



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PIAUÍ
CAMPUS PROFESSORA CINOBELINA ELVAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AGRÁRIAS
MESTRADO EM CIÊNCIAS AGRÁRIAS

SARA REGINA LEITE DOS SANTOS

**COMUNIDADES DE BACTÉRIAS PROMOTORAS DE CRESCIMENTO DE
PLANTAS NA RIZOSFERA DO FEIJÃO-FAVA, MILHO E CAUPI**

Bom Jesus – PI

2023

SARA REGINA LEITE DOS SANTOS

**COMUNIDADES DE BACTÉRIAS PROMOTORAS DE CRESCIMENTO DE
PLANTAS NA RIZOSFERA DO FEIJÃO-FAVA, MILHO E CAUPI**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Agrárias - PPGCA, Campus Professora Cinobelina Elvas - CPCE, da Universidade Federal do Piauí - UFPI, na área de concentração Ciência do Solo, como requisito para obtenção do título de Mestre em Ciências Agrárias.

Orientador: Prof. Dr. Ademir Sérgio
Ferreira de Araújo

Bom Jesus – PI

2023

FICHA CATALOGRÁFICA
Universidade Federal do Piauí
Biblioteca Comunitária Jornalista Carlos Castello Branco
Divisão de Representação da Informação

S237c Santos, Sara Regina Leite dos.
Comunidades de bactérias promotoras de crescimento de plantas na rizosfera do feijão-fava, milho e caupi / Sara Regina Leite dos Santos. – 2023.
39 f.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Piauí, Programa de Pós-Graduação em Ciências Agrárias, Bom Jesus, 2023.
“Orientador: Prof. Dr. Ademir Sérgio Ferreira de Araújo”.

1. Ecologia microbiana. 2. Interação planta-micróbios. 3. Rizosfera. 4. Sequenciamento de genes. I. Araújo, Ademir Sérgio Ferreira de. II. Título.

CDD 577

Bibliotecária: Francisca das Chagas Dias Leite – CRB3/1004

SARA REGINA LEITE DOS SANTOS

**COMUNIDADES DE BACTÉRIAS PROMOTORAS DE CRESCIMENTO DE
PLANTAS NA RIZOSFERA DO FEIJÃO-FAVA, MILHO E CAUPI**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Agrárias - PPGCA, do Campus Professora Cinobelina Elvas - CPCE, da Universidade Federal do Piauí - UFPI, como requisito à obtenção do título de Mestre em Ciências Agrárias.

Área de concentração: Ciência do Solo.

Linha de Pesquisa: Fertilidade, Biologia do Solo e Nutrição de Plantas.

Orientador: Prof. Dr. Ademir Sérgio Ferreira de Araújo.

Aprovada em: 25 de agosto de 2023.

BANCA EXAMINADORA

Documento assinado digitalmente
 ADEMIR SERGIO FERREIRA DE ARAUJO
Data: 02/05/2025 10:15:57-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dr. Ademir Sérgio Ferreira de Araújo (UFPI)
Orientador

Documento assinado digitalmente
 ELAINE MARTINS DA COSTA
Data: 05/05/2025 08:59:10-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof^a. Dr^a. Elaine Martins da Costa (UFPI)
Examinadora Interna ao Programa

Prof. Dr. Jadson Emanuel Lopes Antunes (UFPI)
Examinador Externo ao Programa



Documento assinado digitalmente

ARTHUR PRUDENCIO DE ARAUJO PEREIRA

Data: 02/05/2025 20:20:22-0300

Verifique em <https://validar.it.gov.br>

Prof. Dr. Arthur Prudêncio de Araújo Pereira (UFC)
Examinador Externo ao Programa

A Deus, por me conceder sabedoria. À
minha mãe, Raimunda; ao meu filho, João
Miguel; à minha irmã, Sâmia; e ao meu
esposo, Ruggéri, pelo apoio e fonte de
motivação e amor.

Dedico.

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, Professor. Dr. Ademir Sérgio Ferreira de Araújo, por toda sua dedicação, ensino e paciência comigo.

Ao Professor Dr. Arthur Prudêncio de Araújo Pereira, por suas contribuições na pesquisa.

Ao nosso grupo de pesquisa, *Soil Microbial Ecology Group*, agradeço de todo o meu coração a cada membro que contribuiu de forma direta e indireta para realização deste estudo. Obrigada pela amizade, as conversas, contribuições, pois mesmo de longe, quando precisei, me orientaram, aconselharam e inspiraram.

À Universidade Federal do Piauí – UFPI e ao Programa de Pós-graduação em Ciências Agrárias - PPGCA, Campus Professora Cinobelina Elvas, pela estrutura oferecida para o desenvolvimento da minha pesquisa, como também ao corpo docente por cada conhecimento compartilhado.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes), pelo auxílio financeiro concedido através da bolsa de mestrado. Ao Conselho Nacional de Pesquisa e Desenvolvimento (CNPq).

A todos, que de alguma forma contribuíram direta e indiretamente para minha conquista.

Meu muito obrigada!

RESUMO

As bactérias promotoras do crescimento de plantas (BPCP) constituem um elemento vital dentro do intrincado microbioma da rizosfera. É frequentemente observado que as espécies distintas moldam sua comunidade BPCP na rizosfera, influenciando mais o crescimento de algumas espécies do e que de outras. Neste estudo em estufa conduzido em solo agrícola uniforme, examinou a comunidade BPCP na rizosfera de espécies de plantas significativas, incluindo duas cultivares melhoradas (milho e caupi) e uma variedade crioula (feijão-fava). A estrutura da comunidade BPCP divergiu entre a raça crioula e as cultivares, que exibiram estruturas comunitárias comparáveis. A rizosfera de feijão-fava apresentou grupos BPCP exclusivos (*Streptomyces*, *Solirubrobacter* e *Methylobacter*), contribuindo para a resistência das plantas e tolerância ao estresse. Em contraste, a rizosfera de ambas as cultivares apresentou abundância relativa semelhante de *Bacillus* e *Paenibacillus*, grupos envolvidos na promoção do crescimento vegetal pela produção de antibióticos e fixação biológica de N. Além disso, as cultivares exibiram uma proporção maior de micróbios especializados, resultando em uma interação comunitária mais complexa em comparação com a raça local. Os resultados deste estudo ampliam o conhecimento da comunidade BPCP em diferentes espécies de plantas e confirmam o efeito significativo de variedades crioulas e cultivares na seleção da comunidade de bactérias.

Palavras-chave: Ecologia microbiana, Interação planta-micróbios, Rizosfera, Sequenciamento de genes.

ABSTRACT

Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) constitute a vital element within the intricate rhizosphere microbiome. It is frequently observed that distinct plant species shape their PGPR community in the rhizosphere, influencing the growth of some species more than others. This greenhouse study, conducted in uniform agricultural soil, examined the PGPR community in the rhizosphere of significant plant species, including two cultivars (maize and cowpea) and one landrace (lima bean). The PGPR community structure diverged between the landrace and the cultivars, which exhibited comparable community structures. Lima bean's rhizosphere revealed exclusive PGPR groups (*Streptomyces*, *Solirubrobacter*, and *Methylobacter*), contributing to plant resistance and stress tolerance. In contrast, both cultivars displayed a similar abundance of *Bacillus* and *Paenibacillus*, known for promoting plant growth through antibiotic production and biological nitrogen fixation. Additionally, the cultivars exhibited a higher proportion of specialist microbes, resulting in a more intricate community interaction compared to the landrace. This study enhances our understanding of the PGPR community among distinct plant species and underscores the substantial influence of landraces and cultivars on rhizobacterial community selection.

Keywords: Amplicon sequencing, Microbial ecology, Plant-microbes interaction, Rhizosphere.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Estrutura de comunidades bacterianas na rizosfera de plantas de milho, caupi e feijão-fava, com análise de redundância (RDA) de comunidades bacterianas, correlação entre as rizosferas e análise de permutação (PERMANOVA).....	22
Figura 2 - Método de classificação multinomial de espécies (CLAM) para o teste de ocupação de nicho com base na comparação de pares.....	23
Figura 3 - Composição bacteriana na rizosfera do milho, feijão-fava e caupi com base no gene 16S rRNA.....	24
Figura 4 - Rede de interações das comunidades bacterianas em solos de três rizosferas distintas com base no gene 16S rRNA.....	25
Figura 5 - Biomarcadores PGPB baseados na Análise Discriminante Linear (LDA) tamanho do efeito (LEfSe), para as comparações feijão-fava x milho, feijão-fava x caupi, e milho x caupi.....	26

LISTA DE ABREVIATURAS

Conab	Companhia Nacional de Abastecimento
DNA	Ácido desoxirribonucleico
FBN	Fixação Biológica de Nitrogênio
IBGE	Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística
BPCP	Bactérias promotoras de crescimento de plantas
RDA	Análise de redundância
rRNA	Ácido ribonucleico ribossômico
UFPI	Universidade Federal do Piauí

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	11
2	REVISÃO DE LITERATURA.....	13
2.1	Bactérias Promotoras de Crescimento de Plantas (BPCP).....	13
2.2	Características da rizosfera do feijão-fava, milho e caupi	14
2.3	BPCPs na rizosfera de plantas cultivadas	17
3	MATERIAL E MÉTODOS.....	19
3.1	Local de estudo.....	19
3.2	Experimento.....	19
3.3	Amostragem do solo rizosférico.....	19
3.4	Extração e sequenciamento do DNA	20
4	RESULTADOS.....	22
4.1	Estrutura e diversidade das BPCPs.....	22
4.2	Análise da ocupação do nicho.....	23
4.3	Composição de BPCPs na rizosfera.....	23
4.4	Análise de rede de interações.....	24
4.5	Análise de biomarcadores.....	25
5	DISCUSSÃO.....	27
5.1	Estrutura e diversidade das BPCPs.....	27
5.2	Análise da ocupação do nicho.....	27
5.3	Composição de BPCPs na rizosfera.....	28
5.4	Análise de rede de interações.....	29
5.5	Análise de biomarcadores.....	29
6	CONCLUSÃO.....	30
	REFERÊNCIAS.....	31

1 INTRODUÇÃO

A rizosfera se refere à região do solo influenciada pelas raízes que apresenta alta atividade microbiana (Melo *et al.*, 2001). Isto ocorre devido à liberação de exsudatos radiculares, que são compostos orgânicos, como proteínas e açúcares, que estimulam a comunidade microbiana (Araújo *et al.*, 2019). Entre os microrganismos selecionados na rizosfera, destacam-se as bactérias promotoras do crescimento de plantas (BPCP). As BPCPs são capazes de desempenhar atividades relacionadas à promoção do desenvolvimento das plantas (Romagnoli; Andreote, 2016), conferindo resistência a patógenos e ao estresse hídrico, como também aumento da disponibilidade de nutrientes para as plantas (Araújo *et al.*, 2019). Alguns gêneros microbianos são conhecidos, tais como *Rhizobium*, *Bacillus*, *Azospirillum*, *Pantoea*, *Streptomyces*, *Flavobacterium* e *Pseudomonas*, e apresentam capacidade de fixar nitrogênio através da simbiose com as raízes das plantas (Remans *et al.*, 2008).

A influência da rizosfera sobre a comunidade bacteriana pode variar de acordo com os tipos de plantas (Martins *et al.*, 2014) e pelo estágio de desenvolvimento (Araújo *et al.*, 2019). As diferentes características das plantas exercem pressão seletiva sobre a comunidade bacteriana por meio da modificação dos exudatos radiculares que atuam como quimioatraentes ou moléculas repelentes (García-Salamanca *et al.*, 2012). Por exemplo, Araújo *et al.* (2019) avaliaram a comunidade bacteriana na rizosfera do milho e caupi e observaram diferenças na estrutura e composição da comunidade bacteriana. Isso sugere uma modificação no ambiente rizosférico influenciado pelo tipo de planta.

Dentre as principais espécies de plantas cultivadas na região Nordeste, pode-se destacar o milho (*Zea mays*), caupi (*Vigna unguiculata* (L.) Walp) e feijão-fava (*Phaseolus lunatus*). O milho é um dos principais cereais produzidos no mundo (Silva *et al.*, 2017), sendo socioeconomicamente uma das culturas mais importantes do setor agrícola brasileiro uma vez que é produzido em todo território nacional e utilizado na fabricação de ração animal e alimentação humana (Reis, 2019). No Brasil, o milho é a segunda cultura de maior importância econômica, ficando atrás apenas da soja (Conab, 2019).

Já o feijão-fava apresenta importância para a agricultura familiar,

principalmente para os pequenos produtores que cultivam, variedades crioulas de crescimento indeterminado associado ao milho que atua como tutor (Carmo *et al.*, 2015). Servindo como fonte proteica de alimento em virtude do valor nutricional, tornando-a a segunda leguminosa de maior importância do gênero *Phaseolus* (Santos *et al.*, 2009). Além disso, apresenta grande diversidade genética e capacidade de adaptação a diferentes ambientes, fazendo com que seja considerada uma espécie tolerante à seca, ao excesso de umidade, calor e a altas temperaturas (Araújo *et al.*, 2017). Em 2017, foram produzidos no Brasil 21.004,272 toneladas de feijão-fava, sendo que os maiores produtores estão concentrados na região Nordeste onde cerca de 89% dos grãos são produzidos IBGE (2018).

O caupi é uma cultura que tem grande relevância, principalmente por sua rusticidade, fazendo com que regiões de clima mais árido consigam produzir em quantidade satisfatória (Conab, 2020), geralmente em cultivo de subsistência, e também por pequenos produtores rurais, principalmente no Norte e Nordeste (Freire Filho, 2011).

Para essas espécies de plantas, as BPCPs podem auxiliar no desenvolvimento e produtividade. Dessa forma, o conhecimento da associação das BPCPs com essas espécies pode auxiliar no entendimento dos efeitos positivos sobre as plantas. A principal hipótese deste estudo é que, por se tratar de espécies diferentes, o milho, caupi e o feijão-fava, logo identifica-se a liberação de exsudados pelas raízes, recrutando a comunidade bacteriológica distintas entre as plantas

Dessa forma, este trabalho tem como objetivo avaliar a diversidade e estrutura da comunidade de BPCPs associada à rizosfera de milho, feijão-fava e caupi, utilizando o sequenciamento do gene 16S rRNA.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Bactérias promotoras de crescimento de plantas (BPCP)

As comunidades microbianas do solo representam a maior biodiversidade da terra, desempenhando um papel importante na promoção do crescimento e da produtividade das plantas (Lopes *et al.*, 2021). Estima-se que em um grama de solo pode abrigar até 10 bilhões de microrganismos de, possivelmente, milhares de espécies diferentes (Torsvik; Ovreas, 2002). Dessa diversidade, as bactérias são os grupos microbianos mais abundantes (Araújo *et al.*, 2019). As bactérias capazes de colonizar a rizosfera ou as raízes das plantas e auxiliar direta ou indiretamente no crescimento e desenvolvimento vegetal são chamadas de bactérias promotoras de crescimento de plantas (BPCPs) (Romagnoli; Andreote, 2016).

As bactérias promotoras de crescimento de plantas (BPCPs) vêm sendo cada vez mais utilizadas com intuito de tornar a produção agrícola mais sustentável (Moreira; Siqueira, 2006). Essas bactérias colonizam o interior das raízes e estabelecem populações endofíticas e, no ambiente rizósferico, são capazes de estimular o crescimento vegetal e controlar ou atenuar efeitos deletérios de patógenos oportunistas por mecanismos de sinalização molecular, beneficiando outras funções importantes para planta, como solubilização de fosfato e indução de crescimento por fito hormônios (Ahemad *et al.*, 2009; Bulgarelli *et al.*, 2013; Gopalakrishnan *et al.*, 2015). Através da interação planta e bactérias do solo, percebe-se que as BPCPs podem auxiliar no desenvolvimento radicular, promovendo uma maior assimilação de nutrientes, ajudar no índice de germinação de sementes, no desenvolvimento e crescimento, na formação de flores e numa maior produção de culturas de importância agrícola (Alekhya; Gopalakrishnan, 2017). Também apresentam a capacidade de minimizar efeitos prejudiciais dos estresses ambientais nos solos, como a poluição por metais pesados e outros compostos inorgânicos (Ma *et al.*, 2011), elevada concentração de sais (Nadeem *et al.*, 2010) e estresse hídrico (Cohen *et al.*, 2015).

Sabe-se ainda que essas bactérias produzem reguladores de crescimento de vegetais, os fitormônios, tais como auxinas, citocininas, giberelinas, etileno e ácido abscísico (Silva *et al.*, 2016). Os filos mais encontrados na rizosfera são as Proteobacteria, Actinobacteria, Acidobacteria, Chloroflexi, Firmicutes, Plantomycetes (Araújo *et al.*, 2019), sendo a maioria benéfica, porém podem conter patógenos que afetam o desenvolvimento da planta (Mendes; Garbeva; Raaijmakers, 2013).

Estudos realizados com bactérias promotoras de crescimento de plantas mostraram, por exemplo, que a inoculação de *Bacillus* spp. em sorgo sob estresse hídrico resultou melhor adaptação a estresses abióticos, aumento do comprimento da parte aérea e biomassa seca das raízes, melhorando assim o crescimento das plântulas de sorgo (Grover *et al.*, 2014). Kasim *et al.* (2013) inocularam bactérias isoladas de *Bacillus* e *Azospirillum* em trigo sob condições de seca progressiva e descobriram que as PGPR aumentaram a sobrevivência das plântulas, melhoraram o ganho de peso na biomassa fresca e seca, por proporcionar maior acúmulo de água nos tecidos no período da seca e a água do tecido vegetal sob seca. Alguns estudos demonstraram também que o PGPR específico pode melhorar os parâmetros fisiológicos e bioquímicos de mudas de milho, como teor relativo de água, aumento dos níveis de prolina, açúcares e aminoácidos livres, e diminuição do vazamento de eletrólitos e atividade de enzimas antioxidantes, melhorando assim o crescimento das plantas e aliviando a seca (Naseem; Bano, 2014).

Sendo esses microrganismos de extrema importância para a biodiversidade e como alguns estudos vem mostrando a eficiência dos mesmos na promoção do crescimento de plantas é fundamental estudos sobre as RPCPs principalmente nas plantas com potencial alimentício, pois sabendo da alta demanda de produção devido ao crescimento populacional, espécies de plantas como milho, feijão, soja tornam-se alvo de melhoramento genético para adquirirem mais resistências a pragas e doenças e também para um melhor crescimento e qualidade nutricional. Desta forma quanto mais estudos realizados mais informações geradas acerca do assunto, podendo então ajudar grandes e pequenos produtores.

2.2 Características da rizosfera do feijão-fava, milho e caupi

Considerada a segunda espécie mais importante do gênero, perdendo somente para o feijão comum, o feijão-fava é uma leguminosa caracterizada por elevada diversidade genética, tropical, alto potencial de produção, adapta-se bem às mais diferentes condições ambientais (Santos *et al.*, 2009). O feijão-fava é bastante cultivado na região Nordeste do Brasil, em regime sequeiro, por agricultores familiares com pouco uso de tecnologias, o que resulta em baixos índices de produtividade e oscilação na produção (Francisco *et al.*, 2020).

As plantas selecionam microrganismos específicos para ocupar a rizosfera, através da rizodeposição podendo moldar a composição bacteriana reprimindo ou estimulando a abundância de microrganismos específicos que anteriormente habitavam o solo não rizosférico (Zhou *et al.*, 2017). Essa relação planta-microrganismo vai se estabelecendo e se fortalecendo de acordo com a necessidade de ambos. No caso do gênero *Phaseolus* a interação mais comum com microrganismos ocorre através da simbiose, realizando a fixação biológica de nitrogênio (FBN) (Antunes *et al.*, 2011). Essas bactérias, conhecidas como rizóbios, invadem os tecidos radiculares e induzem a formação de estruturas especializadas conhecidas como nódulos, onde se diferenciam e fixam o nitrogênio atmosférico que é fornecido à planta.

Antunes *et al.*, (2011) em um estudo sobre eficiência simbiótica de isolados de rizóbio noduladores de feijão-fava (*Phaseolus Lunatus* L.), comprovaram a eficiência e capacidade dos isolados estudados na fixação de N₂ em feijão-fava. Amorim *et al.* (2017) em um estudo com isolados de rizóbios noduladores de feijão-fava em solos de três estados do nordeste brasileiro obtiveram em seus resultados uma diversidade entre os rizóbios noduladores do feijão-fava nos três estados, sugerindo que as diferenças na localização geográfica nas condições edafoclimáticas exercem influência sobre os tipos e a distribuição de comunidades microbianas na rizosfera e que os isolados encontrados apresentaram características morfológicas e fisiológicas similares às aquelas encontradas nos gêneros *Rhizobium*, *Sinorhizobium*, *Allorhizobium* e *Mesorhizobium*.

O milho (*Zea mays* L.) é uma das culturas mais antigas do mundo, e diversos fatores, como a escolha da cultivar, características do solo, métodos de adubação, condições climáticas, práticas agrícolas, pragas e doenças, influenciam o desenvolvimento desse cereal (Ehrmann; Ritz, 2014). No Brasil, o milho é uma das culturas mais expressivas, sendo sua produção destinada tanto à fabricação de

produtos derivados quanto ao consumo direto, tanto na alimentação animal (suínos, bovinos e aves) quanto humana (Machovina; Feeley; Ripple, 2015). A produção brasileira de milho alcançou 88.461.943 milhões de toneladas, cultivadas em uma área de 19.024.538 milhões de hectares (IBGE, 2021).

O milho, uma cultura de grande relevância no cenário agrícola brasileiro, tem sido cultivado em larga escala nas extensas áreas de cerrado nos últimos anos. No entanto, é fundamental considerar que o milho, sendo uma das culturas mais exigentes em fertilizantes, principalmente os nitrogenados, pode ter sua produtividade limitada pela falta adequada de adubação (Szilagyi-Zecchin; Marriel; Silva, 2017).

A região rizosférica, que circunda as raízes, apresenta características distintas em comparação com o solo distante das raízes. Nessa área, ocorrem diversos processos vitais para a nutrição mineral das plantas, incluindo a solubilização do fosfato. Em um estudo conduzido por Batista *et al.* (2018), observou-se que as bactérias *Klebsiella pneumoniae*, *Enterobacter* e uma bactéria não identificada, foram particularmente eficientes na solubilização de fosfato de ferro. Este estudo também apontou que o tempo de cultivo de 72 horas resultou na maior produção de sideróforos, com destaque para as bactérias *Burkholderia gladioli*, *Bacillus cereus*, *Bacillus megaterium* e *Pantoea ananatis* que produziram mais de 20 μM de sideróforos neste período. Notavelmente, 82% dos isolados que solubilizaram o P-Fe foram capazes de produzir sideróforos.

Em outro estudo, Araújo *et al.* (2019) identificaram o gênero *Bacillus* como uma espécie-chave na rizosfera do milho e do caupi. Além disso, observaram a presença dos gêneros *Mycobacterium* e *Microlunatus* na rizosfera do milho e do caupi, respectivamente. Essas descobertas ressaltam a importância das interações microbianas na promoção do crescimento das plantas, especialmente no ambiente complexo da rizosfera.

Alguns estudos demonstram que dentre as bactérias que fixam N e são capazes de se associarem a Poaceae, as do gênero *Azospirillum* são bastante estudadas (Reis, 2006). O caupi também é capaz de nodular e estabelecer simbiose com diversas espécies de bactérias do grupo rizóbio, incluído os gêneros *Azorhizobium*, *Burkholderia*, *Bradyrhizobium*, *Mesorhizobium*, *Rhizobium*, *Sinorhizobium*, entre outros (Moreira, 2008). Outros fixadores de N que nodulam o caupi são *Enterobacter* e *Microbacterium* (Leite *et al.*, 2017; Rocha *et al.*, 2020).

Lopes *et al.* (2021) avaliaram a composição e a estrutura da comunidade bacteriana ao longo de três regiões distintas no Nordeste do Brasil e encontraram alguns grupos relacionados à promoção do crescimento de plantas como *Bradyrhizobium*, *Bacillales*, *Rhizobiales* e *Solibacillus* o que poderia explicar a maior produtividade do caupi na região onde esses gêneros foram encontrados.

A composição da comunidade bacteriana da rizosfera é importante para o desenvolvimento da planta, quanto mais estudos e abordagens forem realizados mais informações serão obtidas e o tipo de planta é uma delas. Como observado por Araújo *et al.* (2019) que os diferentes tipos de plantas modelam essa comunidade de forma diferente através dos exsudados

2.3 BPCPs na rizosfera de plantas cultivadas

A crescente demanda pela produção de alimentos por conta do aumento da população exige aplicação de técnicas e tecnologias novas na agricultura para tornar essa atividade mais sustentável. Sabe-se que o uso indiscriminado de fertilizantes e agrotóxicos podem causar danos à saúde e ao meio ambiente como também aumentar os custos de produção, sendo importante adotar técnicas e/ou práticas mais sustentáveis e que minimizem os impactos desta atividade (Canellas *et al.*, 2015).

O uso de bactérias promotoras de crescimento de plantas (BPCPs) pode constituir uma excelente alternativa biológica para aumentar a produtividade das culturas. Existem relatos da promoção de crescimento por rizobactérias em várias culturas, tais como: soja (Araújo, 2008; Ratz *et al.*, 2017), milho (Gholami; Shahsavani; Nezarat, 2009; Ratz *et al.*, 2017; Aquino *et al.*, 2022), trigo (Carvalho *et al.*, 2009; Santos, 2018), Arroz (Santos, 2018). Em alguns dos exemplos mencionados, a promoção do crescimento das plantas está associada a benefícios diversos, como um aumento na produção de grãos, uma germinação mais robusta em ambientes controlados e em campo, uma absorção mais eficiente de nutrientes, e incrementos tanto no peso seco quanto na altura dos cultivares, entre outros.

No estudo conduzido por Pereira *et al.* (2018) ressaltou-se que a inoculação com BPCPs no trigo demonstrou a capacidade de mitigar os efeitos adversos

causados pela restrição hídrica, principalmente ao empregar a técnica de co-inoculação envolvendo *Pseudomonas spp.*+ *Azospirillum brasiliense*. Sousa, Nascente e Filippi (2019) em suas pesquisas sobre bactérias promotoras do crescimento radicular em plântulas de dois cultivares de arroz irrigado por inundação, observaram que todos os microrganismos testados resultaram em aumentos significativos no desenvolvimento das radículas das plântulas em comparação com o tratamento controle (sem microrganismos).

Num estudo conduzido por Mafia (2004), que explorou rizobactérias para a promoção de crescimento em clones de eucalipto, registrou-se um incremento expressivo no índice de enraizamento em 21,4% e na biomassa de raízes em 78%, comparativamente ao grupo controle. Esses achados evidenciam o potencial das rizobactérias em estimular o crescimento das plantas, contribuindo para melhorias em características relacionadas ao desenvolvimento radicular e à biomassa. Em Araújo *et al.* (2010) em um estudo sobre a coinoculação rizóbio e *Bacillus subtilis* em caupi e leucena mostraram que os tratamentos inoculados, houve um aumento na nodulação do caupi com a coinoculação, sugerindo uma influência do *Bacillus subtilis* na promoção de nodulação pela *Bradyrhizobium* inoculado.

Assim pode-se observar que ao longo dos anos através das pesquisas que as BPCPs contribuírem para o crescimento e para aumentar a produção da cultura, através de vários mecanismos se destacando a fixação de nitrogênio, solubilização de fosfatos retidos no solo, produção de sideróforos e produção de substâncias hormonais como as auxinas (Ácido indolacético) e Ácido Giberélico (Silveira, 2007).

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Local do estudo

O estudo foi conduzido em casa de vegetação Departamento de Engenharia Agrícola e Solos, do Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal do Piauí, Teresina, Piauí, Brasil, localizado na latitude 05° 05' 21" S, longitude 42°48'07" W e a 72 m de altitude. O experimento foi realizado nos meses de janeiro e fevereiro de 2022 em solo de textura arenosa (7% de argila, 39% de silte, 49% de areia) (Embrapa, 1997) e classificado como Neossolo Flúvico (Santos *et al.*, 2018). O solo foi coletado em dezembro na profundidade de 0-20 cm, posteriormente disposto em vasos com capacidade de 5 dm³. Os tratamentos consistiram em três espécies de plantas: a) feijão-fava; b) milho; e) caupi.

3.2 Experimento

O experimento foi desenvolvido em delineamento inteiramente casualizado com quatro repetições. As sementes foram desinfetadas superficialmente em álcool 70% por um minuto, e hipoclorito de sódio por três minutos, lavadas com água destilada. Foram semeadas 5 sementes por vaso. As plantas foram irrigadas e avaliadas diariamente quanto à germinação e possível surgimento de pragas e doenças. Foi realizado o desbaste das plantas aos 15 DAP (dias após o plantio), deixando 1 planta por vaso.

3.3 Amostragem do solo rizosférico

A amostragem do solo foi realizada durante o período de floração das plantas (fase que a planta libera mais exsudados no solo, como açúcares e compostos álcoois que atraem o máximo de microrganismos para a rizosfera) (Chaparro; Badri; Vivanco, 2014). Para a coleta, amostras de solo aderidas as raízes foram cuidadosamente retiradas utilizadas e armazenado em criotubos de plástico autoclavados para a extração de DNA. A cada coleta, todo o material utilizado foi esterilizado em álcool 70%. Amostras de solo não aderidas as raízes foram coletadas (solo não rizosférico) e armazenadas para fins de extração de DNA. Os tubos foram armazenados a -20°C para posterior utilização. As propriedades químicas do solo (pH, carbono orgânico, nitrogênio total, fósforo, potássio, cálcio) foram estimadas de acordo com a Embrapa (1997).

3.4 Extração e sequenciamento do DNA

O DNA do solo foi extraído de amostras de 0,5 g usando o kit de extração Power Lyzer Power Soil DNA Isolation Kit (MoBIO Laboratories, Carlsbad, CA, USA) seguindo as instruções do fabricante. A extração de DNA foi realizada em triplicata para cada amostra de solo. A qualidade e concentração do DNA foi determinada usando NanoDrop 2000 (Thermo Scientific, Waltham, USA). A região V4 do gene 16S rRNA foi amplificada com primers específicos (515F/806R) (Caporaso *et al.*, 2011). O DNA foi amplificado em reação de cadeia da polimerase: 95 °C por 3 min para desnaturar com 35 ciclos a 98 °C por 20 s, 55 °C por 20 s e 72 °C por 30 s, com extensão final de 3 min a 72°C para completa elongação.

Após indexação, os produtos da PCR foram purificados usando Agencourt AMPure XP – PCR purification (Beckman Coulter, Brea, CA, USA) de acordo com as instruções do fabricante e quantificado usando o kit dsDNA BR (Invitrogen, Carlsbad, CA, USA) em um fluorometro Qubit 2.0 (Invitrogen, Carlsbad, CA, USA). Após quantificação, a molaridade do DNA foi determinada e diluído para 2 nM, denaturado e então diluído para concentração final de 8.0 pM, 20% PhiX (Illumina, San Diego,

CA, USA) para colocação no sequenciador Illumina MiSeq (Illumina, San Diego, CA, USA).

As sequencias foram processadas usando QIIME seguido de procedimento UPARSE de acordo com o projeto Brazilian Microbiome (<http://www.brmicrobiome.org/#!16s-profiling-pipeline-illumina/czxl>) (Pylro *et al.*, 2014), para produzir uma tabela de OTUs e as sequencias representativas. As sequencias foram agrupadas a 97% de similaridade e alinhadas taxonomicamente usando a base de dados Greengenes (Version 13.8),

A análise de redundância (RDA) foi usada para determinar a correlação entre a comunidade bacteriana e as propriedades do solo. A tabela de OTU foi analisada por correspondência e avaliada a distribuição das espécies (97%). Permutações de Monte Carlo foram testadas para verificar a significância das propriedades do solo sobre a comunidade bacteriana. Uma análise multivariada permutacional de variância (PERMANOVA) foi usada para testar a significância das categorias (Anderson, 2001). RDA foi gerada usando Canoco 4.5 (Ter Braak; Šmilauer, 2002), e a PERMANOVA foi calculada com o software PAST (Hammer; Harper; Ryan, 2001).

4 RESULTADOS

4.1 Estrutura e diversidade das BPCPs

Neste estudo, avaliamos a composição, estrutura e diversidade de PGPR nativo através do sequenciamento do amplicon 16S rRNA, comparando as rizosferas de milho, caupi e feijão-fava. Em geral, encontramos diferenças na comunidade BPCP comparando cultivares (milho e caupi) e crioula (feijão-fava), o que está em parte de acordo com a hipótese deste estudo. A análise de PCA mostrou que os dois primeiros eixos explicaram 89,7% da variação total dos dados entre as comunidades PGPR encontradas nos três rizosfera das plantas (PERMANOVA $F = 4,0148$; $P = 0,0018$) (Figura 1a). A rizosfera do milho apresentou a maior riqueza de PGPR, enquanto a rizosfera de feijão-fava e caupi apresentaram BPCP semelhantes a riqueza, indicando que espécies melhoradas indicam maior quantidade de microorganismos na microbiota, mas a amplitude de grupos é menor (Figura 1b). No entanto, a rizosfera do feijão-fava tem apresentado maior diversidade de BPCP em comparação com a rizosfera do caupi (Figura 1c).

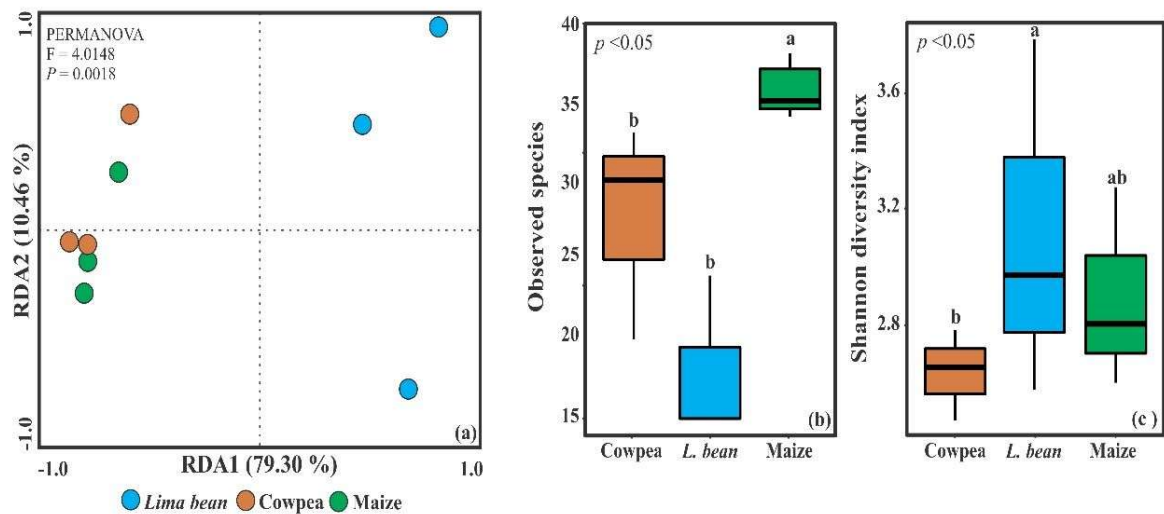


Figura 1 - Estrutura de comunidades bacterianas na rizosfera de plantas de milho, caupi e feijão-fava. (a) Análise de redundância (RDA) de comunidades bacterianas; (b) correlação entre as rizosferas; e (c) análise de permutação (PERMANOVA).

4.2 Análise da ocupação do nicho

A análise da ocupação do nicho revelou que a proporção de especialistas e generalistas variou entre as rizosferas (Figura 2). Comparando a rizosfera do feijão-fava com o milho, 11,9% das BPCPs foram classificadas como generalistas (mutuamente presentes nas duas rizosferas), enquanto 30,5% foram classificadas como especialistas no feijão-fava e 33,9% no milho. A comparação entre as rizosferas do feijão-fava e caupi mostrou uma maior proporção de especialistas no feijão-fava (37,7%) e 9,4% de generalistas. Por fim, na comparação das rizosferas do milho e caupi houve uma maior proporção de generalistas presentes nas duas rizosferas.

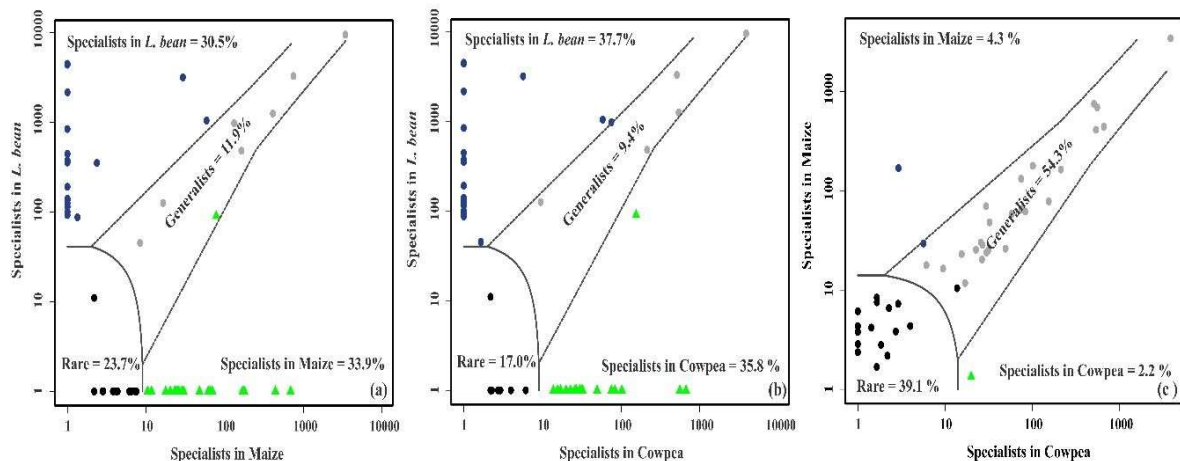


Figura 2 - Método de classificação multinomial de espécies (CLAM) para o teste de ocupação de nicho com base na comparação de pares. Os generalistas (cinza), especialistas (verde e azul) e raros (preto) são indicados com seus respectivos percentuais.

4.3 Composição de BPCPs na rizosfera

A comunidade de BPCPs foi composta por 21 gêneros, sendo *Bacillus* o gênero mais abundante nas três rizosferas. Curiosamente, cada rizosfera apresentou uma dominância de diferentes gêneros. A rizosfera do caupi apresentou maior abundância dos gêneros *Bacillus*, *Brevibacillus*, *Flavisolibacter* e *Bradyrhizobium*. A rizosfera do milho apresentou grande abundância de *Bacillus*, *Mycobacterium*, *Bradyrhizobium*, enquanto que a rizosfera do feijão-fava apresentou alta abundância de *Solirubrobacter*, *Methylobacterium* e *Streptomyces* (Figura 3).

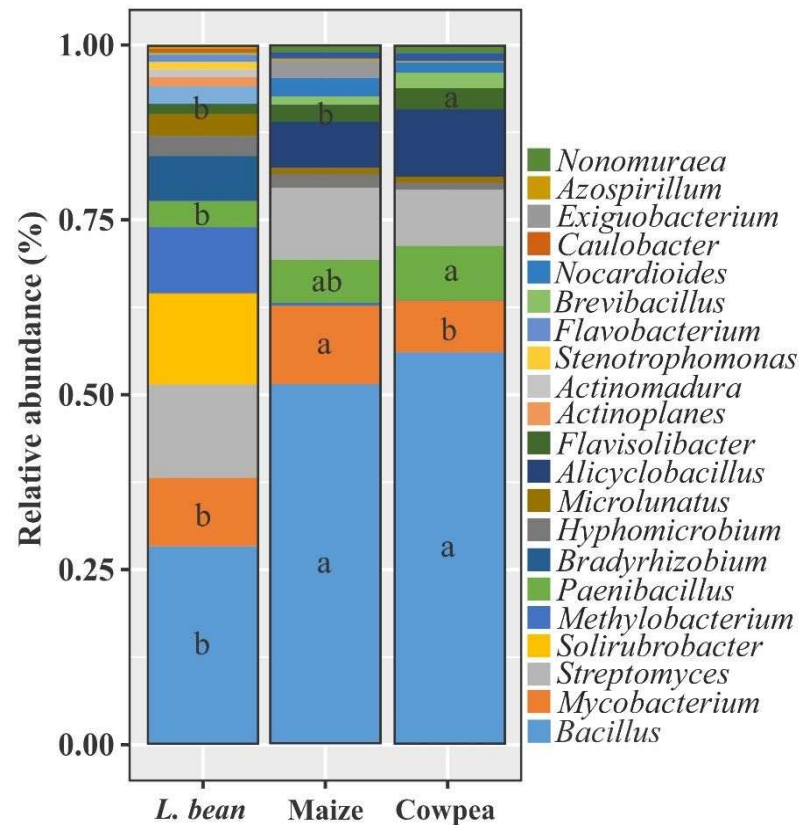


Figura 3 - Composição bacteriana na rizosfera do milho, feijão-fava e caupi com base no gene 16S rRNA.

4.4 Análise de rede de interações

A análise da rede de interações mostrou que a rizosfera do feijão-fava apresentou uma comunidade de BPCPs menos complexa (número de nós = 27, arestas = 181). A rizosfera do caupi apresentou uma rede de interações intermediária, enquanto a rizosfera do milho apresentou uma comunidade mais complexa, número de nós = 42, arestas = 397). Na rizosfera do feijão-fava e milho, o número de correlações positivas foi inferior às negativas.

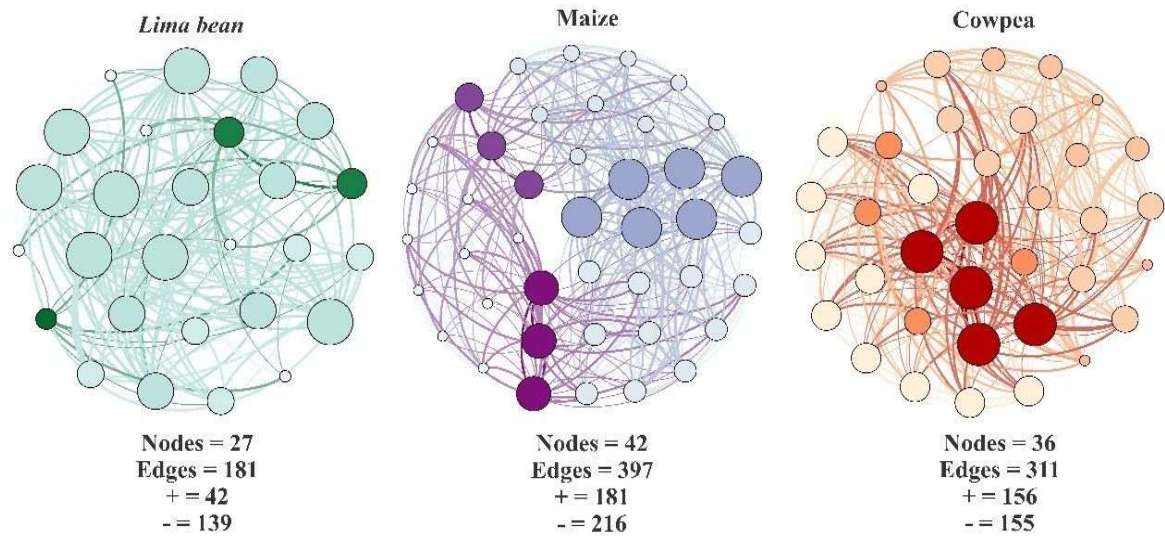


Figura 4 - Rede de interações das comunidades bacterianas em solos de três rizosferas distintas com base no gene 16S rRNA.

4.5 Análise de biomarcadores

A análise de biomarcadores bacterianos comparou a comunidade de BPCPs na rizosfera do milho, caupi e feijão-fava (Figura 5). As rizosferas do milho e caupi apresentaram enriquecimento de *Streptomyces* e *Alicyclobacillus*, enquanto o feijão-fava com *Solirubrobacter* e Proteobacteria. Na comparação entre milho e caupi, a rizosfera do primeiro enriqueceu *Flavobacterium* enquanto o segundo apresentou enriquecimento de Proteobacteria.

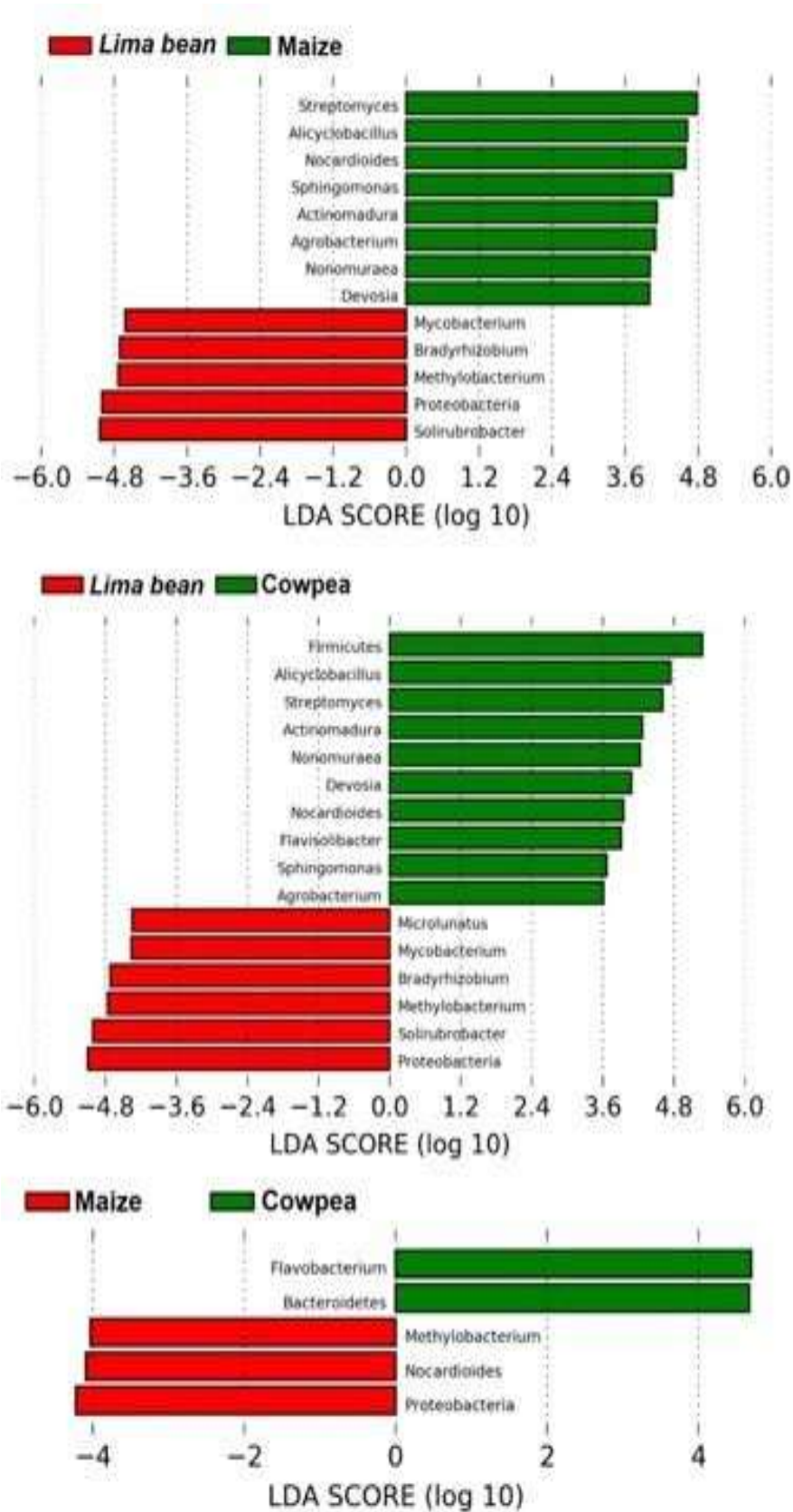


Figura 5 - Biomarcadores BPCP baseados na Análise Discriminante Linear (LDA) tamanho do efeito (LEfSe). (a) feijão-fava x milho, (b) feijão-fava x caupi e (c) milho x caupi.

5 DISCUSSÃO

5.1 Estrutura e diversidade das BPCPs

Esta análise separou a comunidade BPCP encontrada na rizosfera do feijão-fava, caupi e milho, em que se agruparam. Isso sugere alguns efeitos rizosféricos distintos ao comparar as três espécies em estudo. De acordo com Huang *et al.* (2022), o processo de melhoramento vegetal, ou seja, de crioulas para cultivares, altera as características das raízes que consequentemente influenciam a exsudação radicular. Isso poderia explicar as diferenças na estrutura da comunidade BPCP observadas na rizosfera de milho e caupi ao feijão-fava.

Este resultado está de acordo com Pérez-Jaramillo, Mendes e Raaijmakers (2016), que comparou cultivares e variedades crioulas de feijoeiro e encontraram diferenças na estrutura da comunidade bacteriana. Por outro lado, tanto o milho como o caupi não selecionaram uma comunidade BPCP distinta, sugerindo nenhum efeito de diferentes espécies de plantas (Leguminosa x Poaceae), como também observado por Dang *et al.* (2020) comparando milheto (Poacea) e feijão mungo (Leguminosa)

5.2 Análise da ocupação do nicho

A maior proporção de especialistas comparando feijão-fava e outras espécies de plantas indica uma seleção de grupos PGPR específicos de cada tipo de planta (cultivares versus crioulas). As bactérias especializadas possuem uma gama estreita de nichos e maior aptidão quando encontram suas condições ótimas, sendo muito receptivos a perturbação ambiental, incluindo alterações nas propriedades físico-químicas do solo, como na rizosfera (Monard *et al.*, 2016; Merloti *et al.*, 2022).

Assim, a rizosfera do feijão-fava apresenta um efeito seletivo sobre o PGPR, o que confirma os resultados observados na estrutura e composição da comunidade PGPR encontrada neste estudo. Em contraste, a rizosfera de milho e caupi

apresentou PGPR mais generalista, o que sugere que essas espécies vegetais apresentam mais semelhanças entre si (Lopes *et al.*, 2021).

5.3 Composição de bactérias promotoras de crescimento na rizosfera

Em geral, os gêneros PGPR mais abundantes encontrados na rizosfera são promotores de crescimento de plantas bem conhecidos, como *Bacillus*, *Streptomyces*, *Paenibacillus*, *Methylobacterium* e *Bradyrhizobium*, que estão envolvidos em controle biológico na rizosfera (Zhou *et al.*, 2021) e fixação de N₂ (Rilling *et al.*, 2018). No entanto, outros gêneros de BPCP foram abundantes, como *Mycobacterium*, *Solirubrobacter*, *Hyphomicrobium*, *Microthricum* e *Alicyclobacillus*, que também apresentam capacidade de promover o crescimento vegetal (Egamberdiyeva, 2007). Por exemplo, *Mycobacterium* foi eficaz na promoção do crescimento do milho em solos deficientes em nutrientes (Egamberdiyeva, 2007).

Assim, a maior abundância relativa de *Mycobacterium* na rizosfera do milho pode trazer efeitos positivos sobre crescimento desta espécie vegetal. Por outro lado, *Flavisolibacter* foi abundante na rizosfera do caupi, esta bactéria tem sido relatada como BPCP em plantas leguminosas, sendo encontrado naturalmente em solos (Xiao *et al.*, 2017). *Bacillus* e *Paenibacillus* foram encontrados em maior quantidade na rizosfera de milho e feijão-fradinho (Peng *et al.*, 2021; Albuquerque *et al.*, 2022).

Por outro lado, a rizosfera de feijão-fava selecionada exclusivamente e com alta abundância relativa de *Streptomyces*, *Solirubrobacter* e *Methylobacter*. *Streptomyces* é uma bactéria colonizadora da rizosfera que atua como um agente de biocontrole produzindo e excretando metabólitos antifúngicos dentro da rizosfera (Crawford *et al.*, 1993). Por outro lado, *Solirubrobacter* e *Methylobacter* não são BPCP bem conhecidos, mas descobriu-se que promovem crescimento (Franke-Whittle *et al.*, 2015; Krug *et al.*, 2020). No entanto, *Streptomyces* e *Methylobacter* não foram relatados na rizosfera de feijão-fava, mas foram encontrados atuando como PGPR em espécies vegetais do gênero *Phaseolus*, como *P. vulgaris* (López-López *et al.*, 2010; Horstmann *et al.*, 2020). Isso poderia explicar a presença de *Streptomyces* e *Methylobacter* na rizosfera do feijão-fava.

5.4 Análise de rede de interações

Em estudo de forma contrária em Rossmann *et al.* (2020), as cultivares melhoradas apresentaram maior complexidade que a crioula. Nesse estudo, os autores compararam variedades crioulas e cultivares da mesma espécie de planta (trigo), enquanto em nosso estudo comparamos diferentes espécies. Também a rizosfera do caupi apresentou proporção semelhante de interações negativas, e indica que tanto a competição quanto os mutualismos entre BPCP estão em equilíbrio, o que pode sugerir uma espécie vegetal equilibrada.

Embora a proporção de interações negativas tem sido maior do que positivo na rizosfera de milho e feijão de lima, isso não significa um efeito negativo no crescimento da planta. Por exemplo, as interações positivas podem ser interpretadas como mecanismos que promover o crescimento da planta, como fixação de nitrogênio, solubilização de fosfato, ou produção de sideróforos (Richardson *et al.*, 2009). Em contraste, interações negativas na microbiota podem sugerir possível inibição de patógenos por antibiose ou competição (Lugtenberg; Kamilova, 2009).

5.5 Análise de biomarcadores

O crescimento vegetativo e a promoção de nutrientes a partir de bactérias associadas à raiz, incluindo *Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Burkholderia* e *Bacillus*, que são habitantes comuns e abundantes do microbioma da rizosfera, foram bem estudados (López-Carmona *et al.*, 2019; Chen *et al.*, 2021). Em geral, nossos resultados sugerem uma contribuição positiva de toda a cultivares crioulas na comunidade microbiana da rizosfera nas tres especies. Por outro lado, nossos resultados também sugerem que a abundância de Actinobacteria no solo da rizosfera e também a abundância específica da raiz se associam ao conteúdo de nutrientes na parte aérea das tres especies o que beneficiam a diversdiade microbina na rizofera indica melhora nas propriedades químicas e microbiológicas do solo.

6 CONCLUSÃO

A comparação da comunidade BPCPs em diferentes espécies vegetais abrangendo cultivares (milho e caupi) e (feijão-fava). No geral os resultados mostraram que a estrutura das comunidades bacterianas variou entre cultivares e crioulas, com gêneros bacterianos específicos mostrando abundâncias diferenciadas na rizosfera de cada espécie. As cultivares apresentaram maior proporção de microrganismos especializados e uma maior complexidade da comunidade em comparação com o feijão fava. Juntos, os dados demonstraram diferenças na montagem da rizosfera entre as espécies de plantas, com maiores diferenças entre cultivares e variedades crioulas. As descobertas deste estudo ampliam o conhecimento da comunidade BPCP em diferentes espécies vegetais e confirmar o efeito significativo de variedades crioulas e cultivares sobre as comunidades de bactérias.

REFERÊNCIAS

- AHEMAD, M.; KHAN, M. S.; ZAIDI, A.; WANI, P. A. Remediation of herbicides contaminated soil using microbes. **Microbes in sustainable agriculture**, v. 261, n. 5, p. 1-84. 2009.
- ALBUQUERQUE, T. M.; MENDES, L. W.; ROCHA, S. M. B.; ANTUNES, J. E. L.; OLIVEIRA, L. M. D. S.; MELO, V. M. M.; ARAÚJO, A. S. F. Genetically related genotypes of cowpea present similar bacterial community in the rhizosphere. **Scientific Reports**, v. 12, n. 1, p. 3472, 2022.
- ALEKHYA, G.; GOPALAKRISHNAN, S. Biological control and plant growth-promotion traits of *Streptomyces* species under greenhouse and field conditions in chickpea. **Agricultural Research**, v. 6, p. 410-420, 2017.
- AMORIM, M. R.; SILVA, A. V. C. R.; ANTUNES, J. E. L.; OLIVEIRA, L. M. S.; ARAÚJO, A. S. F. Caracterização de rizóbios noduladores de feijão-fava em solos de três estados do nordeste brasileiro. **Colloquium Agrariae**, v. 15, n. 6, p. 11-20, 2019.
- ANDERSON, M. J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. **Austral Ecology**, v. 26, p. 32-46, 2001.
- ANTUNES, J. E. L.; GOMES, R. L. F.; LOPES, A. C. A.; ARAÚJO, A. S. F.; LYRA, M. C. C. P.; FIGUEIREDO, M. V. B. Eficiência simbiótica de isolados de rizóbio noduladores de feijão-fava (*Phaseolus lunatus* L.). **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 35, p. 751-757, 2011.
- AQUINO, J. P. A.; COSTA NETO, V. P.; ANDRADE, M. R. S.; OLIVEIRA, L. M. S.; ANTUNES, J. E. L.; FREITAS, A. D. S.; ALCÂNTARA NETO, F.; ARAÚJO, A. S. F. Plant growth-promoting bacteria increase the yield of green maize and sweet sorghum. **Journal of Plant Nutrition**, v. 46, n. 1, p. 58-68, 2022.
- ARAÚJO, A. S. F.; CARNEIRO, R. F. V.; BEZERRA, A. A. C.; ARAÚJO, F. F. Coinoculação rizóbio e *Bacillus subtilis* em caupi e leucena: efeito sobre a nodulação, a fixação de N₂ e o crescimento das plantas. **Ciência rural**, v. 40, p. 182-185, 2010.
- ARAÚJO, A. S. F.; MIRANDA, A. R. L.; SOUSA, R. S.; MENDES, L. W.; ANTUNES, J. E. L.; OLIVEIRA, L. M. S.; ARAUJO, F. F.; MELO, V. M. M.; FIGUEIREDO, M. V. B. Bacterial community associated with rhizosphere of maize and cowpea in a subsequent cultivation. **Applied Soil Ecology**, v.143, p. 24-34, 2019.

ARAÚJO, A. S. F.; LOPES, A. C. A.; TERAN, J. C. B. Y.; PALKOVIC, A.; GEPTS, P. Nodulation ability in different genotypes of *Phaseolus lunatus* by rhizobia from California agricultural soils. **Symbiosis**, v. 73, n. 1, p. 7-14, 2017.

ARAÚJO, F. F. Inoculação de sementes com *Bacillus subtilis*, formulado com farinha de ostra e desenvolvimento de milho, soja e algodão. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 32, n. 2, p. 456-462, 2008.

BATISTA, F. C.; FERNANDES, T. A.; ABREU, C. S.; OLIVEIRA, M. C.; RIBEIRO, V. P.; GOMES, E. A.; LANA, U. G. P.; MARRIEL, I. E.; OLIVEIRA-PAIVA, C. A. **Potencial de microrganismos rizosféricos e endofíticos de milho em solubilizar o fosfato de ferro e produzir sideróforos**. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2018. 21 p. (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento, 166).

BULGARELLI, D.; SCHLAEPPI, K.; SPAEPEN, S.; VAN THEMAAT, E. V. L.; SCHULZE-LEFERT, P. Structure and functions of the bacterial microbiota of plants. **Annual Review of Plant Biology**, v. 64, p. 807-838, 2013.

CANELLAS, L. P.; SILVA, S. F.; OLK, S. C.; OLIVARES, F. L. Foliar application of plant growth-promoting bacteria and humic acid increase maize yields. **Journal of Food Agriculture Environment**, v. 13, p. 131-138, 2015.

CAPORASO, J. G.; KUCZYNSKI, J.; STOMBAUGH, J.; BITTINGER, K.; BUSHMAN, F. D.; COSTELLO, E. K.; FIERER, N.; PEÑA, A. G.; GOODRICH, J. K.; ... KNIGHT, R. Quime allows analysis of high-throughput community sequencing data. **Nature Methods**, v. 7, p. 335-336, 2010.

CARMO, M. D. S.; CARVALHO, E. M. S.; GOMES, R. L. F.; LOPES, A. C. A.; CAVALCANTE, G. R. S. Avaliação de acessos de feijão-fava, para resistência a *Colletotrichum truncatum*, em condições de folhas destacadas e campo. **Summa Phytopathology**, v. 41, n. 4, p. 292-297, 2015.

CARVALHO, D. D. C.; OLIVEIRA, D. F.; PASQUAL, M.; CAMPOS, V. P. Rizobactérias produtoras de promotores do crescimento de plantas. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, Goiânia, v. 39, n. 4, p. 338-341, 2009.

CHAPARRO, J. M.; BADRI, D. V.; VIVANCO, J. M. Rhizosphere microbiome assemblage is affected by plant development. **ISME Journal**, v. 8, p. 790-803, 2014.

CHEN, L.; HAO, Z.; LI, K.; SHA, Y.; WANG, E.; SUI, X.; CHEN, W. Effects of growth-promoting rhizobacteria on maize growth and rhizosphere microbial community under conservation tillage in Northeast China. **Microbial Biotechnology**, v. 14, n. 2, p. 535-550, 2021.

CONAB. Companhia Nacional De Abastecimento. **Acompanhamento da safra brasileira-grãos**. 2019. Disponível em: <

<https://www.conab.gov.br/info-agro/safras/graos/boletim-da-safra-de-graos>> Acesso em set. de 2021.

CONAB. Companhia Nacional de Abastecimento. **Acompanhamento da safra brasileira-grãos**. 2020. Disponível em:

http://www.conab.gov.br/OlalaCMS/uploads/arquivos/14_10_23_10_20_02_boletim_graos_setembro_2020.pdf. Acesso em: 25 set. 2021.

COHEN, A. C.; BOTTINI, R.; PONTIN, M.; BERLI, F. J.; MORENO, D.; BOCCANLANDRO, H.; TRAVAGLIA, C. N.; PICCOLI, P. N. Azospirillum brasilense ameliorates the response of Arabidopsis thaliana to drought mainly via enhancement of ABA levels. **Physiologia plantarum**, v. 153, n. 1, p. 79-90, 2015.

CRAWFORD, D. L.; LYNCH, J. M.; WHIPPS, J. M.; OUSLEY, M. A. Isolation and characterization of actinomycete antagonists of a fungal root pathogen. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 59, n. 11, p. 3899-3905, 1993.

DANG, K.; GONG, X.; ZHAO, G.; WANG, H.; IVANISTAU, A.; FENG, B. Intercropping alters the soil microbial diversity and community to facilitate nitrogen assimilation: a potential mechanism for increasing proso millet grain yield. **Frontiers in Microbiology**, v. 11, p. 601054, 2020.

EGAMBERDIYEVA, D. The effect of plant growth promoting bacteria on growth and nutrient uptake of maize in two different soils. **Applied Soil Ecology**, v. 36, n. 3, p. 184-189, 2007.

EHRMANN, J.; RITZ, K. Plant: soil interactions in temperate multi-cropping production systems. **Plant and Soil**, v. 376, p. 1-29, 2014.

EMBRAPA. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. **Manual de métodos de análise de solo**, 2 ed., Rio de Janeiro, 1997. 212 p.

FRANCISCO, P. R. M.; LEITE, C. M. A.; SANTOS, N. C.; BARROS, S. L.; GOMES, J. P. Determinação das propriedades físicas de feijão-fava (*Phaseolus lunatus* L.) com diferentes teores de água. In: FRANCISCO, P. R. M.; SILVA, V. M. A.; SANTOS, M. C. **Estudos e Inovações na Engenharia e Agronomia**. Campina Grande: Eptec. 2020. 102 p.

FRANKE-WHITTLE, I. H.; MANICI, L. M.; INSAM, H.; STRES, B. Rhizosphere bacteria and fungi associated with plant growth in soils of three replanted apple orchards. **Plant and Soil**, v. 395, p. 317-333, 2015.

FREIRE FILHO, F. R.; RIBEIRO, V. Q.; ROCHA, M. M.; DAMASCENO-SILVA, K. J.; NOUGUEIRA, M. S. R.; RODRIGUES, E. V. **Feijão-caupi: produção, melhoramento genético, avanços e desafios**. Teresina: Embrapa Meio-Norte. 2011. 84 p.

GARCÍA-SALAMANCA, A.; MOLINA-HENARES, M. A.; VAN DILLEWIJN, P.; SOLANO, J.; PIZARRO-TOBIÁS, P.; ROCA, A.; DUQUE, E.; RAMOS, J. L. Bacterial

diversity in the rhizosphere of maize and the surrounding carbonate-rich bulk soil.

Microbial Biotechnology, v. 6, p. 1.36-44, 2012.

GHOLAMI, A.; SHAHSAVANI, S.; NEZARAT, S. The effect of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) on germination, seedling growth and yield of maize. **World Academy of Science, Engineering and Technology**, v. 49, p. 19-24. 2009.

GOPALAKRISHNAN, S.; SRINIVAS, V.; ALEKHIA, G.; PRAKASH, B.; KUDAPA, H.; RATHORE, A.; VARSHNEY, R. K. The extent of grain yield and plant growth enhancement by plant growth-promoting. **SpringerPlus**, v. 4, p. 1-10, 2015.

GROVER, M.; MADHUBALA, R.; ALI, S. Z.; YADAV, S. K.; VENKATESWARLU, B. Influence of *Bacillus* spp. strains on seedling growth and physiological parameters of sorghum under moisture stress conditions. **Journal of Basic Microbiology**, v. 54, p. 951-61, 2014.

HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. **Palaeontology Electronica**, v. 4, n. 9, p. 1-9, 2001.

HORSTMANN, J. L.; DIAS, M. P.; ORTOLAN, F.; MEDINA-SILVA, R.; ASTARITA, L. V.; SANTARÉM, E. R. *Streptomyces* sp. CLV45 from Fabaceae rhizosphere benefits growth of soybean plants. **Brazilian Journal of Microbiology**, v. 51, p. 1861-1871, 2020.

HUANG, J.; LI, Y. F.; LI, Y. S.; JIAN, J. I. N.; LIAN, T. X. The rhizospheric microbiome becomes more diverse with maize domestication and genetic improvement. **Journal of Integrative Agriculture**, v. 21, n. 4, p. 1188-1202, 2022.

IBGE. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Banco de dados agregados**: pesquisa: produção agrícola. Piauí, 2018. Disponível em: <https://ibge.gov.br/>. Acesso em: 01 ago. 2023.

IBGE. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Produção agropecuária 2021**, Disponível em: <https://www.ibge.gov.br/explica/producao-agropecuaria>. Acesso em: 01 ago. 2023.

KASIM, W. A.; OSMAN, M. E.; OMAR, M. N.; ABD EL-DAIM, I. A.; BEJAI, S.; MEIJER, J. Control of drought stress in wheat using plant-growth-promoting bacteria. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 32, p. 122-30, 2013.

KRUG, L.; MORAUF, C.; DONAT, C.; MÜLLER, H.; CERNAVA, T.; BERG, G. Plant growth-promoting methylobacteria selectively increase the biomass of biotechnologically relevant microalgae. **Frontiers in Microbiology**, v. 11, p. 427, 2020.

LEITE, J.; FISCHER, D.; ROUWS, L. F. M.; FERNANDES-JÚNIOR, P. I.; HOFMANN, A.; KUBLIK, S.; SCHLOTER, M.; XAVIER, G. R.; RADL, V. Cowpea

nodules harbor non-rhizobial bacterial communities that are shaped by soil type rather than plant genotype. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, p. 2064, 2017.
 LOPES, L. S.; MENDES, L. W.; ANTUNES, J. E. L.; OLIVEIRA, L. M. S.; MELO, V. M. M.; PEREIRA, A. P. A.; COSTA, A. F.; OLIVEIRA, J. P.; MARTÍNEZ, C. R.; FIGUEIREDO, M. V. B.; ARAUJO, A. S. F. Distinct bacterial community structure and composition along different cowpea producing ecoregions in northeastern Brazil. **Scientific Reports**, 11, n. 1, p. 1-12, 2021.

LÓPEZ-CARMONA, D. A.; ALARCÓN, A.; MARTÍNEZ-ROMERO, E.; PEÑA-CABRIALES, J. J., LARSEN, J. Maize plant growth response to whole rhizosphere microbial communities in different mineral N and P fertilization scenarios. **Rhizosphere**, v. 9, p. 38-46, 2019.

LÓPEZ-LÓPEZ, A.; ROGEL, M. A.; ORMENO-ORRILLO, E.; MARTÍNEZ-ROMERO, J.; MARTÍNEZ-ROMERO, E. *Phaseolus vulgaris* seed-borne endophytic community with novel bacterial species such as *Rhizobium endophyticum* sp. nov. **Systematic and Applied Microbiology**, v. 33, n. 6, p. 322-327, 2010.

LUGTENBERG, B.; KAMILOVA, F. Plant-growth-promoting rhizobacteria. **Annual review of microbiology**, v. 63, p. 541-556, 2009.

MA, Y.; PRASAD, M. N. V.; RAJKUMAR, M.; FREITAS, H. Plant growth promoting rhizobacteria and endophytes accelerate phytoremediation of metalliferous soils. **Biotechnology Advances**, v. 29, p. 248-258, 2011.

MACHOVINA, B.; FEELEY, K. J.; RIPPLE, W. J. Biodiversity conservation: The key is reducing meat consumption. **Science of the Total Environment**, v. 536, p. 419-431, 2015.

MAFIA, R. G. **Rizobactérias como promotoras do enraizamento, crescimento e como agentes de biocontrole de doenças na propagação do eucalipto**. Viçosa-MG: UFV, 2004. 110 p.

MARTINS, C.; PINHEIRO, M.; FIÚZA, L. M.; OLIVEIRA, A. V. E.; MARTINS, S. C. Comunidade microbiana cultivável do solo rizosférico de leguminosas no Semiárido brasileiro. **Enciclopédia Biosfera**, v. 10, p. 19, 2014.

MELO, I. S.; SILVA, C. M. M. S.; SCRAMIN, S.; SPESSOTO, A. **Biodegradação**. Jaguariúna: Embrapa Meio Ambiente, 2001.

MENDES, R.; GARBEVA, P.; RAAIJMAKERS, J. M. The rhizosphere microbiome: significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms. **FEMS Microbiology Reviews**, v. 37, n. 5, p. 634-663, 2013.

MERLOTI, L. F.; PEDRINHO, A.; MENDES, L. W.; GONTIJO, J. B.; FONSECA, M. D. C.; CHAVES, M. G.; TSAI, S. M. Long-term land use in Amazon influence the

dynamic of microbial communities in soil and rhizosphere. **Rhizosphere**, v. 21, p. 100482, 2022.

MONARD, C.; GANTNER, S.; BERTILSSON, S.; HALLIN, S.; STENLID, J. Habitat generalists and specialists in microbial communities across a terrestrial-freshwater gradient. **Scientific reports**, v. 6, n. 1, p. 37719, 2016.

MOREIRA, F. M. S; SIQUEIRA, J. O. **Microbiologia e bioquímica do solo**. 2 ed., Lavras: UFLA, 2006. 729 p.

MOREIRA, F. M. S. Bactérias fixadoras de nitrogênio que nodulam Leguminosae. *In*: MOREIRA, F. M. S.; SIQUEIRA, J. O.; BRUSSAARD, L. (eds). **Biodiversidade do solo em ecossistemas brasileiros**. Lavras: UFLA, 2008. p. 621-680.

NADEEM, S. M.; ZAHIR, Z. A.; NAVEED, M.; ASGHAR, H. N.; ARSHAD, M. Rhizobacteria capable of producing ACC-deaminase may mitigate salt stress in wheat. **Soil Science Society of America Journal**, v. 74, n. 2, p. 533-542, 2010.

NASEEM, H.; BANO. A. Role of plant growth-promoting rhizobacteria and their exopolysaccharide in drought tolerance of maize. **Journal of Plant Interactions**, v. 9, n. 1, p. 689-701, 2014.

PENG, J.; MA, J.; WEI, X.; ZHANG, C.; JIA, N.; WANG, X.; WANG, Z. Accumulation of beneficial bacteria in the rhizosphere of maize (*Zea mays* L.) grown in a saline soil in responding to a consortium of plant growth promoting rhizobacteria. **Annals of Microbiology**, v. 71, n. 1, p. 1-12, 2021.

PEREIRA, Y. D. **Crescimento de plantas de trigo inoculadas com bactérias promotoras de crescimento em condições de restrição hídrica**. 2018. 31 f. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Agronomia) – Universidade Federal de Santa Catarina, Campus Curitibanos, Curitibanos. 2018.

PÉREZ-JARAMILLO, J. E.; MENDES, R.; RAAIJMAKERS, J. M. Impact of plant domestication on rhizosphere microbiome assembly and functions. **Plant molecular biology**, v. 90, p. 635-644, 2016.

PYLRO, V. S.; ROESCH, L. F. W.; MORAIS, D. K.; CLARK, L. M.; HIRSCH, P. R.; TÓTOLA, M. R. Data analysis for 16S microbial profiling from different benchtop sequencing platforms. **Journal of Microbiological Methods**, v. 107, p. 30-37, 2014.

RATZ, R. J.; PALÁCIO, S. M.; ESPINOZA-QUIÑONES, F. R.; VICENTINO, R. C.; MICHELIM, H. J.; RICHTER, L. M. Potencial biotecnológico de rizobactérias promotoras de crescimento de plantas no cultivo de milho e soja. **Engevista**, v. 19, n. 4, p. 890-905, 2017.

REIS, D. P. **Produtividade, acúmulo de nutrientes e diversidade bacteriana da rizosfera de genótipos de milho em resposta à inoculação com *Azospirillum***

brasileense. 2019. 104 f. Tese (Doutorado em Bioengenharia) – Universidade Federal de São João Del Rei, Minas Gerais, 2019.

REIS, V. M.; OLIVEIRA, A. L. M.; BALDANI, V. L. D.; OLIVARES, F. L.; BALDANI, J. I. **Fixação biológica de nitrogênio simbiótica e associativa**. In: FERNANDES, M. S. (ed). **Nutrição mineral de plantas**. Viçosa: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo. 2006. p. 153-174.

REMANS, R. RAMAEKERS, L.; SCHELKENS, S.; HERNÁNDEZ, G.; GARCÍA, R. J. L.; MENDEZ, N.; TOSCANO, V.; MULLING, M.; GALVEZ, L.; VANDERLEYDEN, J. Effect of Rhizobium–Azospirillum coinoculation on nitrogen fixation and yield of two contrasting *Phaseolus vulgaris* L. genotypes cultivated across different environments in Cuba. **Plant and Soil**, v. 312, p. 25-37, 2008.

RICHARDSON, A. E., BAREA, J. M., MCNEILL, A. M., PRIGENT-COMBARET, C. Acquisition of phosphorus and nitrogen in the rhizosphere and plant growth promotion by microorganisms. **Plant and Soil**, v. 1, p. 321, 305-339, 2009.

RILLING, J. I.; ACUÑA, J. J.; SADOWSKY, M. J.; JORQUERA, M. A. Putative nitrogen-fixing bacteria associated with the rhizosphere and root endosphere of wheat plants grown in an andisol from southern Chile. **Frontiers in microbiology**, v. 9, p. 2710, 2018.

ROCHA, S. M. B.; MENDES, L. W.; OLIVEIRA, L. M. S.; MELO, V. M. M.; ANTUNES, J. E. L.; ARAÚJO, F. F.; HUNGRIA, M.; ARAÚJO, A. S. F. Nodule microbiome from cowpea and lima bean grown in composted tannery sludge-treated soil. **Applied Soil Ecology**, v. 151, p. 103542, 2020.

ROMAGNOLI, E. M.; ANDREOTE, F. D. Rizosfera. In: CARDOSO, E. J. B.; ANDREOTE, F. D. (eds). **Microbiologia do Solo**. 2 ed., Piracicaba: ESALQ. 2016. p. 47-60.

ROSSMANN, M.; PEREZ-JARAMILLO, J. E.; KAVAMURA, V. N.; CHIARAMONTE, J. B.; DUMACK, K.; FIORE-DONNO, A. M.; MENDES, R. Multitrophic interactions in the rhizosphere microbiome of wheat: from bacteria and fungi to protists. **FEMS microbiology ecology**, v. 96, n. 4, p. 1-32, 2020.

SANTOS, H. G.; JACOMINE, P. K. T.; ANJOS, L. H. C.; OLIVEIRA, V. A.; LUMBRERAS, J. F.; COELHO, M. R.; ALMEIDA, J. A.; ARAUJO FILHO, J. C.; OLIVEIRA, J. B.; CUNHA, T. J. F. **Sistema Brasileiro de Classificação do Solo**. 5 ed., Brasília: Embrapa, 2018. 365 p.

SANTOS, F. L. **Inoculação e coinoculação de rizobactérias promotoras de crescimento em plantas de arroz, milho e trigo**. 2018. 96 f. Tese (Doutorado em Ciência do Solo) – Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2018.

SANTOS, J. O.; ARAÚJO, A. S. F.; GOMES, R. L. F.; LOPES, A. C. A.; FIGUEIREDO, M. V. B. Ontogenia da nodulação em feijão-fava (*Phaseolus lunatus*). **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v. 4, n. 4, p. 426-429, 2009.

SILVA, F. J.; RIBEIRO, R. C. F.; XAVIER, A. A.; SANTOS NETO, J. A.; SOUZA, M. A.; DIAS-AREIA, C. R. Rizobactérias associadas a materiais orgânicos no controle de *meloidogyne javanica* em pitombeira. **Horticultura Brasileira**, v. 34, n.1, p.59-65, 2016.

SILVA, U. C.; MEDEIROS, J. D.; LEITE, L. R.; MORAIS, D. K.; CUADROS-ORELLANA, S.; OLIVEIRA, C. A., PAULA, L. U. G.; GOMES, E. A.; SANTOS, V. L. Long-Term Rock Phosphate Fertilization Impacts the Microbial Communities of Maize Rhizosphere. **Frontiers in Microbiology**, v. 8, p. 1266, 2017.

SILVEIRA, A. P. D.; FREITAS, S. S. **Microbiota do solo e qualidade ambiental**. Campinas: Instituto Agrônomo de Campinas, 2007. 312 p.

SOUSA, I. M.; NASCENTE, A. S.; FILIPPI, M. C. C. de. Bactérias promotoras do crescimento radicular em plântulas de dois cultivares de arroz irrigado por inundação. **Colloquium Agrariae**, v. 15, n. 2, p. 140-145, 2019.

SZILAGYI-ZECCHIN, V. J.; MARRIEL, I. E.; SILVA, P. R. F. Produtividade de milho inoculado com *Azospirillum brasilense* em diferentes doses de nitrogênio cultivado em campo no Brasil. **Revista de Ciências Agrárias**, v. 40, n. 4, 2017.

TER BRAAK, C. J. F.; SMILAUER, P. **CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination, version 4.5**. New York: USA Microcomputer Power. 2002.

TORSVIK, V.; OVREAS, L. Microbial diversity and function in soil: from genes to ecosystems. **Current Opinion in Microbiology**, v. 5, n. 3. p. 240-245, 2002.

XIAO, X.; FAN, M.; WANG, E.; CHEN, W.; WEI, G. Interactions of plant growth-promoting rhizobacteria and soil factors in two leguminous plants. **Applied microbiology and biotechnology**, v. 101, p. 8485-8497, 2017.

ZHOU, Y.; ZHU, H.; FU, S.; YAO, Q. Variation in soil microbial community structure associated with different legume species is greater than that associated with different grass species. **Frontiers in Microbiology**, v. 8, p. 1007, 2017.

ZHOU, L.; SONG, C.; LI, Z.; KUIPERS, O. P. Antimicrobial activity screening of rhizosphere soil bacteria from tomato and genome-based analysis of their antimicrobial biosynthetic potential. **BMC genomics**, v. 22, p. 1-14, 2021.