	Efeitos secundários	
Déficit hídrico	Redução do potencial hídrico (Ψ)	Redução da expansão celular/foliar	
	Desidratação celular	Redução das atividades celulares e metabólicas	
	Resistência hidráulica		Fechamento estomático
			Inibição fotossintética
			Abscisão foliar
			Alteração na partição do carbono
			Citorrise
			Cavitação
			Desestabilização de membranas e de proteínas
			Produção de EROs
			Citotoxicidade iônica
			Morte celular
		Temperatura elevada	Desestabilização de membranas e de proteínas
Produção de EROs			
Morte celular			

Fonte: Adaptado de Taiz et al. (2017).

A Tabela 1 apresenta os diversos efeitos fisiológicos apresentados pelas plantas submetidas aos dois principais fatores de estresse abiótico (hídrico e por temperatura elevada) e que são relacionados as mudanças climáticas proporcionados pelos efeitos do aquecimento global.

O impacto destes distúrbios fisiológicos em cultivos comerciais ou atividades pecuárias compromete a oferta de alimentos e conseqüentemente a segurança alimentar, principalmente em regiões de atividades agrícolas e pecuárias desafiador, como as regiões de clima árido e semiárido. Não sendo essa preocupação uma exclusividade de sistemas agrícolas compostos por culturas anuais, que comparativamente são mais afetadas pelos extremos climáticos.

As gramíneas forrageiras tropicais, plantas de metabolismo C4, com elevada eficiência no uso de recursos naturais com luz e temperatura, também apresentam distúrbios fisiológicos a esta condições de estresse, e desenvolveram ao longo da sua evolução algumas adaptações morfofisiológicas que as ajudam a tolerar essas condições até certo grau de perturbação.

Em revisão feita por Pimentel et al. (2016) são elencados os principais fatores de estresse abiótico e biótico e suas respectivas características adaptativas (Quadro 1).

Quadro 1. Estresses ocasionados por fatores bióticos e abióticos e resposta adaptativa das gramíneas forrageiras tropicais.

Fatores	Estresse à planta	Resposta da planta
Compactação	Prejudica o crescimento radicular	Emissão de raízes laterais Engrossamento de raízes
Alagamento	Baixa disponibilidade de ATP Espécies reativas de oxigênio Níveis tóxicos dos elementos Menor condutância estomática	Formação de raízes adventícias Diminuição da biomassa de raízes
Seca	Espécies reativas de oxigênio Menor assimilação de carbono	Diminuição da abertura estomática Diminuição do diâmetro do estômato Ajustamento osmótico da célula Aprofundamento das raízes
Pastejo	Diminuição do aparato fotossintético	Mudanças da relação fonte/dreno Alteração na população de perfilhos
Sombra	Diminuição da radiação solar	Aumento na razão parte aérea/raiz Diminuição do perfilhamento Aumento da superfície específica das folhas Aumento no teor de clorofila
Deficiência de nutrientes	Falta de elementos essenciais	Acelera crescimento de raízes Aumenta a superfície e o comprimento de raízes

Fonte: Pimentel et al. (2016).

O Quadro 1 reuni informações sobre o estresse causado em plantas forrageiras por diversos fatores em ambiente pastoril e suas respectivas resposta adaptativas, o que demonstra que as gramíneas forrageiras evoluíram para se adaptar através de ajustes fisiológicos e morfológicos na tentativa de minimizar o efeito destas situações de estresse.

Estresse hídrico em plantas forrageiras

O déficit hídrico é uma situação comum à produção de muitas culturas no mundo todo, fenômeno que está associado a fatores como ocorrência e distribuição das chuvas, demanda evaporativa e capacidade de armazenar água do solo (Pimentel et al., 2016).

De acordo com Naing e Kim, (2021) o estresse por seca é considerado um dos mais graves estresses abióticos ao rendimento das culturas, prejudicando o crescimento normal das plantas pela perturbação da divisão celular, crescimento da superfície foliar e do caule e proliferação de células radiculares afetando negativamente o crescimento das plantas.

O estresse hídrico pode ser descrito como todo o conteúdo de água de um tecido ou célula que está abaixo do conteúdo de água máximo exibido quando a planta se apresenta no estado de maior hidratação, e esse déficit de água (disponibilidade hídrica insuficiente) ocorre na maioria dos habitats naturais ou agrícolas e é causado principalmente por períodos intermitentes até contínuos sem precipitação, já a seca é o termo meteorológico para um período de precipitação insuficiente que resulta em déficit hídrico para a planta (Taiz et al., 2017).

As principais consequências da seca nas plantas cultivadas são a taxa reduzida de divisão celular e expansão, tamanho da folha, alongamento do caule, proliferação de raízes, oscilações estomáticas, mudança nas relações de água e nutrientes nas plantas, proporcionando uma menor produtividade das culturas, e uma ineficiência no uso da água (Li et al. 2009).

As restrições hídricas severas promovem paralisação do crescimento e morte da parte aérea da planta e limitam a produção animal, tanto em razão da baixa qualidade quanto da disponibilidade da forragem. Por outro lado, deficiências hídricas suaves, reduzem a velocidade de crescimento das plantas, retardando a formação de caules e resulta em plantas com maiores proporções de folhas e conteúdo de nutrientes potencialmente digestíveis (Santos et al., 2011).

Além de todos os efeitos sobre a produtividade das culturas em geral, a seca diminui o acesso das plantas aos recursos disponíveis e essenciais para o seu crescimento, como os nutrientes presentes na rizosfera que precisam da água para serem absorvidos. Com fornecimento limitado de água, a absorção de nutrientes pelas raízes diminui porque um declínio no potencial de água no solo retarda a taxa de difusão de nutrientes entre a matriz do solo e a superfície radicular (Farooq et al., 2009).

Outro aspecto importante é sobre os efeitos da menor disponibilidade hídrica das plantas sobre a sua assimilação de CO₂ e, conseqüentemente, sobre sua taxa fotossintética. Reduções na área foliar (tamanho e número) e fechamento estomático, atividades prejudicadas de enzimas de carboxilação e síntese de ATP e destruição de aparelhos fotossintéticos estão entre os principais fatores que diminuem a fixação de carbono em seca (Yamance et al., 2003).

A seca severa limita a fotossíntese devido a um declínio nas atividades de ribulose-1, 5-bisfosfato carboxilase / oxigenase (Rubisco), Enzima fosfoenolpiruvato carboxilase (PEPCase), NADP-Enzima málica (NADP-ME), frutose-1, 6-bisfosfatase (FBPase) e piruvato fosfato diquinase (PPDK), e limita a área fotossintética devido à redução expansão foliar e número de folhas. Além disso, o transporte de elétrons não cíclicos corresponde aos requisitos reduzidos da produção de NADPH e reduz assim a síntese de ATP (Farroq et al., 2012).

A condição de baixa disponibilidade hídrica para as plantas perturba o balanço entre produção de Espécies Reativas de Oxigênio (EROs) e a defesa antioxidante causando acúmulo de EROs, que induz estresse oxidativo. Com o fechamento estomático, o influxo de CO₂ e a sua redução interna nas folhas que não só reduz diretamente a carboxilação, mas também direciona mais elétrons para formar EROs e promove a fotorrespiração.

Em plantas forrageiras tropicais vários são os efeitos do estresse hídrico relatados na literatura científica da área, podendo citar o trabalho realizado por Carrizo et al. (2021) avaliando os efeitos do estresse hídrico e a recuperação em duas linhagens do capim-buffel (*Cenchrus ciliaris*), que tiveram o suprimento hídrico interrompido até o solo atingir 20% do conteúdo de umidade do solo. Os autores constataram uma diminuição reversível na relação de água da folha e danos ao fotossistema II, levando a um aumento na geração de espécies reativas de oxigênio, peroxidação lipídica e o desenvolvimento adicional de tecidos lignificados e células bulliformes e uma maior espessura da epiderme axial.

Maranhão et al. (2019) estudando os efeitos da restrição hídrica (30, 60, 90 e 120% da evapotranspiração de referência – Eto) sobre o capim-buffel cv. Gayndah observaram uma menor taxa fotossintética foliar, condutância estomática, taxa de transpiração foliar e uma maior temperatura foliar na lâmina de água correspondente a 30% da Eto, o que demonstra o impacto do estresse hídrico até em uma forrageira considerada como tolerante à seca.

Siddique et al. (2016) estudando as respostas fisiológicas do estresse hídrico sobre duas espécies (*Halopyrum mucronatum* e *Cenchrus ciliaris*), observaram em condições de baixa disponibilidade hídrica, reduções nos teores de clorofila, de carotenoides, condutância estomática e aumento no teor de prolina livre nas duas espécies estudadas.

Já Tommasino et al. (2018) avaliando o estresse simultâneo da baixa disponibilidade hídrica (30% do conteúdo de água do solo) e altas temperaturas (45 °C) sobre dois genótipos de capim-buffel, constataram danos oxidativos ocasionado pela redução da atividade das enzimas antioxidantes, impactando diretamente o crescimento dos cultivares estudados.

Portanto, várias são as perturbações fisiológicas causadas pelo estresse hídrico em gramíneas forrageiras tropicais, inclusive em uma espécie considerada tolerante ao estresse hídrico, como o capim-buffel.

Mecanismos de adaptação das plantas à seca

As plantas ao longo de sua evolução, desenvolveram várias adaptações morfológicas e bioquímicas para tolerar eventos de baixa disponibilidade hídrica, como forma de amenizar ou fugir dos distúrbios causados pela falta de água disponível.

Segundo Farooq et al. (2009), as plantas ao longo de sua evolução, desenvolveram vários mecanismos que lhes

permitiram conviver com o estresse hídrico, incluindo adaptações morfológicas, ajuste osmótico, otimização de recursos hídricos, sistemas antioxidantes que diminuem os efeitos de espécies reativas de oxigênio (ERO) ligadas à seca, e a indução de uma variedade de genes e proteínas que respondem ao estresse.

A tolerância à seca é um complexo fenômeno associado à espessura da cutícula, regulação estomática, sistema radicular, balanços hormonais, sistema de defesa antioxidante, ajuste osmótico e manutenção do conteúdo de água no tecido, etc. (Farooq et al., 2012).

De maneira geral, os mecanismos de resistência à seca pelas plantas podem ser divididos em adaptações fisiológicas, morfológicas e aspectos relacionados a mecanismos moleculares.

Dentre as adaptações a seca podemos citar a capacidade de algumas espécies em “fugir” do período de menor disponibilidade hídrica, seja pelo curto ciclo de vida (correspondente ao período de chuvas) ou entrando em dormência antes da escassez, como várias espécies de plantas do bioma Caatinga fazem para sobreviver.

Outra forma de adaptação é a prevenção da seca pela flexibilidade fenotípica, quando a planta apresenta a capacidade de manter o status de água alto ou hidratação celular sob déficit hídrico, realizando este mecanismo quer captando mais água do solo ou minimizando a perda de água através da transpiração (Blum, 2005).

Quanto aos aspectos morfológicos, Wang & Yamauchi (2006) descrevem a plasticidade radicular como um aspecto importante para evitar a seca, através de uma maior profundidade de enraizamento, proliferação radicular e densidade de comprimento radicular.

A respeito das adaptações fisiológicas, várias são as modificações metabólicas feitas pelas plantas para enfrentar o baixo nível de água em seus tecidos, podendo citar as mais importantes, com o ajuste osmótico, sintetização de substâncias de crescimento vegetal (hormônios vegetais) e as defesas antioxidantes.

Acúmulo de solutos orgânicos e inorgânicos sob seca e / ou salinidade, que ajudam a diminuir o potencial hídrico sem diminuir conteúdo de água, é referido como ajuste osmótico ou osmoregulação (Serraj & Sinclair, 2002). No entanto, estes solutos não causam efeitos prejudiciais nas membranas, enzimas e outras macromoléculas, mesmo em concentrações mais altas, sendo assim também são chamados de solutos compatíveis (Kiani et al., 2007).

A biossíntese e o acúmulo de solutos compatíveis, como o aminoácido prolina, ocorrem no vacúolo ou no citosol, com função osmoprotetora, o que mantém o equilíbrio hídrico e preserva a integridade celular de proteínas, enzimas e membranas, para a continuidade das atividades vitais, e constitui uma das estratégias adaptativas dos vegetais aos múltiplos efeitos causados pelos estresses (Abdul Jaleel et al., 2007).

Estes solutos compatíveis incluem açúcares solúveis, álcoois de açúcar, prolina, glicinobetaina (GB), ácidos orgânicos, trealose, etc. Estes solutos compatíveis não só ajudam a manter pressão turgor, mas também para proteger as enzimas e macromoléculas de células dos efeitos prejudiciais de EROs (Farooq et al. 2009).

O ajuste osmótico é o principal mecanismo de defesa da planta capaz de reduzir o potencial hídrico celular (Guirra et al. (2022). É realizado acumulando biomoléculas (açúcares, aminoácidos, prolina, etc.) no citosol sem intoxicar a célula (Butt et al., 2017).

Outro aspecto fisiológico na adaptação das plantas a seca é a ação dos hormônios vegetais, que em baixas concentrações podem inibir, modificar ou promover quanti e qualitativamente o crescimento vegetal.

Auxinas, Giberelinas, Citocininas, Etileno, e Ácido Abscísico (ABA) são os fitormônios mais estudados em plantas superiores. Destes, Giberelinas e Citocininas promovem o crescimento das plantas (promotores de crescimento), enquanto Etileno e ABA têm efeitos inibidores (retardadores do crescimento) (Taiz et al., 2017). O estresse hídrico altera a síntese endógena destas substâncias de crescimento. Geralmente, sob condições de estresse, a concentração de retardadores do crescimento aumenta à custa do crescimento promotores para regular o orçamento de água das plantas (Farooq et al., 2009).

De acordo com Taiz et al. (2017), em condições de déficit hídrico ocorre o acúmulo de ácido abscísico (ABA) nas raízes induzindo as folhas a diminuírem a abertura dos estômatos, reduzindo as trocas gasosas, inibindo a fotossíntese, e assim produzindo espécies reativas de oxigênio (ERO) que podem promover danos ao DNA e nas membranas celulares.

Abastecimento de água limitado promove o estresse oxidativo com superprodução de EROs. Influxo de CO₂ declinado com fechamento estomático ou atividades prejudicadas de enzimas e aparelhos fotossintéticos danificados sob estresse hídrico desregulam a fotossíntese, levando à geração de uma variedade de EROs, como o O₂⁻, ¹O₂, H₂O₂, HO₂⁻ e HO⁻ (Lawlor & Cornic, 2002).

De acordo com Naing & Kim (2021), estas EROS são altamente reativas e tóxicas, e a sua produção excessiva causa danos oxidativos às membranas (por exemplo, peroxidação lipídica), proteínas, RNA, e DNA e outras macromoléculas na ausência de qualquer mecanismo de proteção, o que finalmente levam à morte da planta.

As plantas desenvolveram mecanismos de defesa enzimáticos e não enzimáticos capazes de neutralizar a citotoxicidade das EROs (Barbosa et al., 2014). O sistema celular de defesa antioxidante começa com uma cascata enzimática, mas envolve também componentes não enzimáticos, dentre os quais se destacam o ascorbato (AsA), a glutatona (GSH), o β-caroteno e o α-tocoferol. Tais antioxidantes podem evitar a formação de radicais livres, sequestrá-los ou promover sua degradação, prevenindo a ocorrência de danos às células das plantas (Serkedjieva, 2011).

Dos antioxidantes enzimáticos, superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT), peroxidase (POX), glutatona redutase (GR) e ascorbato peroxidase (APX), antioxidantes não enzimáticos, ácido ascórbico, α-tocoferol, glutatona reduzida, β-caroteno salicilatos, solutos compatíveis como prolina se acumulam em plantas superiores sob estresse hídrico para evitar os danos oxidativos (Ozkur et al., 2009).

3.2 Microrganismos benéficos do solo como moduladores da tolerância ao estresse hídrico em plantas

Uma das alternativas para auxiliar as plantas a enfrentar a baixa disponibilidade hídrica é o uso de comunidades microbianas associadas às plantas, como fungos micorrízicos arbusculares (FMA) e bactérias promotoras de crescimento de plantas (BPCP), que otimizam o crescimento e desenvolvimento das plantas sob diferentes tipos de estresses abióticos e bióticos.

A aplicação de microrganismos como BPCP e FMA são úteis para e melhorar a sustentabilidade da agricultura e estabilidade ambiental (Kumar & Verma, 2018).

Bactérias promotoras de crescimento de plantas (BPCP)

A definição de bactérias promotoras de crescimento vegetal (BPCV), bactérias promotoras de crescimento de plantas (BPCP) ou ainda rizobactérias promotoras de crescimento de plantas (RPCP) engloba grupos de microrganismos de vida livre ou epifíticos com capacidade de estabelecimento de relações simbióticas, associativas ou não, com as plantas (Glick, 2012).

O estudo das interações entre planta e microrganismos vem se intensificando nos últimos anos com o intuito de entender os vários fatores envolvidos para a seleção de estirpes de bactérias eficientes na promoção de crescimento das grandes culturas (Ferreira et al., 2014).

As BPCP têm sido encontradas em associação com grande número de espécies de cereais e gramíneas forrageiras, tendo uma vasta gama de gêneros descritos, incluindo *Pseudomonas*, *Burkholderia*, *Bacillus*, *Bradyrhizobium*, *Rhizobium*, *Gluconacetobacter*, *Herbaspirillum* e *Azospirillum* (Hungria et al., 2010; Videira et al., 2012).

Os mecanismos pelos quais as bactérias podem influenciar o crescimento das plantas diferem entre espécies e linhagens, então não existe um mecanismo único para promover o crescimento das plantas. Estudos têm sido conduzidos em relação às habilidades de várias bactérias para promover o crescimento das plantas, entre elas bactérias endofíticas (Souza et

al., 2015).

Os endófitos são convencionalmente definidos como bactérias ou fungos que colonizam os tecidos internos das plantas, podem ser isolados da planta após a desinfecção da superfície e não causam efeitos negativos no crescimento das plantas (Gaiero et al., 2013).

Segundo Souza et al. (2015), as BPCP têm sido relatadas pela sua melhoria no desenvolvimento das plantas por proporcionarem uma série de benefícios através de diversos mecanismos tais como: fixação biológica de nitrogênio, produção de compostos indólicos, produção de sideróforos quelantes de ferro que em altas concentrações pode inibir o crescimento de fitopatógenos, atividade da ACC deaminase e pela solubilização de fosfatos orgânicos e inorgânicos.

Muitos microrganismos benéficos, incluindo bactérias e fungos que vivem no solo e aqueles associados às raízes das plantas, são capazes de solubilizar o fósforo insolúvel do solo (Bechtaoui et al., 2020).

As bactérias frequentemente solubilizam o fósforo (P) mineral (inorgânico) através da síntese de ácidos orgânicos de baixo peso molecular, tais como o ácido glucônico e ácido cítrico (Rodriguez et al., 2004). As bactérias solubilizadoras de fosfato solubilizam formas inorgânicos de fosfatos, tais como $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$, FePO_4 e AlPO_4 , através da produção de ácidos orgânicos, sideróforos e hidroxilas. O fosfato se liga com os grupos hidroxilos e carboxilos quelantes e desse modo libera cátions que induzem a acidificação do solo, resultando na liberação de fosfato solúvel (Kpombrekou & Tabatabai, 1994).

Já o Ferro, apesar de ser um dos elementos mais abundante na crosta terrestre, no solo, frequente ele está em uma forma pouco disponível para assimilação direta pelas plantas e microrganismos, devido à baixa solubilidade do íon férrico (Fe^{3+}) (forma predominante na natureza). Para melhorar a absorção deste nutriente, as plantas e algumas bactérias produzem compostos de baixo peso molecular que se ligam e sequestram a formas disponíveis de ferro do solo. As bactérias sintetizam sideróforos de baixo peso molecular, moléculas com uma afinidade muito alta para Fe^{3+} e receptores de membrana que podem se ligar ao complexo de Fe-sideróforos, permitindo assim a absorção de ferro pelas bactérias (Neilands, 1981).

Os sideróforos produzidos pelas plantas ligam-se com uma menor afinidade ao ferro, quando comparado aos sideróforos produzidos pelas bactérias, sendo que os complexos de ferro-sideróforos bacterianos podem ser absorvidos e utilizados pelas plantas (Wang et al., 1993).

Além destes aspectos de promoção de crescimentos nas plantas em condições adequadas de cultivo, estes microrganismos apresentam vários mecanismos que podem auxiliar as plantas em sua tolerância ao impacto causados pelo déficit hídrico.

De acordo com Kaushal e Wani (2016), a aplicação de bactérias promotoras de crescimento (BPC) atenua os efeitos negativos da seca nas plantas por meio de diversos processos fisiológicos e bioquímicos nas plantas, incluindo alterações nos níveis de fitormônios, ativação do sistema de defesa antioxidante e o acúmulo de vários solutos orgânicos compatíveis como açúcares, aminoácidos e poliaminas. Os mecanismos potenciais incluem (1) produção de fitormônios como o Ácido Indolacético (AIA), Citocininas e Ácido Abscísico (ABA), (2) exopolissacarídeos, (3) ACC deaminase e (4) indução da tolerância sistêmica (Kumar & Verma, 2018).

Goswami et al. (2015) relatam a importância do AIA, uma auxina que regula a diferenciação do tecido vascular, da raiz adventícia e lateral, divisão celular e crescimento de brotos durante o estresse hídrico. O ABA é um importante regulador de crescimento durante o estresse hídrico. Quando a semente ou planta é inoculada com BPCP, a concentração de ABA aumenta e regula a fisiologia das plantas para tolerar o estresse hídrico. Esse fitormônio ameniza o estresse hídrico via regulação da transcrição do gene relacionado à seca e condutividade hidráulica da raiz (Jiang et al., 2013).

Hormônios como auxinas, giberelinas, cinetina e etileno são produzidos especificamente por estes microrganismos e desempenham um papel importante no fortalecimento das raízes (Ahemad & Kibret, 2014).

Segundo Bal et al. (2013), os organismos que produzem a enzima 1-aminociclopropano-1-carboxilato (ACC)

deaminase, responsável pela degradação de ACC (precursor do etileno) em amônia e α -cetobutirato, são capazes de promover o crescimento de plantas através da redução dos níveis de etileno na planta.

Ao facilitar a formação de raízes longas e a proteção das plantas sob estresse, pelos efeitos deletérios da presença de etileno, estas bactérias podem aumentar a sobrevivência e proteger o rendimento de uma variedade de planta, especialmente durante os primeiros dias após a semeadura, onde geralmente as plantas são mais vulneráveis à danos por vários estresses ambientais (Glick, 2004).

A presença de bactérias pode também levar à produção de substâncias osmorreguladoras pela planta e assim atuar de forma sinérgica, intermediar mudanças na elasticidade das paredes das células radiculares, colaborando na tolerância à seca (Dimkpa et al., 2009).

E dentre a vasta gama de espécies e estirpes de bactérias promotoras de crescimento de plantas, as do gênero *Azospirillum* têm sido amplamente testadas em gramíneas forrageiras, com resultados satisfatórios na nutrição das plantas hospedeiras, como os observados por Hungria et al. (2021) e mitigadoras de estresse abióticos, conforme contatado por Bulegon et al. (2017).

Azospirillum são as BPCP mais estudadas, principalmente por causa de sua capacidade de produzir compostos reguladores de crescimento, como ácido indol-3-acético (IAA) e giberelinas, e de exercer efeitos promotores de crescimento em um conjunto diversificado de hospedeiros (Cortés-Patiño et al., 2021).

Bulegon et al. (2016) estudando os efeitos do estresse hídrico em *Brachiaria ruziziensis* associado a *A. brasilense*, notaram que a bactéria favorece a manutenção dos teores de clorofilas nas folhas, auxiliando as plantas a tolerar esse estresse abiótico.

A bactéria *A. brasilense* pode minimizar o dano oxidativo provocado pelo estresse hídrico, através do aumento dos conteúdos de clorofilas e carotenoides nas plantas inoculadas, sob déficit hídrico (Bulegon et al., 2016) e pela sintetização do ácido amino-ciclopropano 1-carboxílico (ACC) deaminase que degrada a ACC, substrato precursor da síntese de etileno (Glick, 2014).

Leite et al. (2019) avaliando o desempenho do Capim Marandu sob diferentes doses de N e inoculações com *Azospirillum brasilense* em diferentes estações do ano, observaram redução de 20% na necessidade de adução nitrogenada e um desempenho superior em vários parâmetros produtivos na época seca do ano com a inoculação microbiológica.

Já Bulegon et al. (2019) avaliando o efeito da inoculação da bactéria *Azospirillum brasilense* no capim *Urochloa ruziziensis* sob estresse hídrico, observaram a elevação do teor relativo de água, em condições de déficit hídrico, com menor redução na taxa de assimilação líquida de CO₂ e diminuição dos danos às membranas celulares. Sendo esse processo mediado por meio da estimulação da produção e da liberação de compostos como os hormônios vegetais, principalmente auxina e ácido abscísico, mas também compostos como osmólitos betaínas, prolina e aminoácidos.

E também Fukami et al. (2018) avaliando mecanismos de resistência ao estresse, concluíram que a bactéria *Azospirillum* confere proteção às plantas de milho por aumentaram a sua defesa antioxidante, através das atividades da catalase (CAT), superóxido dismutase (SOD) e malondialdeído (MDA) nas folhas, e de ascorbato peroxidase (APX) nas raízes.

Mamédio et al. (2020) em uma revisão de literatura sobre a influência de BPCP sobre a persistência das pastagens tropicais em déficit hídrico concluíram a utilização destes insumos biológicos em gramíneas tropicais é uma alternativa para a manutenção do crescimento e desenvolvimento das pastagens, mesmo quando o perfil nutricional do solo não atende às necessidades das gramíneas e as condições ambientais são adversas. Porém, não existem muitos estudos testando inoculantes em gramíneas tropicais em condições de déficit hídrico e reafirmaram a necessidade de estudos com as espécies de gramíneas mais exploradas na produção animal, bem como análises mais detalhadas da eficiência dessa tecnologia, a fim de melhor empregar esses produtos em gramíneas em um contexto de déficit hídrico.

Fungos Micorrizas arbusculares (FMAs)

Fungos micorrízicos arbusculares (FMAs) formam uma das associações mais comuns na natureza, a micorriza arbuscular (MA), uma relação simbiótica formada entre esses fungos e as raízes de 82% das espécies vegetais, incluindo culturas de importância econômica exercendo grande influência em diversos processos agroecológicos e ecossistêmicos (Silvana et al., 2020).

Essa interação é baseada principalmente na troca de carbono da planta hospedeira e nutrientes dos fungos à planta hospedeira em um sistema simbiótico (Atul-Nayyar et al., 2009).

As micorrizas podem ser ectomicorrizas, em que o fungo recobre a raiz, mas não a penetram ou micorrizas arbusculares, no qual as hifas do fungo entram na raiz e penetram a parede celular das células radiculares formando estruturas arbusculares, dentro da parede celular, mas fora da membrana plasmática (Sadava et al., 2009).

Recentemente, observou-se que a interação simbiótica de plantas com FMA, além de ser importante a partir do ponto de vista agrícola e ecológico (Yang et al., 2008), poderia ser uma prática de mitigação sustentável para o déficit hídrico (Aroca, 2012).

Segundo Gamalero et al. (2009), os principais mecanismos empregados por micorrizas arbusculares para ajudarem as plantas a superarem os efeitos da seca incluem: (A) Melhor absorção de água; micorriza arbusculares estendem eficazmente as raízes das plantas proporcionando uma captação de água mais eficiente. (B) Melhor nutrição mineral, especialmente de fósforo, como uma consequência da extensão eficaz das raízes das plantas. Na verdade, as micorrizas arbusculares podem fornecer o principal mecanismo para absorção de fósforo em muitas plantas, com as BPCV possivelmente agindo como um mecanismo secundário ou adjuvante de micorrizas em termos de absorção de P. (C) Alterações na arquitetura da raiz. (D) Modificação de algumas atividades fisiológicas e enzimáticas, especialmente as envolvidas em respostas antioxidantes da planta. (E) indução do hormônio vegetal Ácido Abscísico (ABA), o qual pode desempenhar um papel importante na mediação de algumas respostas da planta para diferentes estresses incluindo a seca (Danneberg et al., 1992).

Tem sido relatado que o efeito do FMA aumenta com a intensidade de déficit hídrico (Miransari et al., 2007); no entanto, o efeito não é previsível e a magnitude e o tipo de resposta dependem do FMA e espécies de plantas e do grau do estresse prevalente no déficit hídrico (Zhongqun et al., 2007).

Um dos mecanismos possíveis para a melhoria da tolerância de plantas micorrízicas ao déficit hídrico pode estar relacionado ao aumento da condutividade hidráulica das raízes (Augé et al., 2008).

Hifas vivas que estão envolvidas no transporte de água (Allen, 2009) possuem um diâmetro entre 2 µm e 5 µm e podem penetrar nos poros menores do solo que são inacessíveis à raiz laterais (10 µm a 20 µm de diâmetro) e assim absorver água que não está disponível para plantas não micorrízicas (Marulanda et al., 2003). Além disso, FMA demonstraram efeito benéfico sobre as estruturas do solo, gerando especificamente agregados devido à produção de uma glicoproteína conhecida como glomalina (Wu et al., 2008).

A glomalina é uma glicoproteína que é libertada pelo fungo micorrizo arbuscular após a sua morte, contendo 2-5% Fe, 4-6% O, 0,03-0,1% P, 36-59% C, 33-49% H e 3-5% N (Wright et al., 1999). Devido a sua alta adesividade e hidrofobicidade, desempenha um papel importante como material de cimentação com as partículas do solo e atua como uma forma altamente estável de armazenamento de carbono orgânico, que representa uma fração importante do total de matéria orgânica presente no solo (Bhale et al., 2018).

De acordo com Fernández-Lizarazo & Moreno-Fonseca (2016) quanto ao auxílio na defesa antioxidante, dois mecanismos foram propostos para explicar o baixo dano oxidativo em plantas submetidas a déficits hídricos e inoculadas com FMA. O primeiro consiste na absorção direta de água pelas hifas e sua transferência para a planta hospedeira, aumentando o teor de água e diminuindo a geração de espécies reativas de oxigênio (EROs). O segundo mecanismo implica em um aumento

na produção de antioxidantes enzimáticos e não enzimáticos induzida pela simbiose com FMA (Abbaspour et al., 2012), especialmente em condições de déficit hídrico (Amiri et al., 2015).

Sob condições de estresses hídrico e salino, as plantas acumulam alguns solutos orgânicos (prolina, açúcares solúveis, glicina betaína, entre outros) e íons inorgânicos para manter maior ajustamento osmótico (Yang et al., 2009).

Quanto à melhoria da absorção de nutrientes pela relação simbiótica entre fungos micorrízicos e plantas, muito se deve pela ampliação da área de contato da raiz, pela maior abrangência proporcionada pelas hifas fúngicas. Como a colonização se desenvolve dentro das raízes, as hifas de fungos crescem para o exterior em distâncias que podem se estender até cerca de 25 cm, dependendo do genótipo de fungos e condições do solo (Jakobsen et al., 1992).

Como o fósforo é menos móvel em solos com pouca água, um aumento em sua aquisição como consequência de associação com FMA é importante para melhoria da nutrição de plantas hospedeiras (Augé, 2004).

A principal função de FMAs é fornecer fósforo às raízes de plantas através de transportadores de fosfato presentes na membrana hifal. As redes de hifas extra-radicaais e filamentosas de FMA auxiliam na absorção de fosfatos livremente disponíveis. Essa interação simbiótica resulta na hidrólise de fosfatos orgânicos que estão presentes no solo e fornecem fosfatos solúveis para a planta hospedeira através das hifas (Bagyaraj et al., 2015).

Ruiz-Lozano et al. (2012) enfatizam a existência de evidências claras de que a simbiose micorrízica aumenta a tolerância das plantas ao estresse hídrico, pela alteração de vários efeitos fisiológicos ou processos ecológicos, que estão resumidos no Quadro 2, incluindo a melhoria das propriedades de retenção de água no solo e a habilidade das hifas em absorver água de fontes inacessíveis às raízes e a transferência dessa água para a planta hospedeira, com contribuições de até 20% a mais na absorção total de água pelas plantas.

Existem diversos trabalhos que relatam os efeitos do uso de micorrizas como mitigadores do estresse hídrico em plantas, apresentando efeitos de diminuição do estresse oxidativo (Chen et al., 2020), aumento nos níveis de prolina e teor de clorofila das folhas (Tyagi et al., 2017), potencial hídrico e condução estomática das folhas (Li et al., 2014) e taxa de fotossíntese líquida (Fracasso et al., 2020).

Quadro 2. Representação dos processos fisiológicos integrais pelos quais os FMA podem melhorar a tolerância da planta hospedeira à seca.

Efeitos fisiológicos	Processos envolvidos
Proteção contra danos oxidativos	Produção de antioxidantes
Mantem a troca gasosa e crescimento das plantas	Condutância estomática e balanço hormonal
Redução do potencial osmótico nos tecidos. Evitando a perda de água	Ajuste osmótico
Busca de água em fontes inacessíveis às raízes	Capacidade de retenção de água e absorção de água pelas hifas
Absorção de água e manutenção das propriedades hidráulicas das raízes	Regulação da aquaporina

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

Odokonyero et al., (2017), por exemplo, avaliando os efeitos do fungo endofítico, *Acremonium implicatum*, no crescimento e nas respostas fisiológicas de cinco cultivares de braquiária (Basilisk, Tully, Marandu, Cayman and Mulato II) em condições bem irrigadas e estressadas por seca (irrigação suspensa por 21 dias), verificaram que as plantas em simbiose com fungo endófito aumentaram significativamente a condutância estomática da folha e reduziram o diâmetro do xilema. Contudo, a menor área foliar foi encontrada em plantas inoculadas em três cultivares, comparado ao controle e tanto nas

condições bem irrigadas quanto em estresse hídrico, o que indica um custo de infecção de endófitos para as cultivares hospedeiras.

As gramíneas, em geral, possuem alto nível de associação com FMA, o que fica claro quando a taxa de colonização micorrízica em suas raízes finas é quantificada (Guimarães et al., 2022). No quadro 3 observa-se expressivas taxas de colonização micorrízica em raízes de diferentes gramíneas forrageiras tropicais, o que demonstra sua alta afinidade simbiótica com essas espécies, e a necessidade de novas pesquisas que explorem todo esse potencial com a seleção de espécies/estirpes para compor inoculantes biológicos.

Quadro 3. Taxa de colonização micorrízica identificada em diferentes gramíneas forrageiras tropicais e em diferentes localidades no Brasil.

Gramínea forrageira tropical	Taxa de colonização micorrízica	Localidade	Referência
<i>Megathyrsus maximus</i> , <i>Urochloa brizantha</i> e <i>Paspalum notatum</i>	90%	Casa de vegetação	Zangaro et al., (2018)
<i>Urochloa decumbens</i>	44%	Bioma cerrado	Kanno et al., (2006)
<i>Urochloa humidicola</i>	60%	Bioma cerrado	Ramos et al., (2012)
<i>Sorghum sp.</i> e <i>Pennisetum purpureum</i>	80%	Mata atlântica	Rondina et al., (2014)
<i>Urochloa ruziziensis</i>	60%	Bioma cerrado	Morais et al., (2019)
<i>Cynodon sp.</i>	75%	Bioma Pantanal	Zangaro et al., (2012)

Adaptado de Guimarães et al., (2022).

Apesar do potencial dos fungos micorrízicos arbusculares colonizarem naturalmente as plantas forrageiras, conforme foi apresentado no Quadro 3, e aumentar sua produtividade, diminuindo o grau de degradação do solo e melhorando a resiliência de plantas forrageiras ao estresse hídrico, nenhum estudo sobre a aplicação de inoculantes comerciais contendo FMA em gramíneas forrageiras tropicais foi desenvolvido no Brasil até hoje (Guimarães et al., 2022).

Co-inoculação de BPCP e FMA

A rizosfera é um ecossistema altamente dinâmico que difere em composição biológica dependendo das condições físicas e químicas do solo, dos microrganismos nativos e das plantas que estão inseridas em diferentes biomas. Algumas das interações importantes incluem interações planta-planta, interações raiz-microrganismo e interações micróbio-micróbio (Lau & Lennon, 2011). O sinergismo e antagonismo em resposta a essas interações dependem da natureza das cepas microbianas envolvidas nestas interações, bem como das espécies de plantas.

Os mecanismos de promoção do crescimento proporcionados por BPCP e micorrizas podem ser muito úteis para melhoria do crescimento de plantas usando essas populações microbianas juntas, particularmente sob ambientes estressantes (Nadeem et al., 2014).

Na Figura 1 são descritos diversos mecanismos de promoção de crescimento das plantas usados por fungos micorrízicos arbusculares (FMA), bactérias promotoras de crescimento de plantas (BPCP) e exemplo de seu sinergismo. É importante destacar que os microrganismos promotores de crescimento vegetal agem de maneiras diferentes e suas combinações e os seus resultados vão depender da planta hospedeira, compatibilidade entre microrganismos e condições abióticas.

Bactérias podem produzir compostos para aumentar a permeabilidade celular de modo a aumentar a taxa de exsudação radicular, que estimula o crescimento hifal e facilita a penetração das raízes pelo fungo (Jeffries et al., 2003). Por outro lado, as micorrizas ajudam a planta a resistir contra o estresse abiótico, aumentando a área de superfície das raízes para aquisição de nutrientes ou através de mecanismos mais específicos (Sikes, 2010). Além disso, as BPCP melhoram o desenvolvimento dos microsimbiontes e facilitam a colonização de raízes de plantas por FMAs (Jaderlund et al., 2008). A presença de BPCP apoia o estabelecimento micorrizas e melhora a capacidade de executar várias funções adequadamente.

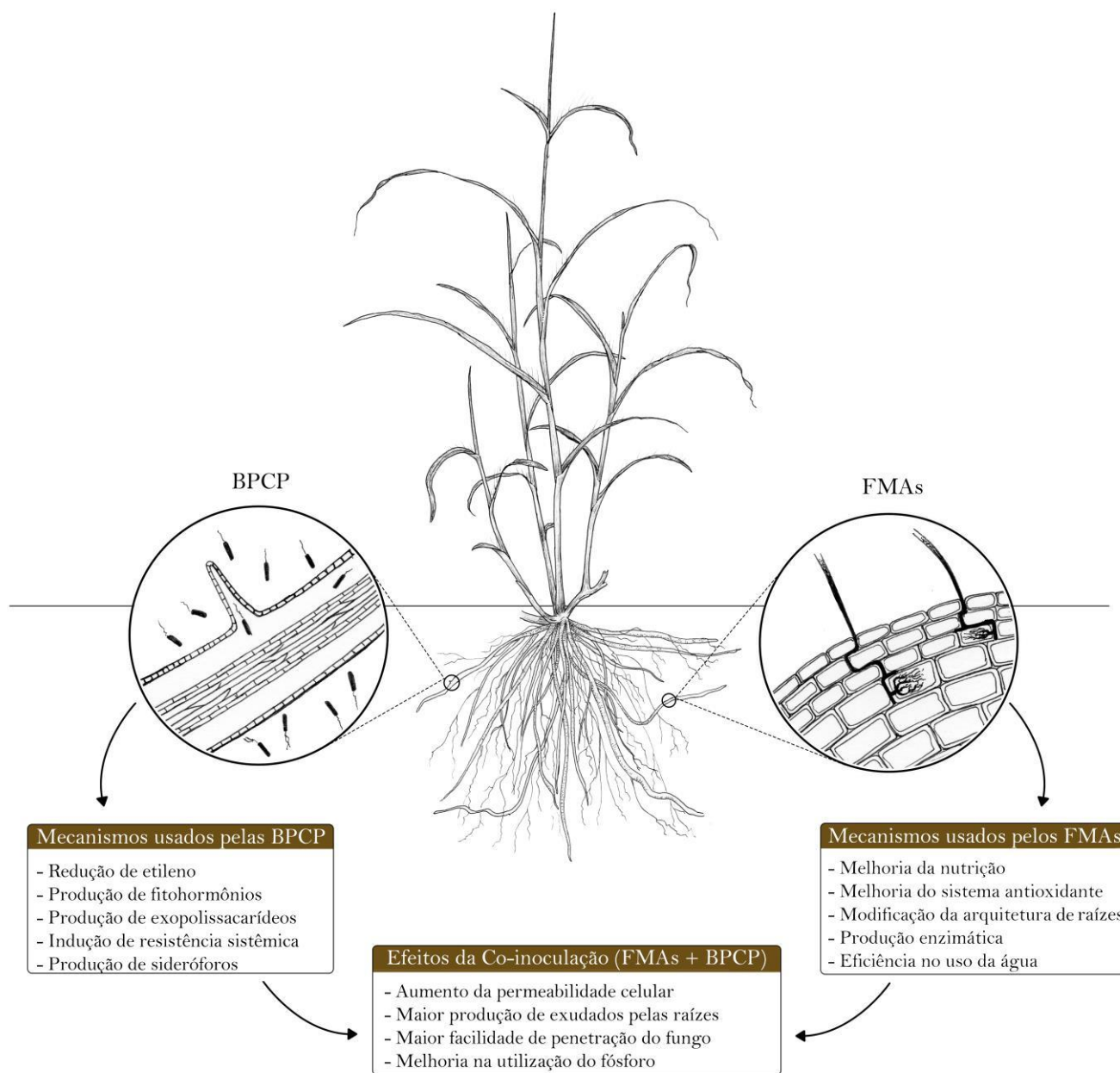
No caso de FMA a interação com bactérias do gênero *Azospirillum* ocorre diretamente, fornecendo um nicho e / ou habitat ou indiretamente modificando a morfofisiologia da planta hospedeira. Esta comunicação no solo pode ser benéfica tanto para os microrganismos quanto para a planta hospedeira (Domínguez-Núñez et al., 2015).

A colonização gerada por ambos os grupos microbianos estimula a hidrólise da hemicelulose da parede celular e gera oligossacarídeos que serão utilizados no processo de nutrição. As enzimas geradas durante esse processo são responsáveis por mudanças morfológicas que começam na superfície e terminam nas regiões internas do córtex. Esses resultados sugerem que bactérias associadas a fungos utilizam metabólitos produzidos por células vegetais e microsimbiontes que interagem com eles (Domínguez-Núñez et al., 2015).

Miyauchi et al. (2008) mostraram que a colonização micorrízica aumentou a colonização de bactérias diazotróficas em raízes de milho. A bactéria não afetou a morfologia e colonização micorrízica. Este resultado sugere um efeito benéfico da ação dos FMA em ajudar as bactérias diazotróficas a penetrar e colonizar as raízes das plantas (Raimam et al., 2007).

Foi demonstrado que estruturas fúngicas podem ser usadas por bactérias como intermediárias para alcançar a epiderme do tecido radicular, e que a produção de fitormônios por estas, estimula o crescimento das raízes e, de fato, a colonização micorrízica (Villarreal et al., 2016).

Figura 1. Mecanismos utilizados para promoção do crescimento de planta, proporcionados pela associação entre rizobactérias e fungos micorrizicos arbusculares sob estresse hídrico.



Fonte: Adaptado de Nadeem et al. (2014); Revillini et al. (2016).

A entrada das bactérias diazotróficas em plantas pode ocorrer através de esporos de FMAs (Bhowmik & Singh, 2004) ou pela colonização bacteriana em hifas extra-radiculares de FMAs (Toljander et al., 2006). Os FMAs além de fornecerem nutrientes para as bactérias que colonizam as superfícies ou o interior dos esporos, conferem proteção contra dessecação, radiação, predação e salinidade (Levy et al., 2009). Durante o processo de penetração das hifas infectivas, ocorre maior exsudação de nutrientes pela planta, acelerando o crescimento das bactérias (Paula et al., 1991).

Entretanto, interações antagônicas também podem ocorrer devido a competição por nutrientes e outros recursos essenciais para vida desses microrganismos.

Bauer et al. (2012) não encontraram interações entre FMAs e Fixadores de N₂ em comunidades ou monoculturas de

Panicum, indicando que a curto prazo os efeitos desses grupos funcionais microbianos não seriam aditivos.

As interações dos microrganismos podem ser mais do que apenas competitivas. Bellone & Carrizo de Bellone (2012) descreveram o processo de colonização por *Azospirillum brasilense* e *Glomus intraradices* em raízes de cana-de-açúcar, principalmente em raízes jovens e sua subsequente introdução no xilema e no floema, favorecidos pela desorganização endodérmica da célula que ocorre durante o crescimento das futuras raízes laterais.

Ainda segundo os autores, nos locais de raiz com máxima colonização, os fungos diminuem fortemente a parede celular, o que permite melhores intercâmbios de metabólitos entre bactérias e fungos. No lúmen dos vasos do xilema, as bactérias colonizam aleatoriamente e a presença de hifas intracelulares aumenta a colonização das bactérias, que ocupam os espaços intercelulares gerados pelos fungos.

Os diazotróficos associativos, por outro lado, não são separados do micélio dos fungos endomicorrízicos. Esses fixadores de nitrogênio podem funcionar tanto dentro como fora das estruturas laterais de FMAs. Isso pode resultar em uma competição por nutrientes entre os dois microsimbiontes. O sucesso e o fracasso da co-inoculação de *Azospirillum* e FMAs, podem, portanto, depender do estágio fisiológico do hospedeiro, do tempo das infecções ou das demandas de nutrientes dos parceiros microsimbiontes (Biró et al., 2000).

De acordo com Ferrera-Cerrato e Alarcón (2004), numerosos são os fatores que podem influenciar a eficácia simbiótica de microrganismos em plantas, como a cepa usada, a planta hospedeira e as condições edáficas. É importante entender isso ao lidar com tais fatores, a fim de otimizar o crescimento da planta.

Behrooz et al. (2019), avaliando o efeito da co-inoculação de fungos micorrízicos arbusculares (*Glomus mosseae*, *G. etunicatum* e uma mistura destes) e bactérias promotoras de crescimento de plantas (*Azotobacter chroococcum* + *Azospirillum lipoferum*) como aliviadores do efeito do estresse hídrico sobre mudas de Nogueira, observaram a redução do crescimento (altura da planta, comprimento da raiz, número de folhas e peso fresco), conteúdo de nutriente da folha (N, P e Zn) e em contraste, aumento nos valores de prolina, açúcar solúvel total, atividade da enzima amido peroxidase e conteúdo fenólico total das folhas sob este estresse.

Em planta forrageira, Ronseax et al. (2020) avaliando a co-inoculação de *Azospirillum brasilenses* e *R. intraradices* e adubação com N em capim Mulato II, observaram com a biofertilização (sem N) valores similares a dose de 100 kg/ha.

E Ruiz-Sanches et al. (2011) avaliando inoculações microbiológicas (*Azospirillum brasilenses*, *Glomus intraradices*, *A. brasilenses* + *G. intraradices* e controle sem inoculação) em plantas de arroz sob estresse hídrico, observaram efeito positivos da co-inoculação dos microrganismos sobre a colonização das raízes das plantas pelo fungo micorrízico, indicando efeito benéfico da bactéria sobre a germinação de propágulos e o crescimento micelial da micorriza. Ainda sobre esses resultados, os autores observaram que as plantas sob estresse hídrico (duas semanas com 50% da CC e duas semanas com 25%) e inoculadas com a micorriza e co-inoculadas tiveram maior eficiência fotossintética e condutância estomática frente aos demais tratamentos, assim como efeitos sobre maior produção de parte aérea e raízes.

De uma maneira geral existem poucos estudos que avaliem a efetividade do uso conjunto de microrganismos e gramíneas forrageiras, havendo assim a necessidade de ensaios que gerem informações para compreensão dessa relação tripartite entre fungos, bactérias e plantas hospedeiras e o uso dos seus benefícios em ambientes pastoris, sobretudo em condições de deficiência hídrica.

3.3 Exemplos de situações ou etapas de uso do pasto que podem ser beneficiadas pelas inoculações de insumos microbiológicos para atenuação do estresse hídrico

Apesar de poucas informações sobre as possibilidades de uso destes insumos biológicos em ambientes pastoris, além daqueles já conceituadas, como promotores de crescimento e em substituição a adubações químicas, é possível inferir sobre as

potencialidades de atuações e efeito de modulação das inoculações microbiológicas sobre as plantas forrageiras em diversas etapas de uso do pasto, podendo citar:

Fase de implantação ou formação do pasto

A janela de plantio em cultivos de sequeiro está concentrada em um curto período de tempo a depender da operacionalização e planejamento da atividade. Nessa janela de tempo, a semente entra em contato com a umidade do solo e ocorre o processo de embebição e posterior germinação, que dependem da relação entre o potencial hídrico da semente e do solo para que haja transferência adequada da água do solo para semente.

Particularmente em gramíneas forrageiras tropicais, que a maioria dos plantios é realizado a lanço, o pouco contato do solo com a semente pode atrasar a embebição, geminação e emergência das plântulas, e somado a isso, essa fase pode ser precedida de escassez hídrica, que pode prejudicar a formação de um estande inicial de plantas por metro quadrado, comprometendo o uso inicial do pasto;

O estresse hídrico logo após a sementeira é um dos fatores abióticos que mais influencia no processo germinativo, interferindo diretamente nas atividades enzimáticas da planta minimizando o rendimento produtivo, principalmente em virtude da baixa capacidade de recuperação após o estresse abiótico (Francisco et al., 2016). Essa baixa capacidade de recuperação pode ser amenizada através da inoculação com microrganismos promotores de crescimento de plantas, que podem auxiliar os mecanismos de tolerância ao estresse hídrico impostos as plântulas.

Uso do pasto em regiões semiáridas

Eventos climáticos extremos devido às mudanças climáticas já estão causando distúrbios nos sistemas de produção animal e as projeções para o futuro próximo são de agravamento destes distúrbios, em especial os associados com o aumento da temperatura do ar, concentração das chuvas, maior período de seca e maior frequência de veranicos (Ambrosio et al., 2018).

As regiões semiáridas e áridas são as mais vulneráveis a sofrerem com impactos das mudanças climáticas globais e regionais (Marengo et al., 2016), principalmente, por serem caracterizadas por apresentarem irregularidade de chuvas e baixos índices pluviométricos, comprometendo a alimentação animal e persistência de espécies forrageiras a longo prazo.

A pecuária, desenvolvida predominantemente em pastagens nessas regiões, enfrenta acentuada estacionalidade de produção do pasto, concentrando maior disponibilidade de forragem na época chuvosa e escassez na época seca, o que compromete a capacidade suporte ao longo do ano e dificulta o dimensionamento anual estável do rebanho, podendo levar ao superpastejo na época de menor oferta de forragem e, por conseguinte, comprometendo a perenidade dos pastos (Porto et al., 2022).

Tecnologias de mitigação do estresse hídrico são muito importantes para regiões semiáridas, que apresentam naturalmente um desbalanço hídrico entre evapotranspiração e precipitação anual, que limitam a persistência e sustentabilidade vegetal de muitas espécies nestas regiões. Desta forma, essas intervenções desde que se comprovadas efetivas apresentam um potencial para resiliência das atividades agropecuárias nestas áreas desafiadoras para perenidade de muitas espécies forrageiras.

Ocorrência de períodos de “veranico”

A irregularidade pluviométrica em áreas de pastagens no Brasil é uma situação comum enfrentada todos os anos pela atividade pecuária à pasto, impondo um caráter sazonal na oferta alimentar dos animais, gerando desafios no planejamento ao longo do ano e somado a isso, ocorrem com frequência os fenômenos de veranicos (Dry Spells), que são definidos como um período de cinco ou mais dias consecutivos sem chuva dentro da estação chuvosa de uma determinada região (Magalhães et al.,

2020). Os veranicos podem comprometer as taxas de lotação destas áreas em uma época, teoricamente de maior segurança hídrica.

As características de mitigação do estresse hídrico, discutidas na presente revisão, podem melhorar o sistema de tolerância das plantas forrageiras neste momento (imprevisíveis) de baixa oferta hídrica no solo, através de melhoria das adaptações morfofisiológicas das plantas em uma época que geralmente apresenta temperatura e luminosidade adequado para o crescimento do pasto.

Uso do pasto em períodos de transição águas-seca:

A produção forrageira concentra seu crescimento entre 70 a 80% no período das águas e 20 a 30% no período da seca (Reis et al., 2011), por essa razão ao longo do ano, além dos períodos de águas e secas, pode-se ainda subdividir em dois períodos de transições: transição águas-secas e transição secas-águas (Roth et al., 2017). Tais transições permitem melhor entender as mudanças que o pasto sofre e conseqüentemente a oferta de forragem para os animais, facilitando o manejo do pastejo e correção das suas deficiências via suplementação nutricional.

Especificamente, a transição águas - seca é o período do ano situado entre o período chuvoso e de estiagem, é um período intermediário de crescimento e valor nutritivo das plantas, que apresenta diminuição progressiva de pluviosidade, temperaturas e fotoperíodo, o que altera o padrão de crescimento do pasto e compromete a produção forrageira e diminui progressivamente o seu valor nutritivo e digestibilidade para os animais.

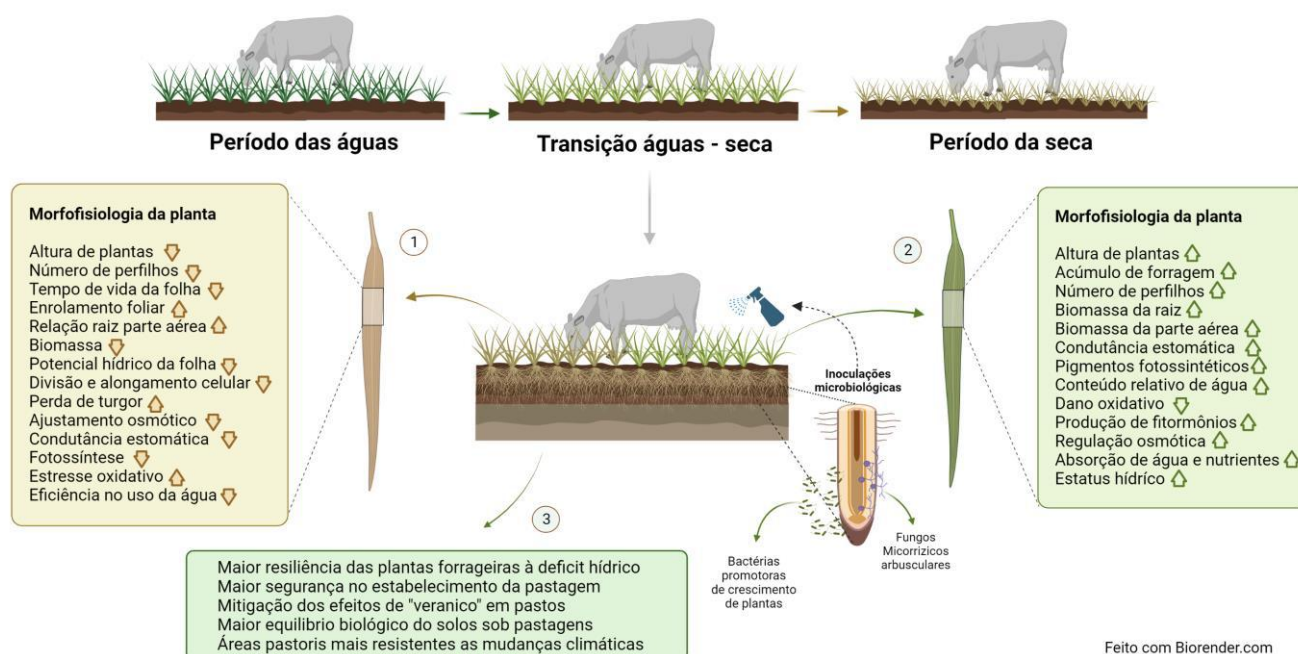
Pasto no início do outono apresenta boa qualidade e muita massa e a medida que se avança a estação, devido à redução das chuvas e das temperaturas, a forragem começa a senescer e a apresentar baixa qualidade nutricional, especialmente pelo envelhecimento dos tecidos vegetais. Outra mudança marcante na estrutura do dossel é o acúmulo de colmo e de material senescente, provocando queda na qualidade da forragem e, conseqüentemente, redução no consumo e no desempenho dos animais (Roth et al., 2017).

Lima et al. (2012) descrevem que, com o avanço no período de transição e, conseqüentemente, avanço na idade fisiológica das plantas, ocorre diminuição nos teores de PB e digestibilidade da matéria seca (MS), aumento nos teores de fibra em detergente neutro (FDN) e fibra em detergente ácido (FDA).

A tecnologia de bioinsumos poderia auxiliar o manejo do pastejo no período de transição, em teoria desacelerando a estacionalidade morfofisiológica das espécies com a diminuição da disponibilidade hídrica e somaria a outras estratégias do manejo do pastejo neste período, como o uso diferido do pasto. O uso diferido do pasto consiste em vedar uma área da pastagem no terço final do período das águas, para uso no período seco do ano, proporcionando maior acúmulo de forragem durante o período do outono (no Brasil central) e manteria as atividades fisiológicas da plantas, como o teor de pigmentos fotossinteticamente ativos por exemplo, que auxiliaria uma característica “stay green”, onde a planta permaneceria mais tempo verde e mantendo seu metabolismo fotossintético por mais tempo com o avançar do período de estiagem do ano.

Essa possibilidade poderia diminuir a estacionalidade de produção e qualidade que ocorre em grande parte das espécies de gramíneas forrageiras tropicais. Na Figura 2 são descritos efeitos do estresse hídrico em gramíneas forrageiras tropicais e a melhoria da tolerância destas espécies com a inoculação com microrganismos promotores de crescimento de plantas e que podem contribuir para maior resiliência dos pastos em condições de diminuição da ocorrência de chuvas no período conhecido como transição água - seca.

Figura 2. Principais respostas morfofisiológicas de plantas forrageiras em condição de estresse hídrico (1), efeitos de mitigação deste estresse modulados por microrganismos promotores de crescimento de plantas (2) e potenciais benefícios da inoculação microbiológica de pastos em condições déficit hídrico (3).



Adaptado de Mamédio et al. (2020); Bulegon et al. (2017 e 2019) e Odokonyero et al. (2017).

Todas essas situações poderiam se beneficiar das relações entres os microrganismos e as plantas forrageiras, potencializando as características de tolerância ao estresse hídrico destas espécies e proporcionando maior resiliência deste sistema produtivo e com baixo impacto ambiental. De acordo com Walker et al. (2004), pastagens resilientes são aquelas que incorrem em menor redução na produção e se recuperam mais rapidamente após um evento de estresse como, seca/inundação, pressão de pragas/doenças.

Apesar dos diversos mecanismos microbiológicos descritos na presente revisão, que podem em teoria, melhorar a tolerância de espécies forrageiras tropicais aos eventos de déficit hídrico, são incipientes os trabalhos científicos na literatura que abordem o comportamento destas plantas inoculadas em condições de estresse hídrico ou ao longo das estações do ano. Na Quadro 4 são descritos os artigos científicos selecionados para compor o corpus da revisão e que abordam especificamente espécies forrageiras inoculadas em condição de estresse hídrico e as características que auxiliaram a mitigação do estresse hídrico nestas pastagens.

Quadro 4. Artigos selecionados para compor o Corpus de Pesquisa desta revisão e que especificadamente abordam a mitigação dos efeitos do estresse hídrico pelo uso de inoculantes microbiológicos em espécies de gramíneas forrageiras tropicais.

Gramínea Forrageira Tropical	Microrganismo (Espécie)	Característica de mitigação do estresse hídrico	Referência
<i>Urochloa ruziziensis</i>	<i>Azospirillum brasilense</i>	Aumento da atividade de enzimas antioxidantes e proteção dos pigmentos fotossintetizantes	Bulegon et al. (2016)
<i>Cultivares de Urochloa</i> (Basilisk, Tully, Marandu, Cayman and Mulato II)	<i>Acremonium implicatum</i> (FMA)	Manutenção da condutância estomática da folha e diâmetro reduzido do xilema	Odokoniero et al., (2017)
<i>Urochloa brizantha</i> cv. Marandu	<i>Azospirillum brasilense</i>	Maior perfilhamento e biomassa radicular	Leite et al., (2019)
<i>Urochloa ruziziensis</i>	<i>Azospirillum brasilense</i>	Manutenção do conteúdo relativo de água, taxa de assimilação líquida de CO ₂ , e integridade absoluta da membrana membranas celulares;	Bulegon et al., (2019)

Fonte: Autores.

É preciso avançar em pesquisas que abordem as plantas forrageiras em condição de campo sob situações de múltiplos estresse e com uma competição maior entre microrganismos inoculados com a microbiota nativa dessas áreas, para melhorar a efetividade destes insumos biológicos em ambientes pastoris.

De acordo com Guimarães et al., (2022) apesar do aumento da comercialização de inoculantes microbianos no Brasil, seu uso em pastagens ainda é modesto, representando menos de 0,1% das doses comercializadas anualmente, isso demonstra o caminho longo a se seguir para concretizar a adoção desta tecnologia em áreas que são tradicionalmente mais carentes no uso de insumos agrícolas.

4. Considerações Finais

Diante das pesquisas realizadas neste trabalho, constata-se que existe grande potencial em se utilizar os benefícios das relações simbióticas entre plantas forrageiras e microrganismos benéficos do solo para a melhoria da tolerância ao estresse hídrico das gramíneas forrageiras tropicais.

Contudo, existem poucos estudos com o uso de microrganismos em plantas forrageiras principalmente em condições de campo (sob diferentes condições de estresse abiótico), para avançar o conhecimento das inter-relações entre inoculações (isoladas ou com um caráter polimicrobiano), plantas forrageiras e animais em pastejo.

Embora as intervenções microbianas conhecidas sejam promissoras, sua dose, frequência e tempo ainda demanda validação prática.

A partir dessas informações, novos estudos com seleção de espécies/estirpes de microrganismos e suas combinações, que apresentem potencial de modular a tolerâncias das espécies gramíneas forrageiras tropicais devem ser conduzidos, além da necessidade de estudos que abordem a efetividade do insumos biológicos em diferentes espécies forrageiras e em situações práticas de uso do pasto citadas nesta revisão, como a fase de implantação, manejo em regiões semiáridas e com incidência de veranicos e uso estratégico do pasto em época de transição águas seca.

Também torna-se necessário uma maior compreensão das características de competição ou auxílio mutuo entre os microrganismos que potencialmente podem ser usados em conjunto, já que cada um deles apresenta diferentes característica de

promoção de crescimento e melhoria de tolerância ao estresse hídrico em plantas forrageiras.

Referências

- Abdul Jaleel, C., Manivannan, P., Kishorekumar, A., Sankar, B., Gopi, R., Somasundaram, R. & Paneerselvam, R. (2007). Alterations in osmoregulation, antioxidante enzymes and indole alkaloid levels in *Catharanthus roseus* exposed to water deficit. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 59(2), 150-157.
- Abbaspour, H., Saeidi-sar, S., Afshari, H. & Abdel-Wahhab, M. A. (2012). Tolerance of mycorrhiza infected pistachio (*Pistacia vera* L.) seedling to drought stress under glasshouse conditions. *J. Plant Physiol.* 169(7), 704-709.
- Ahemad, M. & Kibret, M. (2014). Mechanisms and applications of plant growth promoting rhizobacteria: current perspective. *J. King Saud Univ. Sci.* 26(1), 1–20.
- Allen, M. F. (2009). Bidirectional water flows through the soil-fungalplant mycorrhizal continuum. *New Phytol.* 182(2), 290-293.
- Amiri, R. A., Nikbakht, A. & Etemadi, N. (2015). Alleviation of drought stress on rose geranium [*Pelargonium graveolens* (L.) Herit.] in terms of antioxidant activity and secondary metabolites by mycorrhizal inoculation. *Sci. Hortic.* 197, 373-380.
- Ambrósio, L. A., Toledo, L. M. & Demski, J. B. (2018). Operacionalização do conceito de resiliência de forrageiras sob pastoreio rotativo aos distúrbios de mudanças climáticas. *Boletim de Indústria Animal*, 75, 1-15.
- Aroca, R. (2012). Plant responses to drought stress. *From morphological to molecular features*, 1-5.
- Atul-Nayyar, A., Hamel, C., Hanson, K., & Germida, J. (2009). The arbuscular mycorrhizal symbiosis links N mineralization to plant demand. *Mycorrhiza*, 19, 239-246.
- Augé, R. M., Toler, H. D., Sams, C. E., & Nasim, G. (2008). Hydraulic conductance and water potential gradients in squash leaves showing mycorrhiza-induced increases in stomatal conductance. *Mycorrhiza*, 18, 115-21.
- Augé, R. M. (2004). Arbuscular mycorrhizae and soil/plant water relations. *Can. J. Soil Sci.* 84, 373-381.
- Bagyaraj, D. J; Sharma, M. P., & Maiti, D. (2015). Phosphorus nutrition of crops through arbuscular mycorrhizal fungi. *Curr Sci*, 108(7), 1288–1293.
- Bal, H. B., Nayak, L., Das, S. & Adhya, T. K. Isolation of ACC deaminase producing PGPR from rice rhizosphere and evaluating their plant growth promoting activity under salt stress. *Plant and soil*. 366, p.93–105.
- Barbosa, M. R., Silva, M. M. A., Willadino, L., Ulisses, C. & Camara, T. R. (2014). Geração e desintoxicação enzimática de espécies reativas de oxigênio em plantas. *Ciência Rural*, Santa Maria, 44(3), 453-460.
- Bauer, J. T., Kleczewski, N. M., Bever, J. D., Clay, K. & Reynolds, H. L. (2012). Nitrogen-fixing bacteria, arbuscular mycorrhizal fungi, and the productivity and structure of prairie grassland communities. *Oecologia*, 170, 1089–1098.
- Bechtaoui, N., Raklami, A., Benidire, L., Tahiri, A.I., Göttfert, M., & Oufdou, K. (2020). Effects of PGPR Co-inoculation on growth, phosphorus nutrition and phosphatase/phytase activities of faba bean under different phosphorus availability conditions. *Polish J. Environ. Stud.* 29, 1557–1565.
- Behrooz, A., Vahdati, K., Rejali, F., Lotfi, M., Sarikhani, S. & Leslie, C. (2019). Arbuscular mycorrhiza and plant growth-promoting bacteria alleviate drought stress in walnut. *Hortscience*, 54(6), p.1087–1092.
- Bellone, C; & Carrizo de Bellone, S. (2012). Interaction of *Azospirillum brasilense* and *Glomus intrarradis* in sugar cane roots. *Indian J Microbiol*, 52(1), 70–75.
- Biró, B., Köves-Péchy, K., Vörös, I., Takács, T., Eggenberger, P. & Strasser, R. J. (2000). Interrelations between *Azospirillum* and *Rhizobium* nitrogen-fixers and arbuscular mycorrhizal fungi in the rhizosphere of alfalfa in sterile, AMF-free or normal soil conditions. *Appl Soil Ecol*, 15, p.159–168.
- Bulegon, L. G., Guimarães, V. F., & Laureth, J. C. U. (2016). *Azospirillum brasilense* affects the antioxidant activity and leaf pigment content of *Urochloa ruziziensis* under water stress. *Pesquisa Agropecuária Tropical [online]*, 46(3), 343-349..
- Bulegon, L. G., Battistus, A. G., Guimaraes, V. F., Inagaki, A. M., Offemann, L. C., De Souza, A. K. P. & De Oliveira, P. S. R. (2017). Physiological responses of “*Urochloa ruziziensis*” inoculated with “*Azospirillum brasilense*” to severe drought and rehydration conditions. *Australian Journal of Crop Science*, 11(10), 1283-1289.
- Bulegon, L.G., Guimarães, V. F., Cecatto Júnior, R., Battistus, A. G., Inagaki, A. N., & Suss, A. D. (2019). Photosynthetic and Production of *Urochloa ruziziensis* Inoculated with *Azospirillum brasilense* under Drought. *Journal of Experimental Agriculture International*. 38(6). 1-9.
- Butt, Y. N., Fatima, Q., Nasar, S., Ikram, J., & Akram, S. (2017). Drought tolerance in plants: a review. *Res. Rev. J. Ecol. Environ. Sci*, 5(4), 20-28.
- Bhale, U. N., Bansode, S. A., & Singh, S. (2018). Multifactorial role of arbuscular mycorrhizae in agroecosystem. In *Fungi and their role in sustainable development: Current perspectives*, p. 205-220.
- Bhowmik, S. N., & Singh, C. S. (2004). Mass multiplication of AM inoculum: effect of plant growth-promoting rhizobacteria and yeast in rapid culturing of *Glomus mosseae*. *Current Science*, 705-709.
- Blum, A. (2005). Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential—are they compatible, dissonant, or mutually exclusive?. *Australian Journal of Agricultural Research*, 56(11), 1159-1168.

- Carrizo, I. M., Lopez Colomba, E., Tommasino, E., Carloni, E., Bollati, G., & Grunberg, K. (2021). Contrasting adaptive responses to cope with drought stress and recovery in *Cenchrus ciliaris* L. and their implications for tissue lignification. *Physiologia Plantarum*, 172(2), 762-779.
- Cortés-Patiño, S., Vargas, C., Álvarez-Flórez, F., Bonilla, R. & Estrada-Bonilla, G. (2021). Potential of *Herbaspirillum* and *Azospirillum* Consortium to Promote Growth of Perennial Ryegrass under Water Deficit. *Microorganisms*, 9(1), 1-16.
- Chen, W., Meng, P., Feng, H., & Wang, C. (2020). Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and physiological performance of *Catalpa bungei* CA Mey. under drought stress. *Forests*, 11(10), 1117.
- Danneberg, G., Latus, C., Zimmer, W., Hundeshagen, B., Schneider-Poetsch, H. J. & Bothe, H. (1992). Influence of vesicular-arbuscular mycorrhiza on phytohormone balances in maize (*Zea mays* L.). *J Plant Physiol*, 141(1), p.33-39.
- Dimkpa, C., Weinand, T., & Asch, F. (2009). Plant–rhizobacteria interactions alleviate abiotic stress conditions. *Plant, Cell and Environment*, Germany, 32(1), p.1682–1694.
- Domínguez-Núñez, J. A., Berrocal-Lobo, M., & Albanesi, A. S. (2015). Interaction of *Azospirillum* and mycorrhiza. In *Handbook for Azospirillum*, p. 419-432.
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N. S. M. A., Fujita, D. B. S. M. A., & Basra, S. M. A. (2009). Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agron. Sustain. Dev.* 29, 185–212.
- Farooq, M., Hussain, M., Wahid, A., & Siddique, K. H. M. (2012). Drought stress in plants: an overview. *Plant responses to drought stress*, p.1-33.
- Ferreira, E. P. B., Knupp, A. M., & Martin-Didonet, C. C. G. (2014). Crescimento de cultivares de arroz (*Oryza sativa* L.) influenciado pela inoculação com bactérias promotoras de crescimento de plantas. *Bioscience Journal*, Uberlândia, 30(3), 655-665.
- Fernández-Lizarazo J. C. & Moreno-Fonseca L. P. (2016). Mechanisms for tolerance to water-deficit stress in plants inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi. A review. *Agron. Colomb.* 34, 179–189.
- Ferrera-Cerrato, R., & Alarcón, A. (2004). Biotecnología de los hongos micorrízicos arbusculares. In *Memoria Simposio de Biofertilización* (eds). Río Bravo, Tampa, México, p. 1-9.
- Fukami, J., Ollero, F. J., De La., Osa, C., Valderrama-Fernández, R., Nogueira, M. A., Megías, M. & Hungria, M. (2018). Antioxidant activity and induction of mechanisms of resistance to stresses related to the inoculation with *Azospirillum brasilense*. *Arch Microbiol.* 200, 1191-203.
- Fracasso, A., Telò, L., Lanfranco, L., Bonfante, P. & Amaducci, S. (2020). Physiological beneficial effect of *Rhizophagus intraradices* inoculation on tomato plant yield under water deficit conditions. *Agronomy*, 10, 1-21.
- Francisco, P. R. M., Bandeira, M. M., Santos, D., Pereira, F. C., & Gonçalves, J. L. G. (2016). Aptidão climática da cultura do feijão comum (*Phaseolus vulgaris*) para o estado da Paraíba. *Revista Brasileira de Climatologia*, Paraíba-PB, 19(1), 366-378.
- Gaiero, J. R., McCall, C. A., Thompson, K. A., Day, N. J., Best, A. S., & Dunfield, K. E. (2013). Inside the root microbiome: bacterial root endophytes and plant growth promotion. *American journal of botany*, 100(9), 1738-1750.
- Gamalero, E., Berta, G., & Glick, B. R. (2009). The use of microorganisms to facilitate the growth of plants in saline soils. In: Khan MS, Zaidi A, Musarrat J (eds) *Microbial strategies for crop improvement*. Springer, Berlin, p 1–22.
- Goswami, D., P, S., Vaghela, H., Dhandhukia, P., & Thakker, J. (2015). Describing *Paenibacillus mucilaginosus* strain N3 as an efficient plant growth promoting rhizobacteria (PGPR). *Cogent Food & Agriculture*, 1(1), 1-13.
- Glick, B. R. (2004). Bacterial ACC deaminase and the alleviation of plant stress. *Adv Appl Microbiol*, 56, 291–312.
- Glick, B. R. (2014). Bacteria with ACC deaminase can promote plant growth and help to feed the world. *Microbiological Research*, 169(1), 30-39.
- Glick, B. R. (2012). "Plant Growth-Promoting Bacteria: Mechanisms and Applications", *Scientifica*, 2012, 1-15.
- Guimarães, G. S., Rondina, A. B. L., Santos, M. S., Nogueira, M. A., & Hungria, M. (2022). Pointing Out Opportunities to Increase Grassland Pastures Productivity via Microbial Inoculants: Attending the Society's Demands for Meat Production with Sustainability. *Agronomy*, 12(8), 1-23.
- Guirra, B. S., Silva, J. A., Leal, C. C. P., Torres, S. B., Da Silva, J. E. S. B., Guirra, K. S., & Pereira, K. T. O. (2022). Growth and metabolism of *Pityrocarpa moniliformis* Benth. seedlings under water deficit. *Ciência Florestal*, 32(2), 923-938.
- Hungria, M., Campo, R. J., Souza, E. M. E., Pedrosa, F. O. (2010). Inoculation with selected strains of *Azospirillum brasilense* and *A. lipoferum* improves yields of maize and wheat in Brazil. *Plant and Soil*, 331, 413-425.
- Hungria, M., Rondina, A. B. L., Nunes, A. L. P., Araújo, R. S., Nogueira, N. A. (2021). Seed and leaf-spray inoculation of PGPR in brachiarias (*Urochloa* spp.) as an economic and environmental opportunity to improve plant growth, forage yield and nutrient status. *Plant Soil*, 463, 171–186.
- Stocker, T. (Ed.). (2014). *Climate change 2013: the physical science basis: Working Group I contribution to the Fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge university press.
- Jaderlund, L., Arthurson, V., Granhall, U., Jansson, J. K. (2008). Specific interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and plant growth-promoting bacteria: as revealed by different combinations. *FEMS Microbiol Lett*, 287, 174–80.

- Jakobsen, I., Abbott, L. K., Robson, A. D. (1992). External hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Trifolium subterraneum* L. *New Phytologist*, 120, 371-380.
- Jeffries, P., Gianinazzi, S., Perotto, S., Turnau, K. & Barea, J. (2003). The contribution of arbuscular mycorrhizal fungi in sustainable maintenance of plant health and soil fertility. *Biol Fertil Soils*, 37, 1-16.
- Jiang, S., Zhang, D., Wang, L., Pan, J., Liu, Y., Kong, X., Zhou, Y. & Li D. (2013). A maize calcium-dependent protein kinase gene, ZmCPK4, positively regulated abscisic acid signaling and enhanced drought stress tolerance in transgenic Arabidopsis. *Plant Physiol. Biochem.* 71, 112-120.
- Jiang, F., Zhang, L., Zhou, J., George, T. S. & Feng, G. (2021). Arbuscular mycorrhizal fungi enhance mineralisation of organic phosphorus by carrying bacteria along their extraradical hyphae. *New Phytol*, 230, 304-315.
- Kaushal, M. & WANI, S. P. (2016). Plant-growth-promoting rhizobacteria: drought stress alleviators to ameliorate crop production in drylands. *Ann. Microbiol.* 66, p.35-42.
- Kiani, S. P., Talia, P., Maury, P., Grieu, P., Heinz, R., Perrault, A., Nishinakamasu, V., Hopp, E., Gentzbittel, L., Paniago, N. & Sarrafi, A. (2007). Genetic analysis of plant water status and osmotic adjustment in recombinant inbred lines of sunflower under two water treatments. *Plant Science*, 172(4), 773-787.
- Kpombekou, A. K., Tabatabai, M. A. (1994). Effect of organic acids on release of phosphorus from phosphate rocks. *Soil Science*, 158, 442-453.
- Kumar, A. & Verma, J. P. (2018). Does plant—Microbe interaction confer stress tolerance in plants: A review?. *Microbiological Research*, 207, 41-52.
- Lau, J. A. & Lennon, J. T. (2011). Evolutionary ecology of plant—microbe interactions: soil microbial structure alters selection on plant traits. *New Phytol*, 192, 215-24.
- Lawlor, D. W. & Cornic, G. (2002). Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell Environ*, 25, 275-294.
- Leite, R. D. C., dos Santos, J. G., Silva, E. L., Alves, C. R., Hungria, M., Leite, R. D. C., & dos Santos, A. C. (2018). Productivity increase, reduction of nitrogen fertiliser use and drought-stress mitigation by inoculation of Marandu grass (*Urochloa brizantha*) with *Azospirillum brasilense*. *Crop and Pasture Science*, 70(1), 61-67.
- Lemaire, G. (2001). *Ecophysiology of grasslands: dynamic aspects of forage plant populations in grazed swards*. In: International Grassland Congress. São Paulo: SBZ, p.29-37.
- Levy, A., Merritt, A. J., Mayo, M. J., Chang, B. J., Abbott, L. K., & Inglis, T. J. (2009). Association between Burkholderia species and arbuscular mycorrhizal fungus spores in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 41(8), 1757-1759.
- Li, Y., Ye, W., Wang, M., & Yan, X. (2009). Climate change and drought: a risk assessment of crop-yield impacts. *Climate research*, 39(1), 31-46.
- Li, T., Lin, G., Zhang, X., Chen, Y., Zhang, S., & Chen, B. (2014). Relative importance of an arbuscular mycorrhizal fungus (*Rhizophagus intraradices*) and root hairs in plant drought tolerance. *Mycorrhiza*, 24(8), 595-602.
- Lima, J. B. M. P., Rodríguez, N. M., Martha Júnior, G. B., Guimarães Júnior, R., Vilela, L., Graça, D. S., & Saliba, E. O. S. (2012). Suplementação de novilhos Nelore sob pastejo, no período de transição águas-seca. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia*, 64, 943-952.
- Magalhães, A. J., Alves, J. M. B., Silva, E. M. D., Nunes, F. T., Barbosa, A. C. B., Santos, A. C. S. D., & Sombra, S. S. (2020). Verânicos no Brasil: Observações e Modelagens (CMIP5). *Revista Brasileira de Meteorologia*, 34, 597-626.
- Mamédio, D., Cecato, U., Sanches, R., da Silva, S. M. D. S., da Silva, D. R., & Rodrigues, V. O. (2020). Bactérias promotoras do crescimento de plantas contribuem para a maior persistência das pastagens tropicais em déficit hídrico? Uma revisão. *Research, Society and Development*, 9(8), 1-30.
- Maranhão, S. R., Pompeu, R. C. F. F., Souza, H. A., Araújo, R. A., Fontinele, R.G. & Cândido, M. J. D. (2019). Morphophysiology of buffel grass grown under different water supplies in the dry and dry-rainy seasons. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 23(8), 566-571.
- Marengo, J. A., Torres, R. R., & Alves, L. M. (2017). Drought in Northeast Brazil—past, present, and future. *Theoretical and Applied Climatology*, 129(3), 1189-1200.
- Marulanda, A., Azcon, R., & Ruiz-Lozano, J. M. (2003). Contribution of six arbuscular mycorrhizal fungal isolates to water uptake by *Lactuca sativa* plants under drought stress. *Physiologia Plantarum*, 119(4), 526-533.
- Miyachi, M. Y. H., Lima, D. S., Nogueira, M. A., Lovato, G. M., Murate, L. S., Cruz, M. F., Ferreira, J. M., Zangaro, W. & Andrade, G. (2008). Interactions between diazotrophic bacteria and mycorrhizal fungus in maize genotypes. *Scientia Agrícola*, 65, 525-531.
- Miransari, M., Bahrami, H. A., Rejali, F., & Malakouti, M. J. (2008). Using arbuscular mycorrhiza to alleviate the stress of soil compaction on wheat (*Triticum aestivum* L.) growth. *Soil biology and biochemistry*, 40(5), 1197-1206.
- Nadeem, S. M., Ahmad, M., Zahir, Z. A., Javaid, A., & Ashraf, M. (2014). The role of mycorrhizae and plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) in improving crop productivity under stressful environments. *Biotechnol. Adv.* 32, 429-448.
- Naing, A. H., & Kim, C. K. (2021). Abiotic stress-induced anthocyanins in plants: Their role in tolerance to abiotic stresses. *Physiologia Plantarum*, 172(3), 1711-1723.
- Neilands, J. B. (1981). Iron adsorption and transport in microorganisms. *Annu Rev Nut*, 1, 27-46.

- Odokonyero, K., Acuna, T. B., Cardoso, J. A., Jimenez, J. D. L. C., & Rao, I. M. (2017). Effect of endophyte association with *Brachiaria* species on shoot and root morpho-physiological responses under drought stress. *Journal of Plant Biochemistry and Physiology*, 5(1), 1-10.
- Ozkur, O., Ozdemir, F., Bor, M. & Turkan, I. (2009). Physicochemical and antioxidant responses of the perennial xerophyte *Capparis ovata* Desf. to drought. *Environ Exp Bot*, 66, 487–492.
- Paula, M. A., Reis, V. M. & Döbereiner, J. (1991). Interactions of *Glomus clarum* with *A. diazotrophicus* in infection of sweet potato, sugar cane, sweet sorghum. *Biology and Fertility of Soils*, 11, 111-115.
- Pimentel, R. M., Bayão, G. F. G., Lelis, D. L., Cardoso, A. J. da S., Saldariaga, F. V., Melo, C. C. V. & Souza, F. B. M. V. (2016). Ecofisiologia de plantas forrageiras. *PUBVET*, 10(9), 666-679.
- Porto, E. M. V., Amaro, H. T. R., Alves, D. D., Andrade, W. R., Rufino, L. D. A. & Gomes, V. M. (2022). O capim *Andropogon*. *Informe agropecuário*, Belo horizonte, 43(317), 26-36.
- Raimam, M. P., Albino, U., Cruz, M. F., Lovato, G. M., Spago, F., Ferracin, T. P., Lima D. S., Goulart, T., Bernardi, C. M., Miyauchi, M., Nogueira, M. A. & Andrade, G. (2007). Interaction among free-living N-fixing bacteria isolated from *Drosera villosa* var. *villosa* and AM fungi (*Glomus clarum*) in rice (*Oryza sativa*). *Applied Soil Ecology*, 35(1), 25-34.
- Reis, R. A., Ruggieri, A. C., Oliveira, A. A., Azenha, M. V. (2011). Manejo da pastagem, diferimento, e estratégias de suplementação na engorda de bovinos no pasto. In: X Congresso sobre Manejo e Nutrição de Bovinos. *Anais...* Campo Grande, 2011.
- Revillini, D., Gehring, C. A., & Johnson, N. C. (2011). The role of locally adapted mycorrhizas and rhizobacteria in plant—soil feedback systems. *Functional Ecology*, 30(7), 1086–1098.
- Rodriguez, H., Gonzalez, T., Goire, I. & Bashan, Y. (2004). Gluconic acid production and phosphate solubilization by the plant growth-promoting bacterium *Azospirillum* spp. *Naturwissenschaften*, 91, 552–555.
- Rouseaux, R. R., Cañizares, P. J. C. & Pedroso, J. F. R. (2020). Biofertilization with *Azospirillum brasilense* and *Rhizoglossum irregulare* and reduction of nitrogen fertilization in *Urochloa hybrid* cv. Mulatto II. *Cuban Journal of Agricultural Science*, 54(4), 611-620.
- Roth, M. T. P., Resende, F. D., Oliveira, I. M., Fernandes, R. M., Custódio, L., & Siqueira, G. R. (2017). Does supplementation during previous phase influence performance during the growing and finishing phase in Nelore cattle?. *Livestock Science*, 204, 122-128.
- Ruiz-Lozano, J. M., Porcel, R., Bárcana, G., Azcón, R., & Aroca, R. (2012). Contribution of arbuscular mycorrhizal symbiosis to plant drought tolerance: state of the art. *Plant responses to drought stress*, 335-362.
- Ruiz-Sánchez, M., Armada, E., Munoz, Y., Salamone, I. E., Aroca, R., Ruíz-Lozano, J. M. & Azcón, R. (2011). *Azospirillum* and arbuscular mycorrhizal colonization enhance rice growth and physiological traits under well-watered and drought conditions. *J Plant Physiol*, 168, 1031–1037.
- Sadava, D., Heller, H. C., Orians, G. H., Purves, W. K., Hillis, D. M. (2009). Vida: a ciência da biologia. V.2: *Evolução, Diversidade e Ecologia*. Porto Alegre: Artmed.
- Santos, N. L., Azenha, M. V., Souza, F. H. M., Reis, F. A. & Ruggieri, A. C. (2011). Fatores ambientais e de manejo na qualidade de pastos tropicais. *enciclopédia biosfera*, Centro Científico Conhecer - Goiânia, 7(13), 531-549.
- Serkedjieva, J. (2011). Antioxidant effects of plant polyphenols: a case study of a polyphenol-rich extract from *Geranium sanguineum* L. *Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants*, 13, 275-293.
- Serraj, R. & Sinclair, T. R. (2002). Osmolyte accumulation: can it really help increase crop yield under drought conditions? *Plant, Cell & Environment*, 25, 333-341.
- Siddiqui, Z. S., Shahid, H., Cho, J. I., Park, S. H., Ryu, T. H. & Park, S. C. (2016). Physiological responses of two halophytic grass species under drought stress environment. *Acta Botanica Croatica*, 75, 31–38.
- Sikes, B. A. (2010). When do arbuscular mycorrhizal fungi protect plant roots from pathogens? *Plant Signal Behav*, 5, 763–765.
- Silvana, V. M., Carlos, F. J., Lucía, A. C., Natalia, A., & Marta, C. (2020). Colonization dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in *Ilex paraguariensis* crops: Seasonality and influence of management practices. *Journal of King Saud University-Science*, 32(1), 183-188.
- Souza, R. D., Ambrosini, A., & Passaglia, L. M. (2015). Plant growth-promoting bacteria as inoculants in agricultural soils. *Genetics and molecular biology*, 38, 401-419.
- Shaffique, S., Khan, M. A., Imran, M., Kang, S. M., Park, Y. S., Wani, S. H., & Lee, I. J. (2022). Research Progress in the Field of Microbial Mitigation of Drought Stress in Plants. *Frontiers in Plant Science*, 13.
- Taiz, L., Zeiger, E., Møller, I. M., & Murphy, A. (2017). Fisiologia e desenvolvimento vegetal. Porto Alegre. (6 ed.). Artmed Editora. 888p.
- Toljander, J. F., Artursson, V., Paul, L. R., Jansson, J. K., & Finlay, R. D. (2006). Attachment of different soil bacteria to arbuscular mycorrhizal fungal extraradical hyphae is determined by hyphal vitality and fungal species. *FEMS Microbiology Letters*, 254(1), 34-40.
- Tyagi, J., Varma, A.; & Pudake, R. N. (2017). Evaluation of comparative effects of arbuscular mycorrhiza (*Rhizophagus intraradices*) and endophyte (*Piriformospora indica*) association with finger millet (*Eleusine coracana*) under drought stress. *European Journal of Soil Biology*, 81,1-10.

- Tommasino, E., Colomba, E. L., Carrizo, M., Grunberg, K., Quiroga, M., Carloni, E., Griffa, S. Ribotta, A. & Luna, C. (2018). Individual and combined effects of drought and heat on antioxidant parameters and growth performance in Buffel grass (*Cenchrus ciliaris* L.) genotypes. *South African Journal of Botany*, 119, 104-111.
- Videira, S. S., de Oliveira, D. M., de Morais, R. F., Borges, W. L., Baldani, V. L. D., & Baldani, J. I. (2012). Genetic diversity and plant growth promoting traits of diazotrophic bacteria isolated from two *Pennisetum purpureum* Schum. genotypes grown in the field. *Plant and Soil*, 356(1), 51-66.
- Villarreal, T. C., Medina, M. E., Ulloa, S. M., Darwin, R. O., Bangeppagari, M., Selvaraj, T., & Sikandar, I. M. (2016). Effect of Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and *Azospirillum* on growth and nutrition of banana plantlets during acclimatization phase. *Journal of Applied Pharmaceutical Science*, 6(06), p.131-138.
- Vosgerau, D. S. A. R. & Romanowski, J. P. (2014). Estudos de revisão: implicações conceituais e metodológicas. *Diálogo Educacional*, 14 (41), 165-189.
- Wang, Y., Brown, H. N., Crowley, D. E., & Szaniszlo, P. J. (1993). Evidence for direct utilization of a siderophore, ferrioxamine B, in axenically grown cucumber. *Plant, Cell & Environment*, 16(5), 579-585.
- Wang, H., & Yamauchi, A. (2006). Growth and functions of roots under abiotic stress in soil. In: Huang B (ed) *Plant–environment interactions*, (3rd edn). CRC Press, New York, p. 271–320.
- Walker, B., Holling, C. S., Carpenter, S. R., & Kinzig, A. (2004). Resilience, adaptability and transformability in social–ecological systems. *Ecology and society*, 9(2).
- Wu, Q. S., Xia, R. X., & Zou, Y. N. (2008). Improved soil structure and citrus growth after inoculation with three arbuscular mycorrhizal fungi under drought stress. *European journal of soil biology*, 44(1), 122-128.
- Wright, S. F. (2005). Management of arbuscular mycorrhizal fungi. *Roots and soil management: interactions between roots and the soil*, 48, 181-197.
- Yamane, K., Hayakawa, K., Kawasaki, M., Taniguchi, M., & Miyake, H. (2003). Bundle sheath chloroplasts of rice are more sensitive to drought stress than mesophyll chloroplasts. *Journal of plant physiology*, 160(11), 1319-1327.
- Yang, Y., Chen, Y., & Li, W. (2008). Arbuscular mycorrhizal fungi infection in desert riparian forest and its environmental implications: A case study in the lower reach of Tarim River. *Progress in Natural Science*, 18(8), 983-991.
- Yang, C. W., Xu, H. H., Wang, L. L., Liu, J., Shi, D. C., & Wang, D. L. (2009). Comparative effects of salt-stress and alkalistress on the growth, photosynthesis, solute accumulation, and ion balance of barley plants. *Photosynthetica*, 47(1), 79-86.
- Zhongqun, H., Chaoxing, H., Zhang, Z., Zhirong, Z. & Wang, H. (2007). Changes of antioxidative enzymes and cell membrane osmosis in tomato colonized by arbuscular Mycorrhizae under NaCl stress. *Colloids Surf., B. Biointerfaces*. 59(2), 128-133.