



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ**  
**CENTRO DE CIÊNCIAS**  
**DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM SISTEMÁTICA, USO E CONSERVAÇÃO**  
**DA BIODIVERSIDADE**

**JEANDERSON DA SILVA ROCHA**

**MICROBIOMA ASSOCIADO À *Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poir. EM ÁREA  
SUSCETÍVEL À DESERTIFICAÇÃO DA CAATINGA E O POTENCIAL  
FUNCIONAL DE BACTÉRIAS ENDOFÍTICAS PARA A RECUPERAÇÃO DE  
ÁREAS DEGRADADAS**

**FORTALEZA**

**2026**

JEANDERSON DA SILVA ROCHA

MICROBIOMA ASSOCIADO À *Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poir. EM ÁREA SUSCETÍVEL  
À DESERTIFICAÇÃO DA CAATINGA E O POTENCIAL FUNCIONAL DE BACTÉRIAS  
ENDOFÍTICAS PARA A RECUPERAÇÃO DE ÁREAS DEGRADADAS

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-  
Graduação em Sistemática, Uso e Conservação  
da Biodiversidade da Universidade Federal do  
Ceará, como requisito à obtenção do título de  
Mestre em Sistemática, Uso e Conservação da  
Biodiversidade

Orientadora: Profa. Dra.Vânia Maria Maciel  
Melo.

FORTALEZA

2026

JEANDERSON DA SILVA ROCHA

MICROBIOMA ASSOCIADO À *Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poir. EM ÁREA SUSCETÍVEL  
À DESERTIFICAÇÃO DA CAATINGA E O POTENCIAL FUNCIONAL DE BACTÉRIAS  
ENDOFÍTICAS PARA A RECUPERAÇÃO DE ÁREAS DEGRADADAS

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Sistemática, Uso e Conservação da Biodiversidade da Universidade Federal do Ceará, como requisito à obtenção do título de Mestre em Sistemática, Uso e Conservação da Biodiversidade. Área de concentração: Taxonomia, Sistemática e Evolução Biológica.

Aprovada em: 27/02/2026.

BANCA EXAMINADORA

---

Profa. Dra. Vânia Maria Maciel Melo (Orientadora)  
Universidade Federal do Ceará (UFC)

---

Prof. Dr. Yan Torres Timbó Pinto (Membro Interno)  
Universidade Federal do Ceará (UFC)

---

Dr. Wardsson Lustrino Borges (Membro Externo)  
Embrapa Agroindústria Tropical – CNPAT

## AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar, agradeço a Deus por não ter soltado a minha mão e por ter me dado forças para tentar mais uma vez, mesmo nos momentos em que pensei em desistir.

Aos meus pais, em especial à minha mãe, minha maior fonte de inspiração e a rocha sobre a qual fui formado como pessoa, profissional e pesquisador. Tudo o que sou carrega a base que vocês construíram em mim.

À Isabelly Alves, por sempre acreditar no meu potencial e por permanecer firme ao meu lado quando a insegurança e o cansaço quase me fizeram parar. Sua confiança foi essencial para que eu continuasse.

À minha orientadora, Professora Vânia Melo, por ter sido uma grata surpresa que a pós-graduação me proporcionou. Serei eternamente grato por me apresentar ao universo do microbioma e por sua dedicação, humanidade e comprometimento em todos os momentos da orientação.

Ao LEMBIOTECH, ambiente no qual fui constantemente desafiado e onde aprendi, na prática, o rigor da ciência, compreendendo que um pequeno deslize pode comprometer todo um experimento. Este laboratório foi uma verdadeira escola de formação científica e pessoal. A todas as pessoas com quem tive o prazer de conviver nesse espaço, e que contribuíram direta ou indiretamente para esta trajetória, deixo meu sincero agradecimento. Sem vocês, nada do que foi realizado teria sido possível.

As pessoas do time Caatinga, que acompanharam todo o desenvolvimento deste projeto, contribuindo de forma significativa para sua execução. Em especial, à Rhânia Maria e à Maria Clara, pela participação nas coletas do material utilizado no presente estudo e o João Victor, por toda a ajuda com as bactérias e os experimentos. A colaboração e o comprometimento de vocês foram fundamentais para a realização desta pesquisa.

À Cris Rabelo, minha madrinha científica nesses dois anos, por todo o ensinamento, carinho e paciência. À Talita (Talicami), por alegrar os dias e sempre encontrar soluções criativas diante dos desafios. À Professora Andréa Oliveira, pelas conversas sobre academia e dieta e sobretudo os ensinamentos sobre sequenciamento.

Aos bioinformatas Victor Lucas e Lucas Ciompe, pelo tempo dedicado às análises, pela paciência com os ajustes e pela competência em cada etapa. Vocês foram fundamentais.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelo apoio financeiro ao projeto e pela concessão da bolsa durante 24 meses. O suporte foi essencial para a realização desta pesquisa e para a conclusão desta etapa da minha formação acadêmica.

## RESUMO

A desertificação no semiárido brasileiro representa ameaça crescente à biodiversidade e aos serviços ecossistêmicos da Caatinga. *Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poir. (jurema-preta) destaca-se como espécie pioneira dominante em áreas degradadas, contribuindo para a regeneração natural, porém os mecanismos microbiológicos subjacentes à sua resiliência permanecem pouco compreendidos. Este estudo objetivou caracterizar o microbioma bacteriano associado à rizosfera e à endosfera radicular de *M. tenuiflora* em área suscetível à desertificação e avaliar o efeito da inoculação de bactérias endofíticas no desenvolvimento inicial de plântulas. Para tanto, caracterizou-se, pela primeira vez, o microbioma bacteriano radicular de *M. tenuiflora* no município de Irauçuba-CE, mediante sequenciamento de *amplicons* da região V4 do gene 16S rRNA. As bibliotecas foram normalizadas por rarefação (60.000 leituras/amostra) e analisadas quanto à composição taxonômica, diversidade alfa e beta e. A rizosfera apresentou diversidade alfa significativamente superior à endosfera, padrão consistente com filtragem progressiva hospedeiro-mediada. A análise de diversidade beta revelou diferenciação composicional significativa entre compartimentos (PERMANOVA:  $R^2 = 0.536$ ,  $p = 0.009$ ). Em nível de filo, Pseudomonadota dominou a endosfera, enquanto Actinomycetota foi mais abundante na rizosfera. A análise de abundância diferencial identificou 11 gêneros significativamente enriquecidos ( $p\text{-adj} < 0.05$ ,  $|\log_2\text{FC}| \geq 2$ ): 10 na rizosfera (*Conexibacter*, *Neobacillus*, *Crossiella*, entre outros) e um na endosfera (*Rhizobium*). A endosfera foi dominada pelo complexo *Burkholderia-Caballeronia-Paraburkholderia*, conhecido por fixação simbiótica de nitrogênio e múltiplas capacidades de promoção de crescimento, seguido por *Klebsiella* e *Mycobacterium*. Os resultados evidenciam partição funcional entre os compartimentos, com especialização endofítica em provisão de nutrientes e mitigação de estresses, frente à manutenção de diversidade rizosférica relacionada à decomposição e ciclagem de nutrientes. A inoculação *in vitro* em plântulas de *M. tenuiflora* demonstrou que o consórcio de cepas endofíticas formado por *Serratia rubidaea* + *Citricoccus* sp. promoveu aumento no crescimento radicular comparado ao controle ( $p\text{-adj} < 0.05$ ), confirmando o potencial de cepas nativas em promover crescimento vegetal. Essa estruturação constitui estratégia adaptativa às condições de desertificação, que explica a resiliência de *M. tenuiflora* em solos degradados e fornece subsídios para o desenvolvimento de bioinoculantes e estratégias de restauração ecológica da Caatinga.

**Palavras-chave:** microbioma vegetal; bactérias endofíticas; bacterioma radicular

## ABSTRACT

Desertification in the Brazilian semiarid region poses a growing threat to Caatinga biodiversity and ecosystem services. *Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poir. (jurema-preta) stands out as a dominant pioneer species in degraded areas and for its contribution to natural regeneration; however, the microbiological mechanisms underlying its resilience remain poorly understood. This study aimed to characterize the bacterial microbiome associated with the rhizosphere and root endosphere of *M. tenuiflora* in an area susceptible to desertification and evaluate the effect of endophytic bacterial inoculation on seedling early development. To this end, the root bacterial microbiome of *M. tenuiflora* was characterized for the first time in the municipality of Irauçuba, Ceará state, through amplicon sequencing of the 16S rRNA gene V4 region. Libraries were normalized by rarefaction (60,000 reads/sample) and analyzed for taxonomic composition, alpha and beta diversity. The rhizosphere exhibited significantly higher alpha diversity than the endosphere, a pattern consistent with progressive host-mediated filtering. Beta diversity analysis revealed significant compositional differentiation between compartments (PERMANOVA:  $R^2 = 0.536$ ,  $p = 0.009$ ), with greater rhizospheric homogeneity and endospheric heterogeneity. At the phylum level, Pseudomonadota dominated the endosphere, while Actinomycetota was more abundant in the rhizosphere. Differential abundance analysis identified 11 significantly enriched genera ( $p\text{-adj} < 0.05$ ,  $|\log_2\text{FC}| \geq 2$ ): 10 in the rhizosphere (*Conexibacter*, *Neobacillus*, *Crossiella*, among others) and one in the endosphere (*Rhizobium*). The endosphere was dominated by the *Burkholderia-Caballeronia-Paraburkholderia* complex, known for symbiotic nitrogen fixation and multiple plant growth-promoting capabilities, followed by *Klebsiella* and *Mycobacterium*. The results reveal functional partitioning between compartments, with endospheric specialization in nutrient provisioning and stress mitigation versus maintenance of rhizospheric diversity related to decomposition and nutrient cycling. *In vitro* inoculation experiments with *M. tenuiflora* seedlings demonstrated that the *Serratia rubidaea* + *Citricoccus sp.* endophytic consortium promoted increased root growth compared to the control ( $p\text{-adj} < 0.05$ ), confirming the potential of native strains to promote plant growth. This structuring constitutes an adaptive strategy to desertification conditions, explaining the resilience of *M. tenuiflora* in degraded soils and providing the basis for bioinoculant development and Caatinga ecological restoration strategies.

**Keywords:** plant microbiome; endophytic bacteria; root bacteriome.

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1	– Localização da área de estudo no município de Irauçuba, Ceará, com indicação dos três cenários ambientais.....	27
Figura 2	– Etapas de coleta de frutos e raízes de <i>Mimosa tenuiflora</i> em Irauçuba, Ceará.....	28
Figura 3	– Etapas do preparo de amostras radiculares de <i>Mimosa tenuiflora</i> para análise do microbioma.....	30
Figura 4	– Etapas do cultivo in vitro de plântulas de <i>Mimosa tenuiflora</i> para inoculação bacteriana.....	40
Figura 5	– Curvas de rarefação das variantes de sequência de amplicon (ASVs) em compartimentos radiculares de <i>Mimosa tenuiflora</i> .....	43
Figura 6	– Diversidade alfa das comunidades bacterianas associadas à rizosfera e à endosfera radicular de <i>Mimosa tenuiflora</i> .....	45
Figura 7	– Análise de Coordenadas Principais (PCoA) de ASVs entre amostras de rizosfera e endosfera, baseada na distância UniFrac Weighted.....	46
Figura 8	– Dendrograma da análise de agrupamento hierárquico (UPGMA) utilizando as Variantes de Sequências de Amplicon (ASVs).....	47
Figura 9	– Abundância relativa de filos de bactérias nos compartimentos de um pool de amostras de Rizosfera e Endosfera radicular de <i>M. tenuiflora</i> .....	48
Figura 10	– Abundância relativa média de gêneros de bactérias nos compartimentos de Rizosfera e Endosfera radicular de <i>M. tenuiflora</i> .....	50
Figura 11	– Diagrama de Venn de distribuição de ASVs entre rizosfera e endosfera radicular.....	51
Figura 12	– Gêneros diferencialmente abundantes entre rizosfera e endosfera radicular...	52
Figura 13	– Mapa de calor dos gêneros core dos compartimentos radiculares de <i>M. tenuiflora</i> .....	54
Figura 14	– Contribuição relativa entre os compartimentos radiculares.....	55
Figura 15	– Crescimento de plântulas de <i>M. tenuiflora</i> sob diferentes tratamentos de inoculação bacteriana - primeira execução experimental.....	58
Figura 16	– Desenvolvimento de plântulas de <i>M. tenuiflora</i> sob inoculação bacteriana. Primeira execução experimental.....	59

Figura 17	– Desenvolvimento de plântulas de <i>M. tenuiflora</i> sob inoculação bacteriana. Segunda execução experimental.....	60
Figura 18	– Plântulas de <i>M. tenuiflora</i> avaliadas na segunda execução experimental, evidenciando diferenças morfológicas entre os tratamentos.....	63

## SUMÁRIO

1	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	10
2	<b>FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA</b> .....	12
2.1	<b>A desertificação no semiárido brasileiro</b> .....	12
2.1.1	<i>Terras secas: definição e distribuição global</i> .....	12
2.1.2	<i>O Semiárido Brasileiro e o bioma Caatinga</i> .....	12
2.1.3	<i>Núcleos de desertificação e o caso de Irauçuba-CE</i> .....	14
2.1.4	<i>Estratégias de recuperação: o papel do pousio</i> .....	14
2.2	<b>Jurema-preta (<i>Mimosa tenuiflora</i>) como planta pioneira na recuperação de áreas degradadas na Caatinga</b> .....	15
2.2.1	<i>Características e importância ecológica</i> .....	15
2.2.2	<i>Associações simbióticas com bactérias fixadoras de nitrogênio</i> .....	16
2.3	<b>O microbioma e as bactérias promotoras do crescimento de plantas em terras secas</b> .....	17
2.3.1	<i>Conceitos e compartimentalização</i> .....	17
2.3.2	<i>Microbioma em terras secas e lacunas de conhecimento</i> .....	19
2.3.3	<i>Bactérias promotoras do crescimento de plantas (BPCP)</i> .....	20
2.3.4	<i>Bioinoculantes</i> .....	20
3	<b>JUSTIFICATIVA</b> .....	22
4	<b>HIPÓTESES</b> .....	23
5	<b>OBJETIVO GERAL</b> .....	24
5.1	<b>Objetivos específicos</b> .....	24
6	<b>METODOLOGIA</b> .....	25
6.1	<b>Área experimental</b> .....	25
6.2	<b>Material vegetal e delineamento amostral</b> .....	26
6.3	<b>Coleta e processamento das amostras</b> .....	27
6.4	<b>Análise do microbioma bacteriano associado à endosfera radicular e rizosfera de <i>M. tenuiflora</i></b> .....	30
6.4.1	<i>Extração de DNA, amplificação e sequenciamento</i> .....	30
6.4.2	<i>Processamento bioinformático e inferência de ASVs</i> .....	32
6.4.3	<i>Análise estatística dos dados do microbioma</i> .....	33
6.5	<b>Seleção de isolados endofíticos de <i>M. tenuiflora</i></b> .....	35
6.6	<b>Ensaio de inoculação bacteriana em plântulas de <i>Mimosa tenuiflora</i></b> .....	36

6.6.1	<i>Preparação das sementes</i> .....	36
6.6.2	<i>Preparação do inóculo bacteriano</i> .....	37
6.6.3	<i>Delineamento experimental do ensaio in vitro de inoculação</i> .....	38
6.6.4	<i>Análise da eficiência da inoculação de <i>M. tenuiflora</i> com bactérias endofíticas</i> .....	40
7	<b>RESULTADOS</b> .....	42
7.1	<b>Dados do sequenciamento</b> .....	42
7.2	<b>Estimativa de diversidade bacteriana associada à rizosfera e à endosfera radicular</b> .....	43
7.2.1	<i>Diversidade alfa</i> .....	43
7.2.2	<i>Diversidade beta</i> .....	45
7.3	<b>Diversidade taxonômica</b> .....	47
7.3.1	<i>Diversidade de filós de bactérias</i> .....	47
7.3.2	<i>Diversidade de gêneros de bactérias</i> .....	49
7.3.3	<i>ASVs compartilhados e exclusivos entre compartimentos</i> .....	50
7.4	<b>Táxons diferencialmente abundantes entre rizosfera e endosfera radicular</b> .....	51
7.5	<b>Microbioma <i>core</i> associado aos compartimentos radiculares</b> .....	52
7.6	<b>Contribuição Relativa entre Rizosfera e Endosfera Radicular</b> .....	54
7.7	<b>Avaliação da inoculação bacteriana em plântulas de <i>Mimosa tenuiflora</i></b> .....	55
8	<b>DISCUSSÃO</b> .....	64
9	<b>CONCLUSÃO</b> .....	70
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	71

## 1 INTRODUÇÃO

A desertificação constitui um dos principais processos de degradação ambiental nas regiões semiáridas do planeta, definida pela UNCCD (2022) como a degradação das terras secas causada pelos efeitos das variações climáticas e das alterações antrópicas, como desmatamento, uso inadequado do solo e superexploração dos recursos naturais (UNCCD, 2022; MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT - MMA, 2005), afetando a capacidade produtiva do solo, o funcionamento dos ecossistemas e os serviços ecossistêmicos. Adicionalmente, a desertificação reduz a biodiversidade microbiana do solo e altera a estrutura das comunidades de bactérias, fungos e outros organismos que sustentam esses serviços (Duran; Delgado-Baquerizo, 2020). No Brasil, esse fenômeno afeta de maneira intensa o Semiárido, onde o bioma Caatinga se destaca como a formação vegetal mais impactada, apresentando extensas áreas com solos empobrecidos, redução da cobertura vegetal e comprometimento de serviços ecossistêmicos essenciais (CGEE, 2016).

Nesse contexto, a Caatinga, embora historicamente associada a um bioma com baixa diversidade e elevada fragilidade ecológica, abriga uma biota altamente adaptada a condições extremas de déficit hídrico, altas temperaturas e solos com baixa fertilidade (Leal *et al.*, 2005; Silva *et al.*, 2010). Entre as espécies que se destacam nesse cenário está *Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poir., conhecida popularmente como jurema-preta, por ser uma espécie pioneira com ampla distribuição e elevada abundância em áreas degradadas (Lima, 1996; Drumond *et al.*, 2002; Santana; Souto, 2006). Essa espécie desempenha papel relevante na estabilização do solo, no aporte de matéria orgânica e na facilitação do estabelecimento de outras plantas, sendo frequentemente associada a processos iniciais de regeneração natural da Caatinga (Leal *et al.*, 2014; Oliveira; Sales, 2015).

Apesar da reconhecida importância ecológica da jurema-preta e de outras espécies nativas do semiárido, ainda existem lacunas significativas no conhecimento sobre os microrganismos associados a essas plantas, especialmente no que se refere ao microbioma radicular. Estudos sobre microbiomas vegetais têm demonstrado que comunidades microbianas associadas às plantas exercem papel fundamental na nutrição, na tolerância a estresses abióticos e na adaptação a ambientes adversos (Mendes *et al.*, 2013; Vandenkoornhuyse *et al.*, 2015). No entanto, a maior parte desse conhecimento é derivada de sistemas agrícolas ou de espécies cultivadas (Hungria; Mendes, 2015).

A compreensão do microbioma de espécies pioneiras, como *M. tenuiflora*, e do potencial funcional de bactérias endofíticas associadas às suas raízes pode fornecer subsídios

importantes para o desenvolvimento de bioinoculantes nativos e estratégias de restauração ecológica alinhadas às condições ambientais do semiárido brasileiro e aos processos naturais de regeneração da Caatinga.

## **2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA**

### **2.1 A desertificação no semiárido brasileiro**

#### ***2.1.1 Terras secas: definição e distribuição global***

As terras secas são definidas como áreas onde a evapotranspiração potencial excede a precipitação anual, resultando em um balanço hídrico negativo (Hanan *et al.*, 2021). Essas áreas ocupam cerca de 40% da superfície terrestre e incluem climas áridos, semiáridos e sub-úmidos secos (UNCCD, 2022). Podem ser caracterizadas pelo valor do índice de Aridez (IA) menor que 0,65 obtido pela razão precipitação/evapotranspiração potencial (P/ETP) (Právālie, 2016; Hanan *et al.*, 2021). Esse valor de taxa reflete áreas mais sensíveis à degradação (Koutroulis, 2019; Hanan *et al.*, 2021), embora abriguem elevada diversidade biológica, sustentem mais de dois bilhões de pessoas e sejam responsáveis por cerca de um terço da produção agrícola mundial (Huang *et al.*, 2016; UNCCD, 2022).

Nas últimas décadas a expansão das terras secas tem sido associada ao agravamento das mudanças climáticas globais, com projeções indicando aumento significativo de sua extensão nas próximas décadas, especialmente em regiões tropicais e subtropicais (Huang *et al.*, 2016; Právālie *et al.*, 2019). Nesse contexto, a Convenção das Nações Unidas no Combate à Desertificação (UNCCD) define a desertificação como o processo de degradação das terras secas causado pelos efeitos das variações do clima e das alterações antrópicas, afetando a capacidade produtiva do solo e o funcionamento dos ecossistemas, assim como os serviços ecossistêmicos (UNCCD, 2022). Em ambientes semiáridos, o aumento da aridez amplifica os efeitos de distúrbios como desmatamento e uso inadequado do solo sobre as comunidades vegetais, acelerando processos de degradação ecológica (Odorico *et al.*, 2013; Maestre *et al.*, 2016).

#### ***2.1.2 O Semiárido Brasileiro e o bioma Caatinga***

No Brasil, as áreas suscetíveis à desertificação (ASD) concentram-se principalmente na região Nordeste, abrangendo predominantemente o Semiárido Brasileiro (SAB) (MMA, 2005). De acordo com a delimitação vigente, o SAB ocupa uma área total de 1.335.298 km<sup>2</sup>, o que corresponde a aproximadamente 15% do território nacional, estendendo-se pelo Nordeste e pelas regiões setentrionais dos estados de Minas Gerais e do Espírito Santo (Santos; Aquino, 2017; Marengo *et al.*, 2020).

O Semiárido Brasileiro caracteriza-se por clima predominantemente árido e semiárido, com chuvas irregulares, elevada evapotranspiração e longos períodos de estiagem (Alvares *et al.*, 2013). O índice de aridez na região varia entre 0,21 e 0,50 (Verheye, 2009), refletindo forte irregularidade espaço-temporal das precipitações. A evapotranspiração média anual pode atingir cerca de 2000 mm, contrastando com precipitações médias em torno de 800 mm, enquanto o período seco pode se estender de sete a nove meses (Silva *et al.*, 2010). Essas condições climáticas, associadas ao relevo e à geologia regional, resultam em solos frequentemente rasos, pedregosos e com afloramentos rochosos, sustentando cobertura vegetal descontínua (CGEE, 2016). Apesar dessas restrições ambientais, o SAB abriga o bioma Caatinga, um sistema ecológico exclusivo do Brasil, resultado de processos evolutivos associados à sazonalidade climática e à limitação hídrica (Leal *et al.*, 2005; Oliveira *et al.*, 2023).

Em escala continental, a Caatinga integra o conjunto das Florestas Tropicais Sazonalmente Secas, ecossistemas reconhecidos por sua elevada vulnerabilidade à degradação antrópica, especialmente sob cenários de intensificação do estresse hídrico do solo (Miles *et al.*, 2006; Chaturvedi *et al.*, 2011). Ademais, a Caatinga ocupa a maior área contínua sob clima tropical semiárido na América do Sul, situando-se entre os biomas Mata Atlântica e Cerrado (Silva *et al.*, 2017; Moro *et al.*, 2016) com fisionomia de vegetação arbóreo-arbustiva predominantemente decídua, composta por múltiplas formas de vida, incluindo terófitos, fanerófitos, chamaefitos, hemicriptófitos e criptófitos, refletindo adaptações funcionais às limitações ambientais impostas pela sazonalidade hídrica e morfológicas como espinhos, microfilia e caules suculentos (Hauff, 2010; Carvalho da Costa *et al.*, 2007).

Embora frequentemente associada a fatores climáticos, a perda de cobertura vegetal na Caatinga e no Semiárido Brasileiro é predominantemente resultado de intervenções antrópicas históricas, incluindo exploração agropecuária extensiva, desmatamento e fragmentação da vegetação nativa (Antongiovanni *et al.*, 2018; Araújo *et al.*, 2023). Esses processos afetam não apenas a vegetação, mas também a biodiversidade do solo, promovendo alterações na composição e na estrutura de comunidades de bactérias, fungos, protistas e invertebrados. A fragmentação da cobertura vegetal aumenta a heterogeneidade espacial dessas comunidades no solo, uma vez que a estrutura da vegetação é determinante para sua distribuição, comprometendo funções ecossistêmicas como a decomposição da matéria orgânica e a ciclagem de nutrientes (Duran; Delgado-Baquerizo, 2020). Estudos realizados na Caatinga indicam reduções expressivas na riqueza microbiana do solo e na abundância de

genes associados ao ciclo do nitrogênio em áreas sob desertificação, evidenciam a sensibilidade do componente edáfico aos processos de degradação (Lacerda-Júnior *et al.*, 2019; Oliveira *et al.*, 2021).

### **2.1.3 Núcleos de desertificação e o caso de Irauçuba-CE**

A sistematização dos estudos sobre as causas e efeitos da desertificação, motivou o estabelecimento de Núcleos de Desertificação no SAB, definidos por meio de metodologias baseadas em bioindicadores, variação de elementos climáticos e condições socioeconômicas (Aquino, 2010 apud Vasconcelos Sobrinho, 1978). Atualmente, o MMA reconhece quatro Núcleos de Desertificação no SAB: Gilbués (PI), Irauçuba (CE), Seridó (RN/PB) e Cabrobó (PE) (Santos; Aquino, 2016). O estado do Ceará destaca-se por possuir todo o seu território suscetível à desertificação, são reconhecidos para o Estado três núcleos de desertificação: I – Irauçuba, no Centro-Norte, II – Inhamuns, III – Médio Jaguaribe, dentre estes, o núcleo de desertificação de Irauçuba se enquadra como o mais crítico (CGEE, 2016). A intensificação do processo de desertificação nessas áreas nos últimos anos gerou ações políticas e científicas com o intuito de mitigar seus efeitos (CGEE, 2016). No âmbito institucional, o combate à desertificação ganhou renovado destaque com o Plano de Ação Brasileiro de Combate à Desertificação e Mitigação dos Efeitos da Seca (PAB-Brasil,) para o período 2025–2045, coordenado pelo Ministério do Meio Ambiente, que constitui o principal instrumento nacional para enfrentar à desertificação e a recuperação de terras degradadas em todos os biomas até 2045 (MMA, 2025). Além disso, a 30ª Conferência das Partes da Convenção-Quadro das Nações Unidas sobre Mudança do Clima (COP 30), realizada em Belém em 2025, incluiu a desertificação entre seus eixos temáticos prioritários, reforçando sua centralidade na agenda ambiental global (UNFCCC, 2025).

### **2.1.4 Estratégias de recuperação: o papel do pousio**

Entre as estratégias de recuperação adotadas em áreas degradadas do SAB, destaca-se o pousio, técnica que consiste em delimitar e isolar áreas degradadas para que não sofram perturbações antrópicas ou pastoreio, permitindo sua recuperação gradativa (Sá *et al.*, 2010; Almeida *et al.*, 2017; Oliveira; Sales, 2015). Nessas áreas, as plantas atuam como agentes diretos da recuperação local. Nesse contexto, *Mimosa tenuiflora* destaca-se como a espécie mais abundante, podendo ser encontrada em áreas com diferentes graus de degradação, desde remanescentes de vegetação nativa até ambientes em avançado estágio de degradação (Silva *et*

*al.*, 2017; Fernandes *et al.*, 2024). Sua dominância em diferentes graus de degradação explica a homogeneidade florística das áreas degradadas de Irauçuba (Oliveira; Sales, 2015). Contrapondo-se à homogeneidade da flora, Oliveira *et al.* (2021) e Pereira *et al.* (2021) constataram em seus estudos que essa homogeneidade não se estende à biodiversidade edáfica. Os resultados dos autores demonstraram que os solos das áreas de pousio se aproximam, em questão de aspectos físico-químicos e diversidade de microrganismos, dos solos de áreas naturais no mesmo núcleo.

## **2.2 Jurema-preta (*Mimosa tenuiflora*) como planta pioneira na recuperação de áreas degradadas na Caatinga**

### **2.2.1 Características e importância ecológica**

*Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poir, é uma espécie vegetal pertencente à família Fabaceae, subfamília Mimosoideae conhecida popularmente no Brasil como jurema-preta, nativa das regiões semiáridas do Nordeste do Brasil, especialmente do bioma Caatinga, podendo ainda ser encontrada em outros países da América Latina, incluindo o México, onde é conhecida como *tepezcohuite*, e em várias outras nações da América Central (Carvalho *et al.*, 2010). Jurema-preta possui porte arbustivo/arbóreo, sua altura pode variar de 3 a 8 metros, seu caule pode ser ereto ou levemente inclinado e comumente ramificado com presença de acúleos esparsos (Carvalho, 2010; Flora do Brasil, 2026). Do ponto de vista econômico, a jurema-preta é explorada para a produção de carvão vegetal, bem como para madeira destinada à construção civil e à fabricação de móveis. Esse uso está relacionado às características do seu caule, que apresenta alta densidade da madeira e elevado poder calorífico, atribuídos ao alto teor de lignina e à presença de líquido pirolenhoso (Dias *et al.*, 2018).

A jurema-preta apresenta diversas características que a qualificam como uma planta pioneira (Lima, 1996; Drumond *et al.*, 2002). Dentre elas podemos citar o crescimento inicial rápido (altura média de 1,5 m no primeiro ano), alta taxa de produção de sementes, com massa de mil sementes variando de 9,17 g a 11,24 g e densidade entre 89.095 e 108.991 sementes/kg, a depender da procedência (Walter; Gabira; Nogueira, 2020; Santos, 2024), sua alta tolerância à seca e a solos com poucos nutrientes devido a relação simbiótica com bactérias diazotróficas e sua resistência ao fogo e à seca que facilita a colonização de áreas frequentemente perturbadas, como aquelas sujeitas à desertificação (Bakke *et al.*, 2007; Sá *et al.*, 2013; Freitas *et al.*, 2014). Estudos fitossociológicos demonstram dominância de *M. tenuiflora* em estágios iniciais de sucessão secundária após degradação por desmatamento ou

pastoreio, com densidade relativa superior a 40% em áreas com até 10 anos de regeneração (Santana; Souto, 2006).

Como espécie pioneira, a jurema-preta contribui para a estabilização do solo, redução da erosão e criação de microambientes favoráveis ao estabelecimento de outras espécies vegetais, desempenhando papel central nos processos de regeneração natural e recuperação de áreas degradadas no semiárido brasileiro, especialmente em núcleos de desertificação no estado do Ceará (Leal *et al.*, 2014; Oliveira; Sales, 2015). As funções ecológicas exercidas por *M. tenuiflora* estão diretamente relacionadas às interações simbióticas estabelecidas entre suas raízes e microrganismos do solo, especialmente bactérias fixadoras de nitrogênio, cuja atuação é determinante para o sucesso da espécie em ambientes edafoclimáticos limitantes (Dolores *et al.*, 2014).

### **2.2.2 Associações simbióticas com bactérias fixadoras de nitrogênio**

A família Fabaceae, à qual a *Mimosa tenuiflora* pertence é amplamente reconhecida pela capacidade de estabelecer associações simbióticas com bactérias fixadoras de nitrogênio atmosférico, constituindo um dos sistemas mutualísticos mais estudados em ecologia e microbiologia do solo (Long, 1986; Liu *et al.*, 2018). No gênero *Mimosa L.*, essa simbiose envolve principalmente bactérias dos gêneros *Bradyrhizobium*, *Rhizobium*, *Paraburkholderia* e *Cupriavidus*, com variações na especificidade planta-bactéria (Bontemps *et al.*, 2010; Gyaneshwar *et al.*, 2011; Pires *et al.*, 2018).

Para *M. tenuiflora*, estudos demonstram o predomínio de estirpes pertencentes aos gêneros *Paraburkholderia* ( $\beta$ -rizóbios) e *Rhizobium* ( $\alpha$ -rizóbios) na formação de nódulos radiculares. Dias *et al.* (2021), isolaram e caracterizaram estirpes nativas associadas a nódulos dessa espécie em solos da Caatinga, identificaram genes simbióticos (*nodC* e *nifH*) em 22 estirpes, das quais 20 agruparam-se em *Paraburkholderia* e duas em *Rhizobium*. Essas bactérias são responsáveis pela conversão do nitrogênio atmosférico em amônia, tornando-o assimilável pelas plantas e desempenhando papel fundamental na manutenção do crescimento vegetal em solos com baixa disponibilidade de nutrientes, característica comum em áreas degradadas do semiárido brasileiro (Liu *et al.*, 2018; Carvalho, 2010). A capacidade da jurema-preta de enriquecer o solo com nitrogênio, junto com sua resistência a condições ambientais extremas, a torna uma ferramenta valiosa para programas de recuperação de áreas degradadas no SAB.

## 2.3 O microbioma e as bactérias promotoras do crescimento de plantas em terras secas

### 2.3.1 Conceitos e compartimentalização

O conceito de microbioma foi inicialmente utilizado para se referir às comunidades microbianas presentes no corpo humano (Turnbaugh *et al.*, 2007). Atualmente, o conceito é amplamente utilizado para descrever as coleções de microrganismos e seus genomas associados a diferentes organismos hospedeiros (Boon *et al.*, 2014). O microbioma compreende a microbiota, que é a comunidade de microrganismos que inclui bactérias, arqueas, vírus, fungos e protozoários, além do "teatro de atividade", que inclui os elementos estruturais, metabólitos, condições ambientais que a microbiota está inserida e as suas interações funcionais e ecológicas (Berg *et al.*, 2020).

No contexto das interações planta–microrganismo, o microbioma vegetal compreende todos os microrganismos associados às plantas, distribuídos em diferentes compartimentos, como a rizosfera, filosfera, espermosfera, carpósfera e a endosfera, os quais abrigam comunidades microbianas estrutural e funcionalmente distintas (Vandenkoornhuys *et al.*, 2015). Esses microrganismos ocupam nichos ecológicos especializados, desempenhando funções específicas e estabelecendo interações dinâmicas entre si, com o hospedeiro vegetal e com o ambiente, influenciando diretamente processos fisiológicos da planta, a ciclagem de nutrientes e a resposta a estresses bióticos e abióticos (Mendes *et al.*, 2013; Cardoso; Andreote, 2016).

A classificação das bactérias associadas às plantas baseia-se principalmente em critérios espaciais e funcionais. De acordo com Haroim *et al.* (2015), bactérias associadas englobam todos os microrganismos detectados na superfície dos tecidos vegetais, na rizosfera ou no interior da planta (endosfera), estabelecendo relações que podem variar desde mutualísticas e comensais até patogênicas, não estando, obrigatoriamente, associadas ao seu metabolismo, mas o influenciando diretamente (Trivedi *et al.*, 2020). Dentro desses grupos, destacam-se as bactérias endofíticas, que constituem um grupo específico habitando o interior dos tecidos vegetais durante pelo menos parte de seu ciclo de vida, sem causar danos aparentes ao hospedeiro (Wilson, 1995). Avanços recentes propõem ainda a subdivisão dos endofíticos em microrganismos “competentes”, capazes de colonização ativa mediada por mecanismos moleculares específicos, e “passivos”, cuja entrada ocorre por ferimentos ou aberturas naturais da planta (Trivedi *et al.*, 2020).

A rizosfera foi originalmente definida por Hiltner (1904) como "a zona do solo influenciada pelas raízes e suas secreções". Atualmente, Mendes *et al.* (2013) definiram a

rizosfera como o local onde ocorre intensa liberação de moléculas como açúcares, ácidos orgânicos e aminoácidos, os denominados exsudatos, que enriquecem nutricionalmente o solo adjacente (Mendes *et al.*, 2013; Philippot *et al.*, 2013). Esse aporte de nutrientes cria um ambiente propício para o crescimento de microrganismos benéficos, incluindo agentes de biocontrole capazes de suprimir patógenos vegetais, além de alterar as propriedades físico-químicas e biológicas do solo em relação à zona não-rizosférica (Philippot *et al.*, 2013). Contudo, a rizosfera também abriga microrganismos patogênicos, evidenciando a natureza ambivalente e complexa das interações entre a microbiota e a planta hospedeira. Um importante fator associado a isso é que a porção mais significativa das bactérias presentes na rizosfera são aquelas que interagem benéficamente com as plantas. Isso se dá porque a liberação de exsudatos radiculares, apesar de promover um grande enriquecimento microbiano dessa região, é um processo moldado pela seleção natural para favorecer o recrutamento preferencial de microrganismos benéficos, suprimindo ou limitando a colonização por patógenos (Ali *et al.*, 2017; Trivedi *et al.*, 2020). A rizosfera funciona como o primeiro nível de seleção ecológica na montagem do microbioma radicular, onde fatores abióticos do solo interagem com sinais químicos da planta, modulando a composição microbiana (Bulgarelli *et al.*, 2013). Entretanto, diferentemente da rizosfera, a endosfera radicular representa um ambiente mais restritivo, cuja colonização exige a superação de barreiras físicas e respostas imunes do hospedeiro (Trivedi *et al.*, 2020). Estudos demonstram que a endosfera apresenta menor riqueza taxonômica e maior especificidade em comparação à rizosfera, refletindo um processo adicional de filtragem biológica exercido pela planta (Bulgarelli *et al.*, 2013; Hardoim *et al.*, 2015). Esse compartimento tende a ser mais estável ao longo do tempo, especialmente sob condições ambientais adversas, como estresse hídrico.

A montagem do microbioma radicular é amplamente reconhecida como um processo de filtragem hierárquica. Bulgarelli *et al.* (2013) demonstraram que a comunidade microbiana associada às raízes resulta de uma seleção progressiva que se inicia no *bulk soil*, passa pela rizosfera e culmina na endosfera. Cada transição representa um novo nível de restrição ecológica, reduzindo gradualmente a diversidade e aumentando a especificidade da comunidade. Nesse modelo, o solo atua como reservatório inicial de diversidade; a rizosfera funciona como zona de enriquecimento metabólico; e a endosfera constitui o compartimento mais seletivo e biologicamente filtrado (Bulgarelli *et al.*, 2013; Vandenkoornhuyse *et al.*, 2015).

### 2.3.2 Microbioma em terras secas e lacunas de conhecimento

O microbioma de terras secas é altamente adaptado às condições extremas que essas áreas apresentam, possuindo uma alta diversidade microbiana, apesar das condições ambientais adversas (Fierer *et al.*, 2012). Em comparação com plantas e animais, relativamente pouco se sabe sobre os mecanismos específicos para a sobrevivência e adaptação microbiana em ecossistemas em processo de desertificação, principalmente os endofíticos. Entretanto, em comparação com microrganismos de solos não áridos, as Bactérias Promotoras do Crescimento de Plantas (BPCP do inglês *Plant Growth-Promoting Bacteria*) de terras secas são evolutivamente mais bem adaptadas às condições de aridez extremas, como calor, escassez de água e alta salinidade, por meio da expressão de genes de resposta ao estresse, o que lhes permite promover o crescimento das plantas e aumentar a fertilidade do solo (Paul; Lade, 2014; Makhalanyane *et al.*, 2015; Bokhari *et al.*, 2019). A resistência desses microrganismos à dessecação, temperaturas extremas e baixos níveis de nutrientes é fundamental para a sustentabilidade desses ecossistemas. Estudos recentes têm destacado a resiliência e a capacidade adaptativa dessas comunidades microbianas, que desempenham funções essenciais na ciclagem de nutrientes, formação do solo e suporte à vegetação (Maestre *et al.*, 2021; Coleine *et al.*, 2024). Apesar dos avanços recentes, ainda existem lacunas significativas no conhecimento sobre a diversidade, composição e funcionalidade das comunidades de BPCP em terras secas, especialmente no semiárido brasileiro. A identificação e caracterização dessas bactérias, sobretudo nos compartimentos da rizosfera e da endosfera radicular de plantas nativas, representam uma abordagem promissora para compreender os mecanismos biológicos que sustentam a resiliência vegetal e para subsidiar estratégias de recuperação de áreas degradadas e mitigação dos efeitos da desertificação.

A identificação de BPCPs adaptadas a condições de seca pode oferecer soluções inovadoras para a recuperação de áreas degradadas, enriquecendo o solo com nutrientes essenciais e promovendo o crescimento de plantas nativas. Isso não apenas melhoraria a sustentabilidade ambiental, mas também beneficiaria a agricultura local e a segurança alimentar em regiões semiáridas (Glick, 2012; Pereira *et al.*, 2021). Apesar de sua importância ecológica, ainda são escassos os estudos que caracterizam o microbioma rizosférico e endofítico de espécies nativas dominantes da Caatinga, como *Mimosa tenuiflora*, especialmente em áreas sob processo avançado de desertificação. Portanto, investir em pesquisas sobre o microbioma de terras secas e de BPCPs é fundamental para desenvolver estratégias eficazes de mitigação e adaptação às mudanças climáticas e à desertificação.

### **2.3.3 Bactérias promotoras do crescimento de plantas (BPCP)**

Dentre os microrganismos endofíticos, as BPCP são de especial interesse econômico e ecológico. Essas bactérias possuem características essenciais que beneficiam as plantas e induzem incrementos significativos em parâmetros de crescimento (biomassa, altura, área foliar) ou tolerância a estresses sob condições controladas (Glick, 2012). Por meio de mecanismos como a fixação biológica de nitrogênio, a solubilização de fosfatos, produção de sideróforos, a produção de fitormônios (e.g. auxinas e giberelinas) e a produção de compostos antifúngicos que ajudam na proteção contra patógenos (Méndez-Santiago *et al.*, 2021; Kulkova *et al.*, 2024). Além disso, as BPCP podem induzir resistência sistêmica nas plantas, tornando-as mais resistentes a estresses bióticos e abióticos (Glick, 2012; Bashan *et al.*, 2014). A confirmação do status de BPCP requer demonstração experimental em condições controladas. Glick (2012) estabelece critérios mínimos: (i) incremento  $\geq 15\%$  em parâmetro de crescimento (biomassa, comprimento radicular) comparado ao controle não-inoculado em bioensaios axênicos ou em substrato estéril; (ii) colonização confirmada da planta inoculada (re-isolamento ou detecção molecular); (iii) identificação de pelo menos um mecanismo de promoção através de ensaios funcionais (redução de etileno por ACC deaminase, solubilização de fosfato em meio Pikovskaya, e produção de auxina quantificada por colorimetria).

### **2.3.4 Bioinoculantes**

Os bioinoculantes são formulações que contêm microrganismos vivos, como fungos e BPCP, aplicados diretamente no solo, nas sementes ou em superfícies vegetais. Esses microrganismos colonizam a rizosfera ou o interior da planta. A partir dessa colonização, promovem o crescimento vegetal por meio do aumento da disponibilidade de nutrientes primários ao hospedeiro e contribuem para a melhoria da saúde do solo (Vessey, 2003; Santos; Nogueira; Hungria, 2019). Esses produtos podem ser formulados por uma única espécie de microrganismo ou por consórcios microbianos. Em geral, são imobilizados em substâncias biodegradáveis que facilitam sua aplicação e sobrevivência no ambiente. Quando aplicados no solo, melhoram sua fertilidade e produtividade, proporcionando benefícios às plantas, como o aumento da disponibilidade de nutrientes e a proteção contra patógenos (Schoebitz; López; Roldán, 2013; Basu *et al.*, 2021).

Os bioinoculantes vêm recebendo crescente atenção no cenário agrícola como alternativas sustentáveis aos fertilizantes químicos convencionais. Estudos recentes destacam o uso de diferentes tipos de bioinoculantes, como aqueles compostos por bactérias

diazotróficas, micorrizas arbusculares e consórcios microbianos, que têm mostrado eficácia em aumentar a produtividade agrícola e melhorar a saúde do solo (Chaudhary *et al.*, 2023). No cenário mundial os bioinoculantes têm sido utilizados com sucesso em diversas regiões. Entretanto, é notório que comparado a outros países como Argentina, Canadá, África do Sul, Índia, Austrália, Filipinas e Estados Unidos, os investimentos do Brasil no uso de bioinoculantes para suprir a demanda de nutrientes como fósforo e nitrogênio ainda são incipientes e restritos a poucas culturas de interesse agrônomo, como a soja e milho (Hungria; Mendes, 2015). Portanto, existem lacunas a serem preenchidas no campo de bioinoculantes, especialmente para aumentar a tolerância das plantas do semiárido ao agravamento dos estresses ambientais e restauração dos solos. Apesar de sua importância ecológica, ainda são escassos os estudos que caracterizam o microbioma rizosférico e endofítico de espécies nativas dominantes da Caatinga, como *Mimosa tenuiflora*, especialmente em áreas sob processo avançado de desertificação.

### 3 JUSTIFICATIVA

O relatório do Painel Intergovernamental sobre Mudança do Clima (IPCC, 2023) mais recente identificou o semiárido brasileiro como uma das regiões onde mudanças climáticas podem agravar significativamente a desertificação, comprometendo serviços ecossistêmicos essenciais. Embora o pousio tenha demonstrado eficácia na recuperação de áreas degradadas (Almeida *et al.*, 2017; Oliveira *et al.*, 2021; Pereira *et al.*, 2021), esse processo é reconhecidamente lento (Zhao *et al.*, 2005; Pereira *et al.*, 2021), demandando estratégias complementares que acelerem a restauração ecológica.

As BPCP de terras secas são evolutivamente adaptadas a condições extremas de aridez, calor e escassez de água, explorando genes de resposta ao estresse para promover crescimento vegetal de forma mais eficiente que microrganismos de solos não áridos (Paul; Lade, 2014; Makhalanyane *et al.*, 2015; Bokhari *et al.*, 2019). Em áreas semiáridas, sua aplicação como bioinoculantes pode melhorar a estrutura do solo, aumentar retenção de água e incrementar tolerância das plantas a estresses abióticos (Bashan *et al.*, 2014). Plantas pioneiras de núcleos de desertificação, como *Mimosa tenuiflora*, representam nichos ideais para isolamento dessas bactérias (Marasco *et al.*, 2012; Cherif *et al.*, 2015; Pereira *et al.*, 2021, Andrade, 2024).

Entretanto, o uso de bioinoculantes no Brasil permanece restrito a culturas agrônomicas como soja e milho, sendo incipiente comparado a outros países (Hungria; Mendes, 2015). Adicionalmente, pouco se sabe sobre microrganismos endofíticos em ecossistemas sob desertificação (Maestre *et al.*, 2021; Coleine *et al.*, 2024). A caracterização do microbioma endofítico radicular de *M. tenuiflora* pode revelar BPCPs adaptadas às condições de desertificação, fornecendo subsídios para desenvolvimento de bioinoculantes regionalmente adaptados e tecnologias de restauração ecológica da Caatinga.

## 4 HIPÓTESES

4.1. As diferenças na diversidade e estrutura do microbioma entre a rizosfera e a endosfera radicular de *Mimosa tenuiflora* refletem processos de seleção microbiana mediados pela planta.

4.2. Bactérias endofíticas de *M. tenuiflora* com potencial de promoção do crescimento vegetal favorecem o desenvolvimento inicial de plântulas, indicando potencial aplicação em estratégias de recuperação de áreas degradadas da Caatinga.

## 5 OBJETIVO GERAL

Caracterizar o microbioma associado ao sistema radicular de *Mimosa tenuiflora* em área suscetível à desertificação (ASD) da Caatinga e avaliar o impacto de bactérias endofíticas no desenvolvimento inicial de plântulas, como base para estratégias de recuperação de áreas degradadas.

### 5.1 Objetivos específicos

1. Caracterizar a diversidade, composição e estrutura do microbioma associado a *M. tenuiflora* em uma ASD, considerando os compartimentos da rizosfera e endosfera radicular.
2. Comparar o microbioma da rizosfera e da endosfera radicular de *M. tenuiflora*, identificando padrões de seleção sugeridos pela planta nas condições ambientais de uma ASD.
3. Testar a inoculação de bactérias endofíticas de *M. tenuiflora* selecionadas pelo potencial de promoção do crescimento de plantas sobre o desenvolvimento inicial de plântulas em condições controladas.

## 6 METODOLOGIA

### 6.1 Área experimental

A área de estudo encontra-se no município de Irauçuba, localizado na região Norte do estado do Ceará, Nordeste do Brasil. O município integra um dos núcleos de desertificação do semiárido brasileiro (CGEE, 2016), caracterizado por elevada vulnerabilidade ambiental associada às condições climáticas adversas e ao histórico de uso intensivo e inadequado do solo (Oliveira; Sales, 2015).

Conforme a classificação climática de Köppen, o clima da região é do tipo BShw (Clima semiárido quente do tipo estepe, com estação seca no inverno). Segundo dados da Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos (FUNCEME), a região apresenta temperaturas elevadas ao longo do ano, com regime pluviométrico irregular e concentrado em poucos meses. A precipitação média anual varia entre 600 e 800 mm (IPECE, 2024; FUNCEME 2020).

De acordo com Coutinho *et al.* (2006), o município de Irauçuba encontra-se inserida no bioma Caatinga, e conforme Moro *et al.* (2015) a vegetação predominante na área de estudo é classificada como Caatinga do Cristalino, determinada pelas condições climáticas, unidades geomorfológicas e pela composição florística e fitossociológica característica da região. O território de Irauçuba é coberto por um disclímax vegetal, caracterizado pela predominância de *Croton sonderianus* (marmeleiro) em áreas com melhores condições edáficas e de *Mimosa tenuiflora* (jurema-preta) em ambientes com maiores restrições físicas e nutricionais do solo (Oliveira; Sales, 2015). Dentre as espécies dominantes na região também destacam-se *Cenostigma pyramidale* (Caatingueira), *Cordia oncocalyx* (pau-branco), *Commiphora leptophloeos* (imburana), *Sarcomphalus joazeiro* (juazeiro), *Aspidosperma pyrifolium* (pereiro), entre outras espécies típicas desse tipo vegetacional.

Dessa forma, a escolha da área experimental justifica-se por representar um ambiente extremo do semiárido cearense, onde a interação entre plantas nativas adaptadas e suas comunidades microbianas associadas pode fornecer subsídios importantes para a compreensão dos processos ecológicos e para o desenvolvimento de estratégias de recuperação de áreas degradadas.

## 6.2 Material vegetal e delineamento amostral

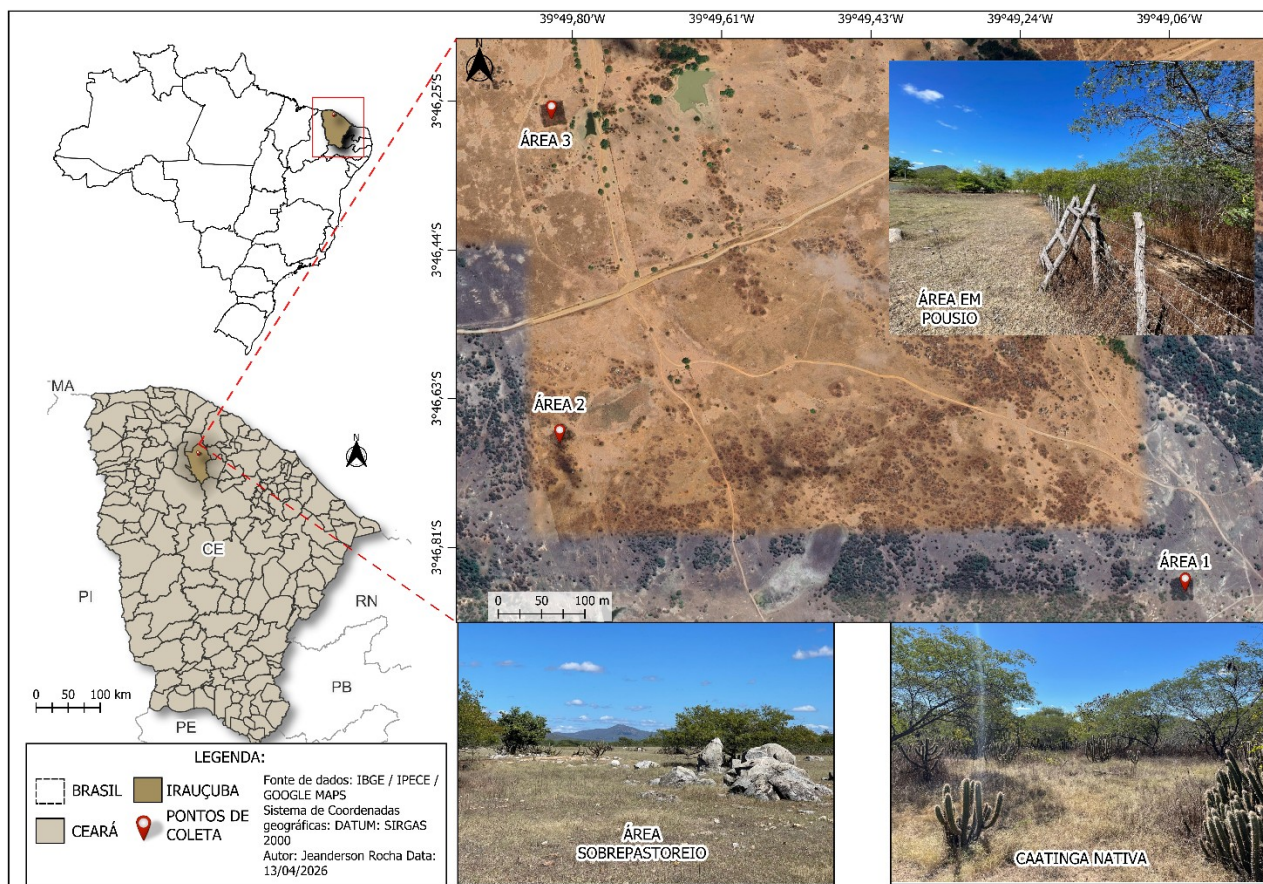
O material vegetal utilizado neste estudo consistiu em rizosfera e endosfera radicular de indivíduos adultos de *M. tenuiflora* (Willd.) Poir. A escolha de *M. tenuiflora* fundamentou-se em sua elevada relevância ecológica em áreas suscetíveis à desertificação, bem como em seu papel funcional na manutenção da cobertura vegetal e na melhoria das condições edáficas em ecossistemas semiáridos. Trata-se de uma espécie lenhosa pioneira, amplamente associada a ambientes degradados e a estágios iniciais de sucessão ecológica na Caatinga, sendo reconhecida por sua alta capacidade de colonização, resistência ao déficit hídrico e adaptação a solos rasos e de baixa fertilidade (Maia, 2012; Moro *et al.*, 2015; Oliveira; Sales, 2015). Além disso, *M. tenuiflora* pertence à família Fabaceae, grupo botânico amplamente conhecido por estabelecer relações simbióticas com bactérias fixadoras de nitrogênio (Liu *et al.*, 2018). Esse atributo confere à espécie um papel estratégico na recuperação da fertilidade do solo e na facilitação do estabelecimento de outras espécies vegetais em ambientes degradados.

No contexto da área de estudo, *M. tenuiflora* destaca-se como a espécie arbórea mais abundante, sendo a única espécie presente de forma consistente no núcleo de desertificação de Irauçuba, Ceará. Este núcleo apresenta três cenários distintos de uso e conservação do solo: (a) área de vegetação nativa, caracterizada por Caatinga secundária composta por espécies típicas do bioma; (b) área anteriormente submetida à sobrepastagem e atualmente em processo de recuperação natural; e (c) área em avançado estágio de degradação, com histórico prolongado de sobrepastejo e ausência de práticas de conservação do solo (Figura 1). As áreas em processo de recuperação natural (50 m × 50 m) foram estabelecidas no ano 2000 por meio de isolamento físico com cercas para exclusão de animais. Esse manejo favoreceu a regeneração natural da vegetação e a melhoria gradual da qualidade do solo, conforme descrito por Oliveira *et al.* (2021) e Pereira *et al.* (2021).

O delineamento amostral do presente estudo foi estruturado com base na comparação entre dois compartimentos microbianos associados ao sistema radicular de *Mimosa tenuiflora*: rizosfera e endosfera. As coletas foram realizadas em três cenários distintos de uso do solo (caatinga nativa, área em pousio e área sob sobrepastoreio). Entretanto, considerando que o objetivo principal do estudo foi caracterizar diferenças entre compartimentos microbianos, as amostras provenientes dos diferentes cenários foram agrupadas, resultando em um *pool* representativo para rizosfera e outro para endosfera radicular. Essa estratégia metodológica, frequentemente adotada em estudos exploratórios de

microbioma, permite reduzir a influência da variabilidade espacial e enfatizar a comparação entre nichos microbianos associados à planta hospedeira (Hardoim *et al.*, 2015; Edwards *et al.*, 2015).

Figura 1 - Localização da área de estudo no município de Irauçuba, Ceará, com indicação dos três cenários ambientais.



Fonte: O autor, 2026.

### 6.3 Coleta e processamento das amostras

Foram coletadas amostras de raízes finas (diâmetro  $\leq 2$  mm), superficiais e metabolicamente ativas de indivíduos de *M. tenuiflora* nos três cenários. A escolha por raízes finas se justifica pela maior densidade e diversidade de microrganismos endofíticos nesse tipo de tecido em comparação com raízes de maior diâmetro (Luo *et al.*, 2021; McCormack *et al.*, 2015), sendo esse critério amplamente adotado em estudos de microbioma radicular (Simmons *et al.*, 2018). As amostras foram destinadas à caracterização do microbioma da endosfera radicular e da rizosfera, totalizando dez unidades amostrais individuais distribuídas da seguinte forma: para a rizosfera, uma amostra por cenário (caatinga nativa, área em pousio e área sob superpasteoreio), totalizando três amostras; para a endosfera radicular, foram coletadas duas

amostras na caatinga nativa, três na área em pousio e duas na área sob sobrepastoreio, totalizando sete amostras, utilizadas nas análises metagenômicas

Adicionalmente, foram coletados frutos de *M. tenuiflora* destinados à obtenção de sementes utilizadas nos ensaios *in vitro* de promoção do crescimento vegetal (Figura 2). Para isso, foram selecionados frutos maduros, sem perfurações, sinais de predação ou indícios visíveis de contaminação, com o objetivo de garantir a obtenção de sementes fisiologicamente viáveis. As amostras foram obtidas a partir de plantas consideradas visualmente saudáveis, sem sintomas evidentes de doenças ou danos severos, a fim de minimizar vieses associados a condições fisiológicas extremas. Após a coleta, as amostras foram acondicionadas em sacos estéreis e mantidas sob refrigeração até o processamento laboratorial. No laboratório, o material foi separado em dois compartimentos distintos: rizosfera e endosfera radicular.

Figura 2 - Etapas de coleta de frutos e raízes de *Mimosa tenuiflora* em Irauçuba, Ceará.



Fonte: O autor, 2026.

Legenda: **A:** Coleta manual de frutos maduros diretamente da copa de indivíduos de *Mimosa tenuiflora*, **B.** Coleta de raízes superficiais de *M. tenuiflora* junto à base do caule.

A rizosfera foi obtida por separação física do solo firmemente aderido às raízes. Para sua obtenção, as raízes coletadas foram suavemente agitadas para a remoção do excesso de solo, permanecendo apenas o solo intimamente aderido à superfície radicular. Esse solo aderido foi cuidadosamente removido com auxílio de espátula estéril e transferido para microtubos devidamente identificados.

As raízes foram inicialmente submetidas à remoção do solo aderido por lavagem em água corrente, seguida de secagem em papel filtro estéril. Posteriormente, foi realizado um processo de sanitização superficial, adaptado do protocolo descrito por Araújo *et al.* (2021), com o objetivo de remover microrganismos epifíticos e garantir a análise exclusiva da comunidade endofítica. O procedimento consistiu na submersão das raízes em etanol 70% por dois minutos (Figura 3-A), seguida de imersão em solução estéril de hipoclorito de sódio a 0,25% por dois minutos, e sucessivas lavagens em água destilada estéril (cinco vezes).

Na última lavagem com água destilada estéril, uma alíquota de 100  $\mu$ L do sobrenadante foi pipetada em placas contendo meio TSA (Tryptic Soy Agar) e incubada a 30 °C por três dias, como controle de esterilidade superficial, a fim de confirmar a eficiência do processo de desinfecção. Em seguida, as raízes foram dispostas em placas de Petri estéreis e submetidas à secagem em estufa a 60 °C por 10 minutos. Posteriormente, as amostras foram expostas à radiação ultravioleta por 15 minutos em cabine de segurança biológica, como etapa adicional de assepsia superficial. Após a esterilização superficial, uma fração do material radicular foi destinada às análises do microbioma endofítico. Essas raízes foram transferidas para gral (almofariz) previamente esterilizado, fragmentadas com auxílio de tesoura estéril e maceradas com nitrogênio líquido, utilizando pistilo estéril (Figura 3-C). O material macerado foi então transferido para microtubos de 2 mL devidamente identificados e armazenados para as análises metagenômicas subsequentes.

Figura 3 - Etapas do preparo de amostras radiculares de *Mimosa tenuiflora* para análise do microbioma.



Fonte: O autor, 2026. Legenda: A: Submersão das raízes em etanol 70%; B: Secagem das raízes após a esterilização superficial; C: Etapa de maceração com nitrogênio líquido; D: Raízes maceradas.

## 6.4 Análise do microbioma bacteriano associado à endosfera radicular e rizosfera de *M. tenuiflora*

### 6.4.1 Extração de DNA, amplificação e sequenciamento

O DNA genômico das amostras de rizosfera foi extraído utilizando o kit comercial DNeasy® PowerSoil® Pro Kit (QIAGEN Group, USA), seguindo rigorosamente as instruções do fabricante, de modo a garantir a obtenção de DNA de alta qualidade. Para as amostras de endosfera radicular, optou-se pelo método CTAB 2% (brometo de cetiltrimetilamônio) descrito por Doyle e Doyle (1990), com adaptações, uma vez que esse método apresenta maior eficiência na recuperação e pureza do DNA a partir de tecido vegetal rico em compostos secundários (Porebski *et al.*, 1997). Para cada amostra, 250 mg de tecido radicular previamente macerado em nitrogênio líquido foram transferidos para microtubos e adicionados 600 µL de

tampão de extração CTAB 2% (CTAB 2%; NaCl 1,4 M; EDTA 20 mM; Tris-HCl 100 mM; pH 8,0), previamente aquecido a 60 °C em banho-maria. Após homogeneização, as amostras foram incubadas a 60 °C overnight em termomixer, sem agitação. Após 13 horas de incubação foram adicionados 600 µL de clorofórmio-álcool isoamílico (24:1), seguido de homogeneização e centrifugação a 12.000 rpm por 20 minutos. A fase aquosa superior foi transferida para novos microtubos, aos quais foram adicionados 2/3 do volume coletado de isopropanol 100% para a precipitação do DNA. Após centrifugação a 12.000 rpm por 10 minutos, o sobrenadante gerado foi descartado e o precipitado foi lavado com 500 µL de etanol 70% gelado. As amostras foram novamente centrifugadas a 12.000 rpm por 5 minutos, e o sobrenadante descartado. Após completa evaporação do etanol residual, o DNA foi ressuscitado em 30 µL de tampão Tris-HCl (10 mM, pH 8,0). A qualidade e concentração do DNA extraído foram avaliadas por espectrofotometria utilizando o equipamento Nanodrop ND100 (Nanodrop, Wilmington, DE, EUA).

O DNA genômico obtido das amostras de rizosfera e endosfera radicular foi utilizado para a amplificação da região V4 do gene 16S rRNA por meio da reação em cadeia da polimerase (PCR), empregando os *primers* universais 515F-Y e 806R, conforme descrito por Parada *et al.* (2016) e Caporaso *et al.* (2011). As reações foram conduzidas em um volume final de 30 µL, contendo 2,0 µL de DNA (5 ng/µL), 0,60 µL de cada iniciador (10 µM), 15,0 µL de 2X KAPA HiFi Ready Start Mix e 11,8 µL de água ultrapura livre de nucleases (Promega, Madison, WI, EUA). O programa de amplificação consistiu em uma desnaturação inicial a 95 °C por 3 min, seguida de 25 ciclos de 95 °C por 30 s, 55 °C por 30 s e 72 °C por 30 s, com extensão final a 72 °C por 5 min. Os produtos amplificados foram verificados em gel de agarose a 2% (p/v) e purificados utilizando Ampure XP beads (Beckman Coulter, Inc., Brea, CA, EUA). Posteriormente, os *amplicons* foram submetidos a uma segunda PCR para inserção dos adaptadores necessários ao sequenciamento Illumina, utilizando o kit Nextera XT Index (Illumina, San Diego, CA, EUA), seguida de nova purificação com Ampure XP beads. A concentração das bibliotecas foi determinada por meio do fluorímetro Qubit® 2.0 (Invitrogen, Carlsbad, CA, EUA) e normalizada conforme protocolo da Illumina. As bibliotecas equimolares foram reunidas em um pool a 2 nM, cujo tamanho médio dos fragmentos foi verificado com o kit D1000 (Agilent, EUA) no equipamento TapeStation 4150 (Agilent, EUA). O *pool* final foi diluído para 600 pmol e misturado com 30% de biblioteca genômica de bacteriófago (PhiX), utilizada como controle interno de qualidade do sequenciamento sendo posteriormente sequenciado na plataforma Illumina NextSeq 1000, na

Central de Genômica e Bioinformática (CeGenBio), do Núcleo de Pesquisa e Desenvolvimento de Medicamentos (NPDM), Universidade Federal do Ceará.

#### **6.4.2 Processamento bioinformático e inferência de ASVs**

As sequências brutas obtidas do sequenciamento foram inicialmente submetidas à remoção de primers e adaptadores utilizando o software Cutadapt (v. 4.4; Martin, 2011), em modo paired-end, exigindo a detecção simultânea dos iniciadores *forward* e *reverse* em ambas as extremidades dos fragmentos. Apenas leituras contendo os primers completos foram mantidas, sendo descartadas aquelas não aparadas (*--discard-untrimmed*).

Após essa etapa, foram retidas apenas leituras com comprimento mínimo de 100 pares de bases. As sequências aprovadas foram submetidas à filtragem de qualidade utilizando o software fastp (v. 0.23.4; Chen *et al.*, 2018). Os critérios adotados incluíram a retenção de bases com qualidade mínima Phred  $\geq 20$ , o descarte de leituras contendo bases ambíguas (N), a remoção de fragmentos com comprimento inferior a 20 pares de bases. A filtragem foi aplicada de forma pareada, preservando a correspondência entre as leituras *forward* e *reverse*.

O processamento das sequências foi realizado no ambiente R (v. 4.5.2), utilizando o pipeline DADA2 (Callahan *et al.*, 2016) para a inferência de *Amplicon Sequence Variants* (ASVs). O modelo de erro foi ajustado considerando um máximo de dois erros esperados por leitura (*maxEE* = 2). As leituras *paired-end* foram mescladas exigindo um mínimo de sete pares de bases de sobreposição, sem permitir discordâncias entre as sequências *forward* e *reverse*. A atribuição taxonômica das ASVs foi realizada com base no banco de dados SILVA versão 138.2 (Quast *et al.*, 2013), permitindo a classificação até o nível de gênero quando suportado pela resolução do marcador. Para reduzir o ruído associado a sequências raras, ASVs representadas por apenas uma leitura (*singletons*) foram removidas. Adicionalmente, sequências atribuídas a mitocôndrias e cloroplastos foram excluídas, sendo mantidos exclusivamente táxons pertencentes ao domínio Bacteria para as análises subsequentes.

As matrizes finais de ASVs e a atribuição taxonômica obtidas a partir desse processamento foram utilizadas nas análises de diversidade e diferenciação taxonômica do microbioma bacteriano associado a endosfera radicular e à rizosfera. Todas as análises foram realizadas no ambiente R, utilizando pacotes específicos para ecologia e visualização de dados.

### 6.4.3 Análise estatística dos dados do microbioma

A diversidade alfa das comunidades bacterianas foi avaliada por meio de métricas que contemplam riqueza e equitabilidade, incluindo riqueza observada (Observed ASVs), riqueza estimada (Chao1), índice de Shannon e índice de 1/Simpson.

Para padronização do esforço amostral e controle de diferenças na profundidade de sequenciamento entre amostras, as bibliotecas foram rarefeitas para 60.000 leituras por amostra, valor correspondente ao número de leituras da amostra com menor profundidade de sequenciamento, garantindo que nenhuma amostra fosse excluída do conjunto de dados após a rarefação, permitindo comparações consistentes entre compartimentos radiculares. As métricas de diversidade foram calculadas utilizando o pacote *phyloseq* (McMurdie; Holmes, 2013) no ambiente R. Antes da realização das análises comparativas, os dados foram submetidos ao teste de normalidade de *Shapiro–Wilk* e ao teste de homogeneidade de variâncias. Atendidos os pressupostos de normalidade e homocedasticidade, as diferenças entre compartimentos foram avaliadas por meio do teste t de *Student*, adotando nível de significância de 5% ( $\alpha = 0,05$ ).

A diversidade beta foi investigada com base em matrizes de distância Weighted UniFrac, que incorporam informações filogenéticas e abundância relativa dos táxons. A partir dessas matrizes de distância, a estrutura das comunidades microbianas foi explorada por meio de análise de ordenação por coordenadas principais (PCoA). As diferenças na composição microbiana entre os grupos foram testadas estatisticamente por meio da *Permutational Multivariate Analysis of Variance* (PERMANOVA), utilizando a função *adonis2* do pacote *vegan* (Oksanen *et al.*, 2022), com 999 permutações, esse método avalia diferenças globais entre os centroides dos grupos no espaço multivariado (Anderson, 2001) e complementadas pelo *Analysis of Similarities* (ANOSIM, 999 permutações), que compara a dissimilaridade média intra e intergrupos, fornecendo o coeficiente R como medida do grau de separação entre os grupos, variando de 0 (sem separação) a 1 (separação total). Os valores de significância e de efeito ( $R^2$  para PERMANOVA e R para ANOSIM) foram apresentados conjuntamente aos gráficos de ordenação.

A composição taxonômica das comunidades bacterianas foi avaliada por meio de gráficos de barras de abundância relativa nos níveis de filo e gênero. Para facilitar a interpretação dos padrões dominantes, os táxons com abundância relativa inferior a um limiar previamente definido foram agrupados na categoria “Outros”, sendo o valor do limiar ajustado conforme o nível taxonômico analisado (1% para filos e 5% para gêneros). Dessa forma, apenas os grupos mais representativos foram exibidos individualmente, enquanto os de menor

abundância foram consolidados em uma única categoria. Para a construção dos gráficos em *pool* por compartimento, foi calculada a média da abundância relativa de cada táxon considerando todas as amostras pertencentes ao mesmo compartimento (rizosfera ou endosfera radicular). Esse procedimento teve como objetivo identificar os principais táxons característicos de cada compartimento, de acordo com o nível taxonômico analisado. A utilização da média evita que táxons muito abundantes em uma única amostra, mas pouco representativos nas demais, apareçam com barras desproporcionalmente grandes no gráfico consolidado. Assim, o *pool* fornece uma representação mais fiel e equilibrada da composição média das comunidades bacterianas em cada compartimento. Os gráficos foram construídos utilizando o pacote *ggplot2* (R) (Wickham, 2016), a partir das tabelas de abundância geradas pelo pipeline de bioinformática. Foram produzidas representações tanto em formato agrupado (*pool* de amostras por compartimento) quanto em formato individual (amostras separadas), permitindo avaliar simultaneamente os padrões gerais de dominância e a heterogeneidade entre replicatas. A sobreposição de ASVs entre os compartimentos analisados foi avaliada por meio de diagramas de Venn, evidenciando as ASVs compartilhadas e exclusivas os compartimentos radiculares analisados.

Para identificar os gêneros *core* de cada compartimento radicular, foram aplicados dois critérios consecutivos: prevalência e abundância. Primeiramente, foram selecionados os táxons presentes em 100% das amostras de rizosfera (n=3) e endosfera radicular (n=7). Subsequentemente, foram identificados os 20 gêneros mais abundantes dentre os táxons prevalentes em cada compartimento. Os 20 gêneros mais abundantes foram utilizados na construção do Heatmap, a partir das abundâncias relativas transformadas em logaritmo de base 10, empregando o pacote *ComplexHeatmap* (Gu *et al.*, 2016).

As relações de origem e contribuição entre os compartimentos analisados (endosfera radicular e rizosfera) foram investigadas por meio da análise de *SourceTracker*, utilizando o pacote FEAST (Shenhav *et al.*, 2019). Essa abordagem estima a contribuição relativa de diferentes ambientes fonte (*source*) para as comunidades microbianas consideradas como dreno (*sink*), com base na abundância absoluta das ASVs e nas informações de metadados associadas às amostras (Shenhav *et al.*, 2019).

A análise de táxons diferencialmente abundantes entre os compartimentos foi realizada com o pacote DESeq2 (Love; Huber; Anders, 2014), que modela dados de contagem considerando a distribuição binomial negativa. Previamente à análise, as contagens brutas de 16S rRNA foram agregadas ao nível taxonômico de gênero. Gêneros raros foram filtrados,

mantendo apenas aqueles presentes em pelo menos duas amostras e com abundância total mínima de 0,005% do total de leituras, para reduzir ruído e estimativas instáveis. Os log<sub>2</sub> fold-changes (log<sub>2</sub>FC) foram estabilizados utilizando o método de *shrinkage* (Zhu; Ibrahim; Love, 2018), que reduz variabilidade em táxons de baixa contagem sem introduzir viés em táxons altamente abundantes. Para considerar apenas mudanças biologicamente relevantes, foram selecionados gêneros com p-ajustado < 0,05 e log<sub>2</sub>FC ≥ 2. Essa abordagem permite identificar táxons significativamente enriquecidos em cada compartimento radicular.

### **6.5 Seleção de isolados endofíticos de *M. tenuiflora***

No presente estudo foram avaliadas estirpes de bactérias de *M. tenuiflora* previamente isoladas e caracterizadas por Andrade (2024). Essas estirpes integram a coleção de bactérias da Caatinga da Coleção Microbiana do Laboratório de Ecologia Microbiana e Biotecnologia (LEMBIOTECH), do Departamento de Biologia da Universidade Federal do Ceará. As culturas puras encontram-se armazenadas em tubos criogênicos em meio TGE suplementado com glicerol, a -80 °C. Essa coleção está cadastrada no Sistema Nacional de Gestão do Patrimônio Genético e do Conhecimento Tradicional Associado (SISGEN), sob o código AF6A7B3.

A seleção de isolados bacterianos para o presente estudo baseou-se em triagem prévia realizada por Andrade (2024), que avaliou o potencial de promoção do crescimento vegetal de 86 isolados da coleção de bactérias endofíticas associadas a raízes de *M. tenuiflora* provenientes do núcleo de desertificação de Irauçuba-CE. A partir dos resultados obtidos nesse estudo, foram estabelecidos três critérios para selecionar os isolados mais promissores.

O primeiro critério considerou a produção de amônia, síntese de AIA e solubilização de fosfato e potássio, priorizando estirpes com valores elevados nesses parâmetros, uma vez que tais características estão relacionadas à disponibilização de nutrientes essenciais às plantas. Nesse aspecto, destacaram-se BN22, BN11 e BE76. O segundo critério envolveu a presença de múltiplas atividades de promoção de crescimento, reunindo isolados com potencial de efeitos sinérgicos e complementares sobre o desenvolvimento das plântulas. Nesse grupo, BN11 apresentou desempenho diversificado, incluindo produção de AIA, amônia, fosfato, EPS e antagonismo positivo, enquanto BE88 se destacou pela elevada síntese de AIA. O terceiro critério baseou-se na compatibilidade entre os isolados, avaliada por meio de ensaio de estrias cruzadas em placas de Petri contendo ágar Müller-Hinton, conforme descrito por Andrade (2024).

Assim, quatro isolados foram selecionados para as etapas subsequentes do estudo. A identificação molecular, realizada por Andrade (2024) com base no sequenciamento do gene codificador do RNA ribossomal 16S, revelou que as cepas BN11 e BN22 correspondem a *Serratia rubidaea* (Filo Pseudomonadota), BE88 foi identificada como *Citricoccus sp.* (Filo Actinomycetota) e BE76 como *Cellulosimicrobium funkei* (Filo Actinomycetota).

Tabela 1 - Perfil dos isolados bacterianos selecionados para testes de inoculação de *M. tenuiflora*

Estirpes	AIA ( $\mu\text{g/mL}$ )	Amônia ( $\mu\text{M}$ )	Fosfato ( $\mu\text{g/mL}$ )	Potássio (IS)	Sideróforos (%)	EPS (1-4)
BN11	11,59	523,51	107,22	3,50	0,55	2,00
BN22	0,00	735,68	150,37	3,66	0,65	1,00
BE76	0,00	240,83	227,59	0,00	0,72	3,00
BE88	79,26	218,99	0,00	0,00	0,35	0,00

Fonte: Adaptado de Andrade, 2024.

## 6.6 Ensaio de inoculação bacteriana em plântulas de *Mimosa tenuiflora*

O ensaio de inoculação bacteriana foi conduzido em condições controladas, com o objetivo de avaliar o efeito de estirpes bacterianas individuais e de consórcios bacterianos no desenvolvimento inicial de plântulas de *M. tenuiflora*. O experimento foi realizado em duas execuções independentes, sendo a primeira de caráter exploratório e a segunda de caráter confirmatório.

### 6.6.1 Preparação das sementes

As sementes de *M. tenuiflora* foram submetidas a um processo de desinfecção superficial do tegumento e quebra de dormência, como etapa de pré-germinação. Inicialmente, as sementes foram lavadas em água destilada estéril e mantidas submersas por 10 minutos, com o objetivo de promover a hidratação do tegumento e reduzir a absorção da solução desinfetante na etapa subsequente. Em seguida, procedeu-se à desinfecção superficial das sementes por meio da imersão em solução de hipoclorito de sódio a 0,5% (v/v), durante 10 minutos, sob agitação branda. Após esse período, as sementes foram submetidas a sucessivas lavagens com água destilada estéril para remoção completa dos resíduos do agente desinfetante. Como controle da eficiência do processo de desinfecção superficial, uma alíquota de 100  $\mu\text{L}$  do sobrenadante da última lavagem foi pipetada em placas contendo meio TSA e incubada a 30  $^{\circ}\text{C}$  por três dias, a fim de verificar a ausência de crescimento microbiano.

As sementes foram então dispostas em placas de Petri contendo papel de filtro nº 2 previamente esterilizado e mantidas em estufa a 30 °C por 1 hora para secagem. Todos os materiais utilizados durante esse procedimento foram previamente esterilizados em autoclave. Após a etapa de desinfecção, foi realizada a quebra de dormência das sementes por meio de escarificação ácida, conforme protocolo descrito por Araújo e Andrade (1983), com modificações. O procedimento consistiu na imersão das sementes em ácido sulfúrico concentrado (H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, 98%) por 10 minutos, seguida de sucessivas lavagens com água destilada estéril, até a completa remoção dos resíduos do ácido (Figura 4-A). Por fim, as sementes foram dispostas em placas de Petri forradas com papel GERMITEST® umedecido com água destilada estéril e colocadas para germinar em ambiente natural expostos ao ciclo diário de luz solar e escuro.

### **6.6.2 Preparação do inóculo bacteriano**

As estirpes bacterianas selecionadas foram reativadas a partir dos estoques criopreservados a -80 °C. Inicialmente, alíquotas de 100 µL de cada estoque foram inoculadas separadamente em 5 mL de meio líquido TGE (Tryptona, Glicose, Extrato de levedura) e incubadas por 24 h a 35 °C, sob agitação orbital a 150 rpm, constituindo o pré-inóculo. Após esse período, o crescimento bacteriano foi monitorado por leitura da densidade óptica em espectrofotômetro a 600 nm (DO<sub>600</sub>).

Em seguida, 1 mL (1%) do pré-inóculo foi transferido para frasco Erlenmeyer contendo 100 mL de meio líquido TGE, os quais foram incubados, sob as mesmas condições de agitação. Ao final da incubação, a densidade óptica foi novamente verificada e as culturas foram centrifugadas a 4 °C, a 10.000 g por 10 min. O *pellet* bacteriano obtido foi lavado duas vezes com solução salina estéril a 0,9%, sendo ressuscitado e centrifugado após cada lavagem, nas mesmas condições, para remoção de resíduos do meio de cultivo. A biomassa foi ressuscitada em 100 mL de água destilada estéril e mantida sob refrigeração por 24 horas até o momento da inoculação. A concentração de células viáveis foi ajustada para aproximadamente  $1 \times 10^9$  unidades formadoras de colônia por mililitro (UFC mL<sup>-1</sup>). A concentração de células viáveis foi confirmada por meio de diluições seriadas da suspensão bacteriana, com plaqueamento em meio sólido ATGE e contagem de colônias nas diluições entre 10<sup>-5</sup> até 10<sup>-8</sup>.

### 6.6.3 Delineamento experimental do ensaio *in vitro* de inoculação

As sementes de *M. tenuiflora* foram previamente germinadas até a emergência da radícula (Figura 4-C). Após a germinação, as plântulas foram padronizadas com base no comprimento da radícula, selecionando-se apenas aquelas com comprimento aproximado de 2 cm, a fim de reduzir a variabilidade inicial entre os indivíduos (Figura 4-D). As plântulas selecionadas foram transferidas assepticamente para tubos de ensaio (25 × 100 mm) contendo 20 mL de meio ágar água a 0,8% (Figura 4-F)."

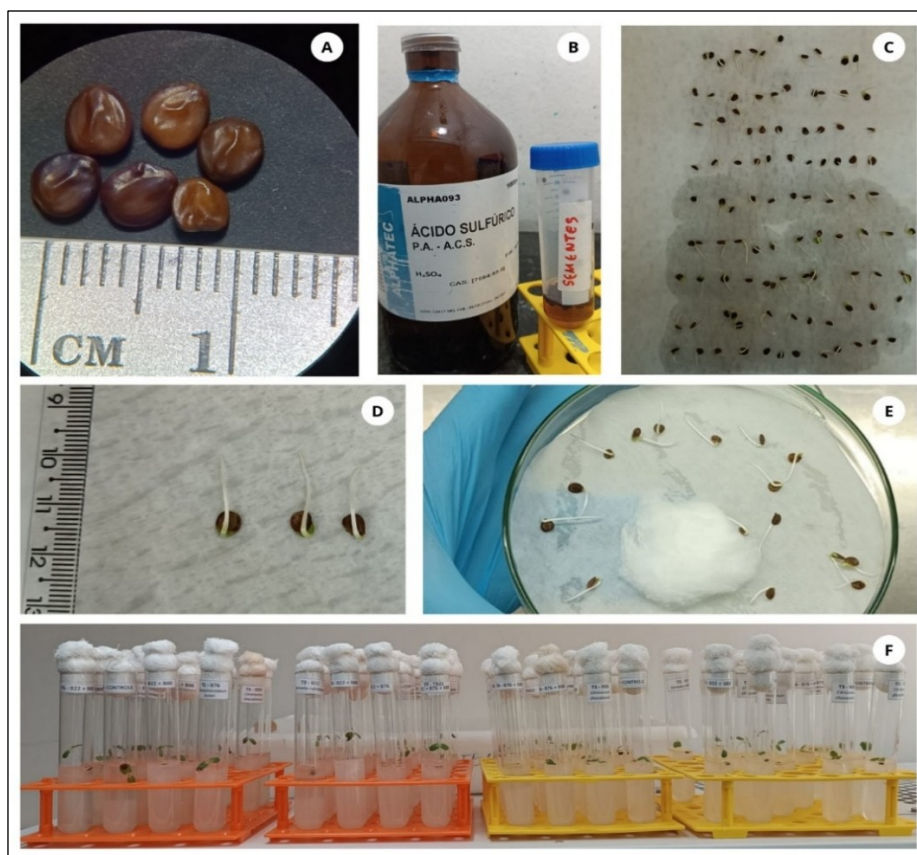
Na primeira execução experimental, o delineamento consistiu em oito tratamentos, com oito réplicas cada, totalizando 64 unidades experimentais. Os tratamentos incluíram três inoculações com estirpes bacterianas individuais BN11 (T1), BN22 (T2) e BE88 (T3), três consórcios formados por duas estirpes BN11+BN22 (T4), BN22+ BE88 (T5) e BN11+ BE88 (T6), um consórcio triplo BN11+BN22+BE88 (T7) e um tratamento controle negativo sem inoculação bacteriana. Cada plântula recebeu um volume total de 600 µL da suspensão correspondente ao tratamento. Nos tratamentos com estirpes individuais, foram aplicados 600 µL do respectivo inóculo. Nos consórcios formados por duas estirpes, foram aplicados 300 µL de cada inóculo, e no consórcio triplo, 200 µL de cada estirpe. No tratamento controle negativo, foram adicionados 600 µL de água destilada estéril. A aplicação do inóculo foi realizada diretamente no ágar semi-sólido, próximo à região da raiz.

As plântulas foram mantidas em condições naturais, expostas ao ciclo diário de luz solar e escuro. Essa estratégia teve como objetivo aproximar as condições de cultivo às variações ambientais reais, permitindo avaliar o desempenho das plântulas sob um regime de iluminação natural. Todos os tubos foram mantidos em local único e padronizado, garantindo que as unidades experimentais estivessem submetidas às mesmas condições ambientais por um período de 15 dias. Ao final desse período, as variáveis avaliadas foram o crescimento radicular (comprimento da raiz), da parte aérea e comprimento total, sendo realizado por meio de registros fotográficos e as medições realizadas posteriormente com auxílio do software ImageJ (Schneider *et al.*, 2012).

Com base nos resultados obtidos, foi realizada uma segunda execução do experimento, com o objetivo de ampliar o número de repetições dos tratamentos, passando de 8 para 25 repetições, totalizando 81 unidades experimentais. Essa ampliação teve como finalidade aumentar o poder estatístico das análises, reduzir a variabilidade experimental e avaliar a reprodutibilidade dos efeitos observados no primeiro ensaio.

Na segunda execução, o delineamento experimental, as condições de cultivo e os procedimentos de inoculação foram mantidos porém com a inclusão de novas variáveis morfológicas relacionadas à arquitetura radicular e ao desenvolvimento vegetativo, tais como número de folhas, número de folíolos, número e densidade de raízes laterais sendo essa métrica definida como o número de raízes laterais dividida pelo comprimento da raiz principal (Fitter, 1987) e a razão do comprimento da raiz pelo comprimento da parte aérea. O objetivo foi aprofundar a avaliação dos efeitos da inoculação bacteriana sobre o crescimento inicial da plântula e verificar a consistência dos padrões observados previamente. Ademais, na segunda execução houve a substituição de uma das estirpes bacterianas inicialmente utilizadas. A estirpe BN11 foi substituída pela estirpe BE76, mantendo-se as estirpes BN22 e BE88. A substituição do isolado BN11 pelo BE76 foi fundamentada nos resultados apresentados na Tabela 1. Embora BN11 tenha demonstrado múltiplas atividades de promoção de crescimento (produção de AIA, amônia, fosfato, EPS e antagonismo positivo), sua síntese de AIA foi relativamente baixa (11,59  $\mu\text{g/mL}$ ) e a solubilização de fosfato inferior à de BE76. Este último destacou-se pela elevada solubilização de fosfato (227,59  $\mu\text{g/mL}$ ) e pela maior produção de EPS (3,00), atributos diretamente associados à disponibilização de nutrientes e à formação de biofilme, favorecendo a colonização radicular.

Figura 4 - Etapas do cultivo in vitro de plântulas de *Mimosa tenuiflora* para inoculação bacteriana



Fonte: O Autor, 2026.

Legenda: **A:** Seleção minuciosa das sementes saudáveis. **B:** Etapa de quebra de dormência por escarificação química. **C:** Sementes germinadas sobre papel umedecido, evidenciando emissão da radícula. **D:** Padronização das plântulas com base no comprimento da radícula. **E:** Sementes recém-germinadas dispostas em placa de Petri com algodão umedecido para observação inicial. **F:** Plântulas transferidas para tubos de ensaio contendo ágar semissólido 0,8%, dispostas aleatoriamente

#### 6.6.4 Análise da eficiência da inoculação de *M. tenuiflora* com bactérias endofíticas

A análise foi realizada considerando as duas execuções experimentais de forma independente, levando em conta as diferenças nas variáveis analisadas em cada uma. Inicialmente, o efeito global das inoculações sobre as variáveis de cada tratamento foi avaliado em cada execução por meio de análises multivariadas. Para esse fim, aplicou-se a análise de PERMANOVA, com matriz de distância *Manhattan*. Em seguida, para identificar quais pares de tratamentos apresentaram diferenças significativas na composição multivariada, foi conduzida uma análise de comparações múltiplas par a par utilizando a função *pairwise.adonis2* (pacote *vegan*) (Oksanen *et al.*, 2022), com 999 permutações. Em ambos os casos, a homogeneidade da dispersão multivariada entre os grupos foi verificada previamente por meio do teste *betadisper* (Anderson, 2006), assegurando que eventuais diferenças

detectadas pela PERMANOVA não estivessem associadas a variações desiguais de dispersão entre os tratamentos. A comparação entre as duas execuções experimentais foi realizada apenas para as variáveis comprimento da raiz e o comprimento da parte aérea. Para essa finalidade, foram elaboradas tabelas descritivas independentes para cada execução, contendo, para cada tratamento, medidas de tendência central.

Antes da aplicação das análises univariadas, foram avaliados os pressupostos de normalidade e homogeneidade de variâncias. A normalidade dos dados foi verificada por meio do teste de Shapiro–Wilk, enquanto a homogeneidade de variâncias foi avaliada pelo teste de Levene. As variáveis que não apresentaram distribuição normal foram submetidas à métodos não paramétricos por meio do teste de Kruskal–Wallis (Zar, 2010), seguido de comparações múltiplas pelo teste de Dunn (Dunn, 1961), com correção de *Bonferroni*.

## 7 RESULTADOS

### 7.1 Dados do sequenciamento

O sequenciamento de *amplicons* da região V4 do gene 16S rRNA gerou um total de 2.340.496 sequências brutas, sendo 1.203.730 provenientes das amostras de endosfera radicular e 1.136.766 das amostras de rizosfera. Após a exclusão de sequências de baixa qualidade, leituras curtas, quimeras e sequências atribuídas a Archaea, mitocôndrias e cloroplastos, foram retidas 1.199.318 sequências da endosfera (99,63%) e 1.134.740 sequências da rizosfera (99,82%). As leituras apresentaram elevados padrões de qualidade em ambos os compartimentos, com 96,46% das bases da endosfera e 96,44% da rizosfera apresentando pontuação Phred  $\geq$  Q20, e 92,61% e 92,40%  $\geq$  Q30, respectivamente. O comprimento médio das sequências foi de 130 pb para leituras *forward* e 128 pb para *reverse* na endosfera, e de 129 pb e 127 pb na rizosfera. Esses resultados confirmam a robustez do processamento bioinformático e a adequação do esforço de sequenciamento para caracterizar a diversidade bacteriana associada à *M. tenuiflora* em ambos os compartimentos.

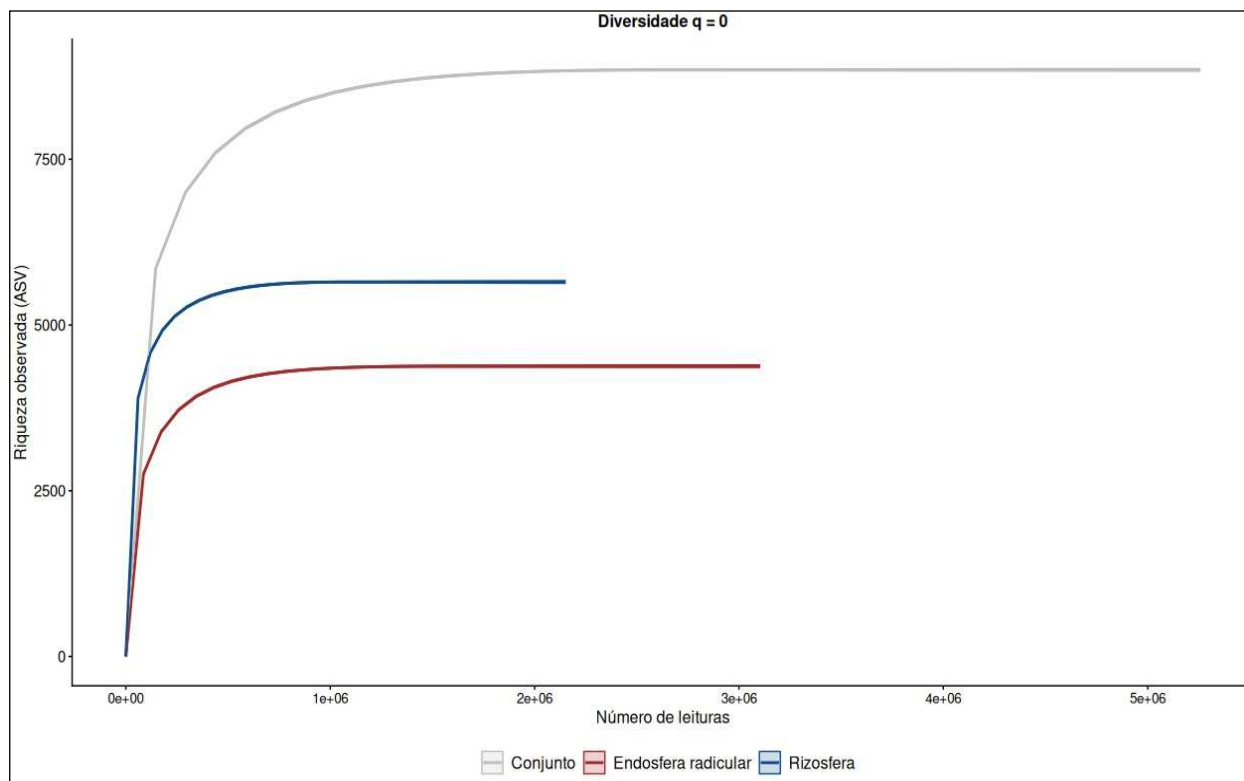
Tabela 2 – Resumo do sequenciamento e processamento dos dados.

Parâmetro	Rizosfera	Endosfera radicular
Sequências brutas	1.136.766 M	1.203.730 M
Sequências retidas (%)	1.134.740 (99,82%)	1.199.318 (99,63%)
Qualidade média (Q20)	141,172 M (96,44%)	149,271751 M (96,45%)
Qualidade média (Q30)	135,254 M (92,40%)	143,310443 M (92,60%)
Comprimento médio ( <i>forward</i> )	129 pb	130 pb
Comprimento médio ( <i>reverse</i> )	127 pb	128 pb

Fonte: O autor, 2026.

O processamento dos dados pelo pipeline DADA2 resultou na identificação ASVs bacterianas únicas, sendo 4.379 ASVs detectadas nas amostras de endosfera radicular (n=7) e 5.649 ASVs nas amostras de rizosfera (n=3). As curvas de rarefação atingiram platô para ambos os compartimentos (Figura 5), o indica que o esforço de sequenciamento foi suficiente para capturar a diversidade bacteriana presente nas amostras analisadas.

Figura 5 - Curvas de rarefação das variantes de sequência de amplicon (ASVs) em compartimentos radiculares de *Mimosa tenuiflora*.



Fonte: O autor, 2026.

## 7.2 Estimativa de diversidade bacteriana associada à rizosfera e à endosfera radicular

### 7.2.1 Diversidade alfa

A riqueza observada (ASVs) foi significativamente superior na rizosfera em comparação à endosfera radicular ( $p = 0,0012$ ) com valores de 4.846 ASVs e 3.918 ASVs, respectivamente (Figura 6-A; Tabela 3). Resultado semelhante foi observado para o estimador de riqueza Chao1, com valores de 5.353,29 para a rizosfera e 4.203,87 para a endosfera ( $p = 0,0018$ ). Os índices que incorporam equitabilidade também diferiram significativamente entre os compartimentos. O índice de Shannon foi maior na rizosfera com valor de 6,54 em comparação com a endosfera radicular com valor 5,00. O teste t registrou diferença significativa com valor de  $p = 0,033$  (Tabela 3, Figura 6-C). De forma consistente, o índice inverso de Simpson ( $1/\text{Simpson}$ ) foi substancialmente maior na rizosfera (113,49) em comparação à endosfera (22,19) ( $p = 0,0015$ ).

A variação entre amostras individuais dentro de cada compartimento está apresentada na Tabela 3. Observou-se maior amplitude de variação entre as amostras de

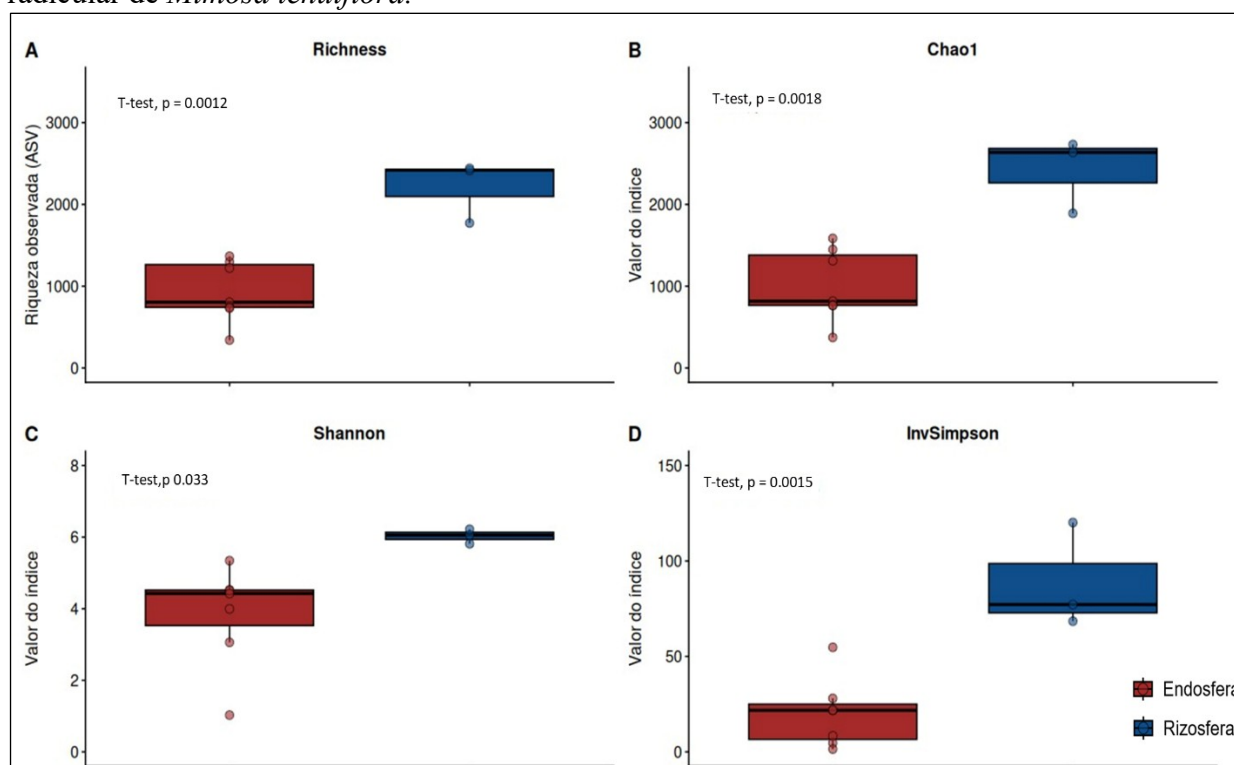
endosfera radicular em comparação à rizosfera para todas as métricas avaliadas. Os boxplots ilustrando as distribuições das métricas estão apresentados na Figura 6.

Tabela 3 - Métricas de diversidade alfa das comunidades bacterianas agrupadas por compartimento (pool) e por amostras.

Métrica	Endosfera	Rizosfera	Teste estatístico	p-valor	
ASVs	3918	4846	Teste t	0,0012	
Chao1	4203,871	5353,291	Teste t	0,0018	
Shannon	5,00	6,54	Teste t	0,033	
1/Simpson	22,19	113,49	Teste t	0,0015	
Compartimento	Amostra	Shannon	1/Simpson	Chao1	Riqueza
Endosfera radicular	ENRAD1	4,53	28,07	1584,63	1301
Endosfera radicular	ENRAD2	4,50	21,76	816,08	804
Endosfera radicular	ENRAE1	4,42	21,94	765,33	751
Endosfera radicular	ENRAE2	4,00	8,40	1312,63	1227
Endosfera radicular	ENRAN1	3,05	4,70	766,01	731
Endosfera radicular	ENRAN2	5,34	54,77	1449,46	1364
Endosfera radicular	ENRAE3	1,01	1,40	374	339
Rizosfera	RIZOE1	6,05	68,44	2636,40	2420
Rizosfera	RIZON2	6,21	120,13	2732,49	2435
Rizosfera	RIZOD3	5,81	77,17	1890,97	1773

Fonte: O Autor, 2026. Legenda: ENRA = Endofítico de raiz; D = Desertificada, E = Exclusão (Em pousio) e N = Nativa; RIZO = Rizosfera

Figura 6 - Diversidade alfa das comunidades bacterianas associadas à rizosfera e à endosfera radicular de *Mimosa tenuiflora*.

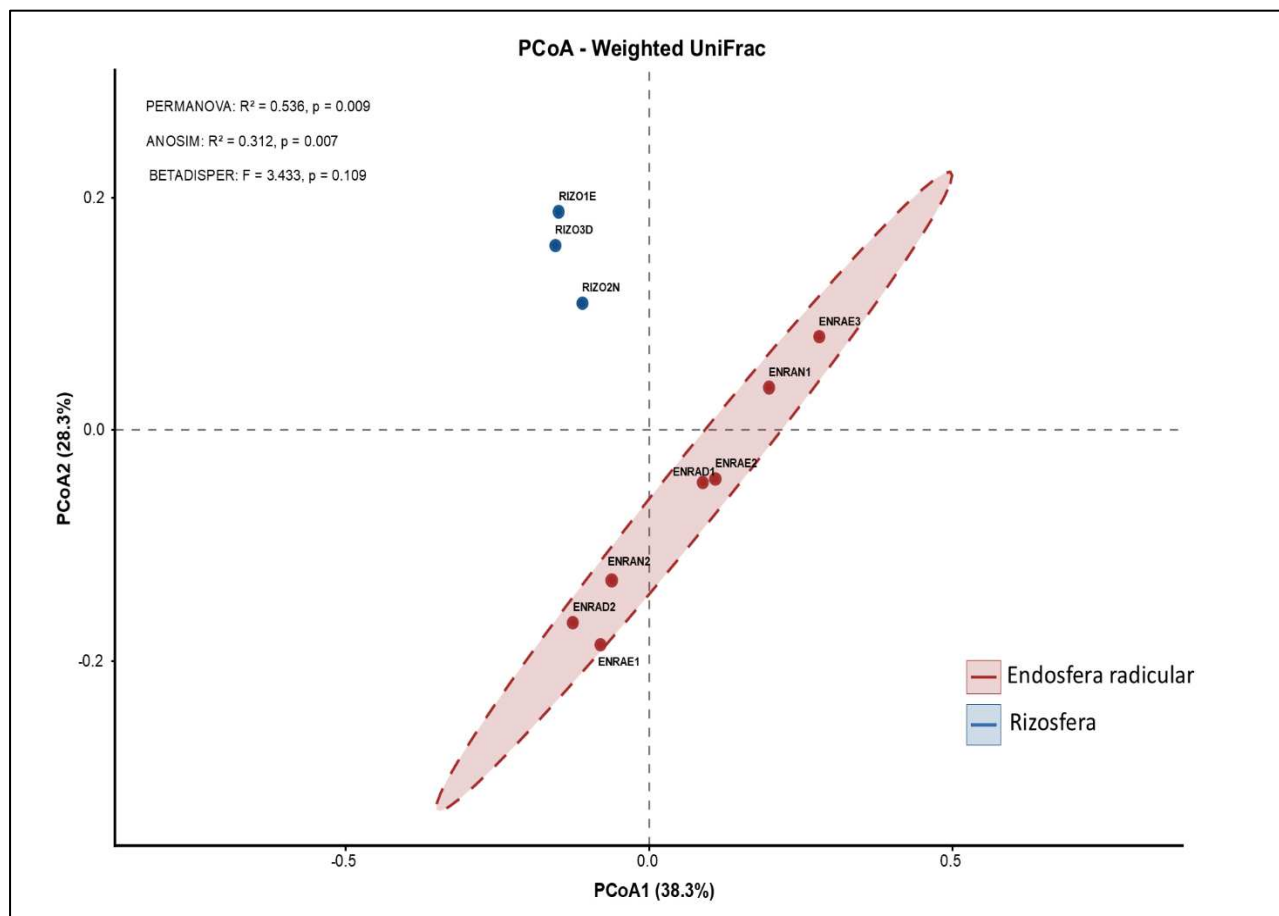


Fonte: O Autor, 2026. Legenda: Métricas de diversidade alfa para rizosfera (azul,  $n=3$ ) e endosfera radicular (vermelha,  $n=7$ ) com base em: (A) Riqueza observada (número de ASVs), (B) Índice de Chao1, (C) Índice de Shannon, e (D) Índice inverso de Simpson ( $1/\text{Simpson}$ ). As caixas representam o intervalo interquartil, as linhas centrais indicam a mediana, e os pontos individuais representam cada amostra.

### 7.2.2 Diversidade beta

A estrutura das comunidades bacterianas foi investigada por meio de análise de coordenadas principais (PCoA) baseada em distâncias *Weighted UniFrac*, métrica que incorpora tanto informações filogenéticas quanto abundância relativa dos táxons. A ordenação revelou tendência de separação entre as comunidades de rizosfera e endosfera radicular (Figura 7).

Figura 7 - Análise de Coordenadas Principais (PCoA) de ASVs entre amostras de rizosfera e endosfera, baseada na distância UniFrac Weighted



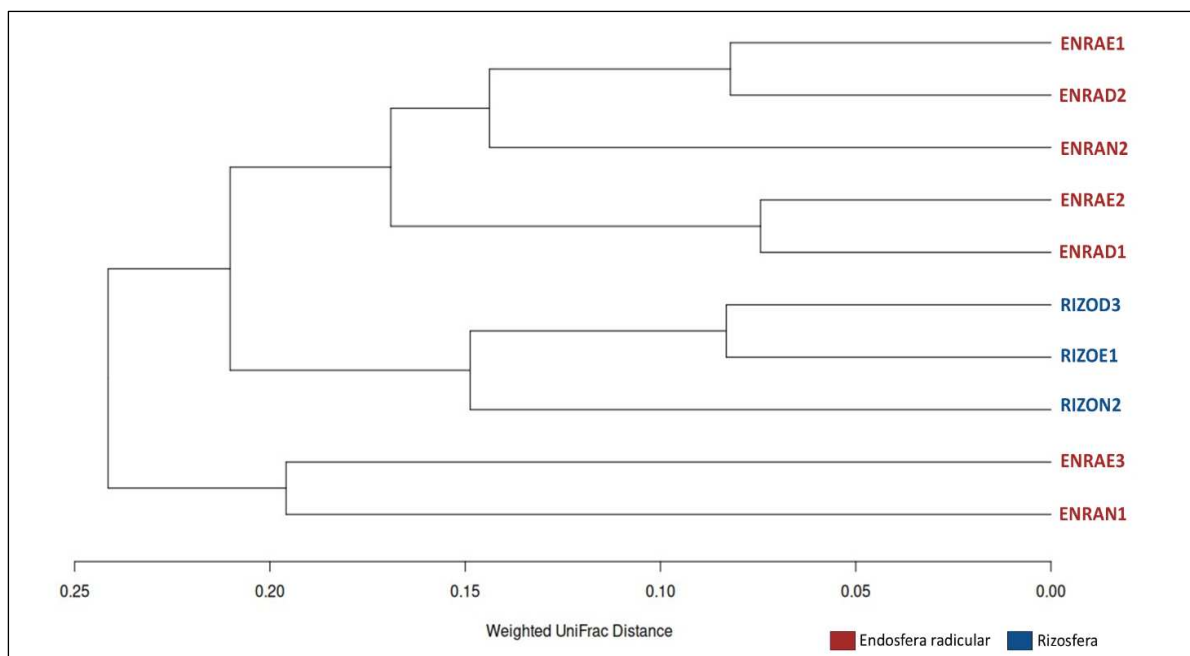
Fonte: O Autor, 2026.

A análise de PCoA revelou agrupamentos distintos entre rizosfera e endosfera radicular, com separação clara entre os compartimentos. Os dois primeiros eixos explicaram conjuntamente 66,6% da variação total (PCoA1 = 38,3%; PCoA2 = 28,3%). A análise de PERMANOVA indicou que os compartimentos explicaram cerca de 53,6% da variação na composição das comunidades bacterianas ( $R^2 = 0,536$ ), com diferença estatisticamente significativa ( $p = 0,009$ ). De forma consistente, a análise de similaridade (ANOSIM) também detectou diferenciação significativa entre rizosfera e endosfera ( $R = 0,312$ ;  $p = 0,007$ ), reforçando que as comunidades tendem a ser mais similares dentro de cada compartimento do que entre compartimentos distintos. O teste de dispersão (BETADISPER) não indicou diferenças significativas na variabilidade interna dos grupos ( $F = 3,433$ ;  $p = 0,109$ ), sugerindo que a separação observada não é resultado de heterogeneidade intragrupal, mas reflete diferenças reais na composição microbiana entre os compartimentos.

O agrupamento hierárquico baseado em distâncias *Weighted UniFrac* corroborou o padrão de diferenciação parcial, com as três amostras de rizosfera formando um clado coeso,

enquanto as amostras de endosfera radicular formaram três subgrupos sugerindo maior heterogeneidade composicional.

Figura 8 - Dendrograma da análise de agrupamento hierárquico (UPGMA) utilizando as Variantes de Sequências de Amplicon (ASVs).



Fonte: O Autor 2026.

## 7.3 Diversidade taxonômica

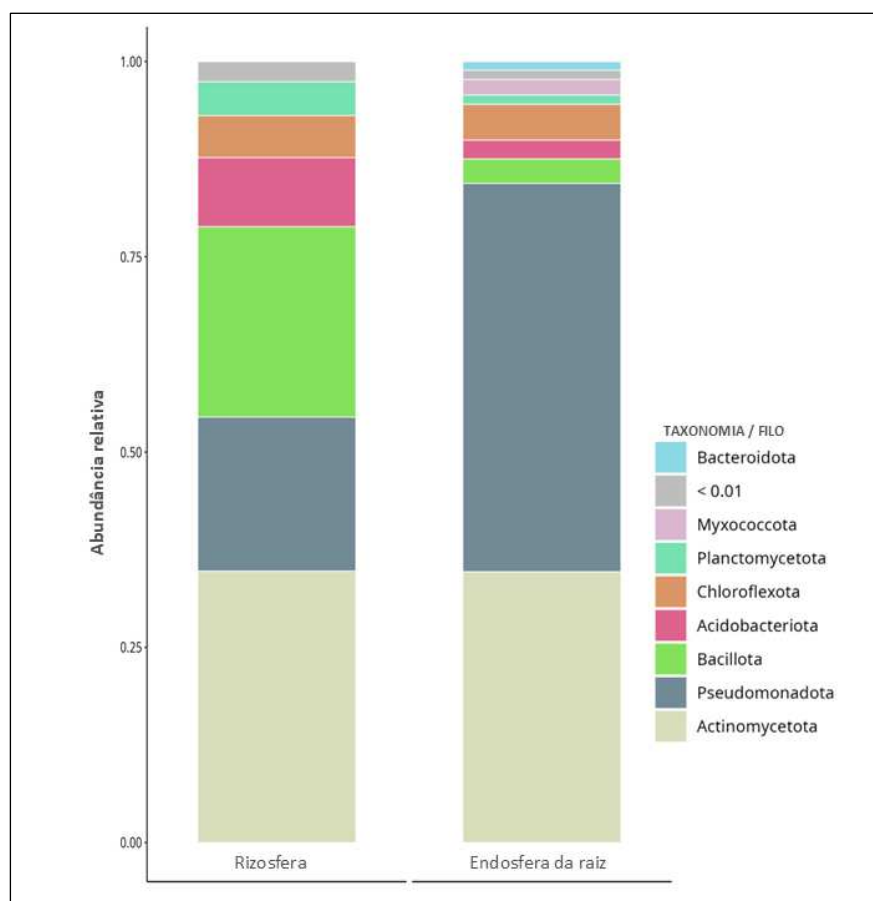
### 7.3.1 Diversidade de filós de bactérias

Foram identificados oito (8) filós principais com abundâncias relativas superiores a 1%, porém com padrões distintos de distribuição e dominância entre os compartimentos radiculares analisados (rizosfera e endosfera radicular). Os filós mais abundantes foram Actinomycetota (anteriormente Actinobacteria), seguido por Pseudomonadota (anteriormente Proteobacteria) (Figura 9). Diferenças marcantes nas composições entre os compartimentos foram observadas principalmente para Pseudomonadota, que apresentou maior abundância relativa na endosfera radicular ( $\approx 50\%$ ) em comparação à rizosfera ( $\approx 20\%$ ). De forma inversa, Bacillota (anteriormente Firmicutes) foi mais abundante na rizosfera ( $\approx 25\%$ ) do que na endosfera ( $\approx 5\%$ ). Os filós Acidobacteriota, Chloroflexota, Planctomycetota e Myxococcota apresentaram abundâncias relativas inferiores a 10% em ambos os compartimentos, enquanto táxons menos abundantes ( $< 1\%$ ) foram agrupados na categoria " $< 0.01$ ".

Na rizosfera foram encontrados 17 filos, sendo Actinomycetota o filo mais abundante, seguido por Pseudomonadota, com contribuição expressiva também de Bacillota e Acidobacteriota (Figura 9). Outros filos, como Chloroflexota, Planctomycetota, estiveram presentes em menores proporções, compondo a fração abundante da comunidade bacteriana rizosférica.

Para a endosfera radicular, a análise revelou 24 filos totais, com predominância de Pseudomonadota e Actinomycetota, que juntos representaram a maior parte da comunidade bacteriana. Esses filos foram acompanhados por contribuições menores de Chloroflexota, Bacillota, Acidobacteriota, Myxococcota, Planctomycetota e Bacteroidota, enquanto os demais filos ocorreram em abundâncias residuais (< 0,01%).

Figura 9 - Abundância relativa de filos de bactérias nos compartimentos de um *pool* de amostras de Rizosfera e Endosfera radicular de *M. tenuiflora*.



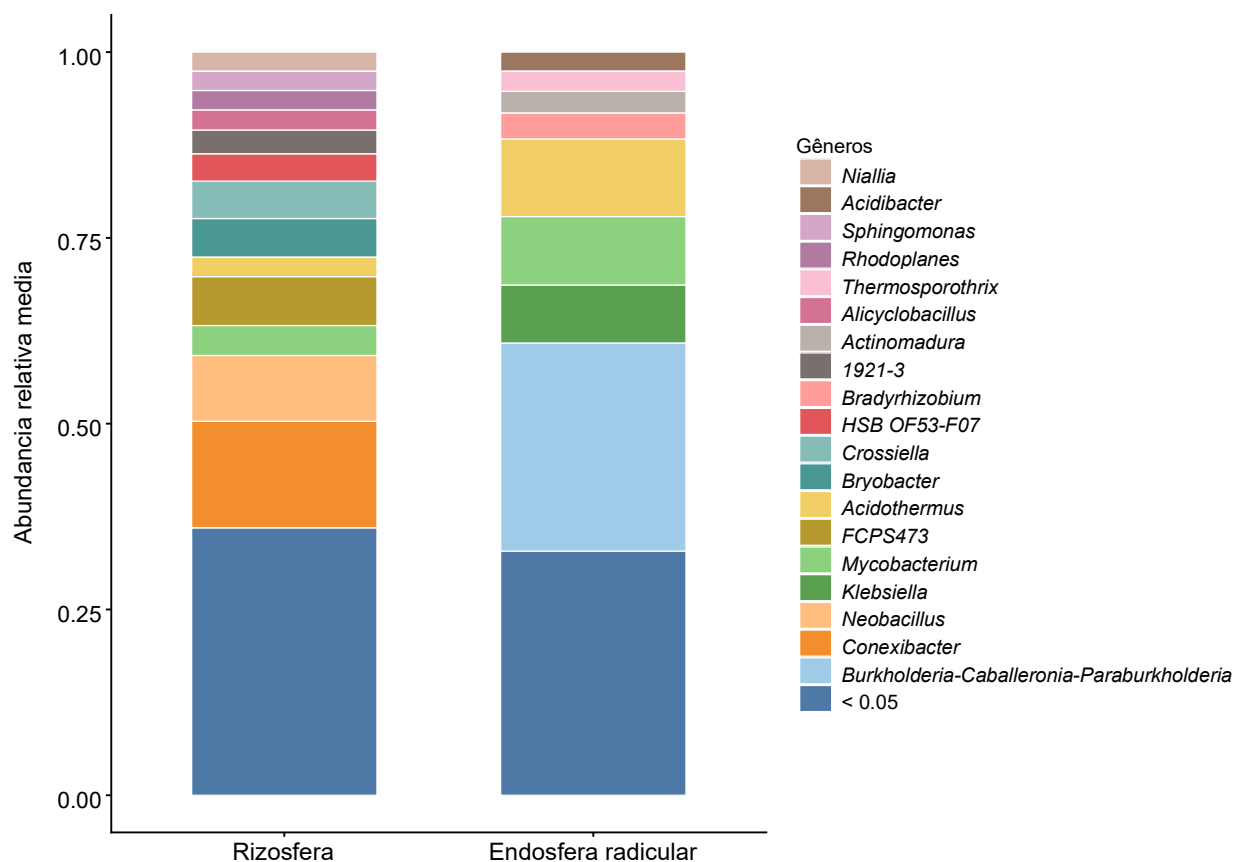
Fonte: O Autor, 2026. Legenda: Os filos representados possuem abundância acima de 1%. Os demais filos com abundância menor que 1% aparecem somados como < 0.01 na cor cinza.

### 7.3.2 Diversidade de gêneros de bactérias

Na endosfera radicular, o gênero mais abundante foi o complexo *Burkholderia–Caballeronia–Paraburkholderia*, denominação adotada pelo banco de dados SILVA para reunir três gêneros filogeneticamente próximos que resultaram do desmembramento taxonômico do gênero *Burkholderia* sensu lato. Esse agrupamento reflete a limitação do marcador 16S rRNA em distinguir esses gêneros com resolução suficiente, uma vez que suas sequências apresentam alta similaridade (Dobritsa; Samadpour, 2016; Sawana *et al.*, 2014). Seguiram-se *Acidothermus*, *Mycobacterium*, *Klebsiella* e *Bradyrhizobium*. Outros gêneros relevantes na endosfera incluíram *Actinomadura*, *Thermosporothrix*, *Acidibacter*, *Actinophytocola* e *Conexibacter*, majoritariamente pertencentes ao filo Actinomycetota."Na rizosfera, os gêneros mais abundantes diferiram dos observados na endosfera radicular. Destacaram-se *Conexibacter* como o gênero mais abundante, seguido por *Neobacillus*, *Crossiella*, *Bryobacter* e *Mycobacterium*. Outros gêneros encontrados incluíram *Niallia*, *Sphingomonas*, *Alicyclobacillus* e *Acidothermus*.

Embora diversos gêneros tenham se destacado em cada compartimento radicular, observa-se que a categoria agrupada de gêneros com abundância relativa inferior a 5% (Figura 10) correspondeu ao maior conjunto proporcional em ambos os compartimentos. Esse agrupamento, apesar de reunir táxons individualmente pouco abundantes, representa uma fração expressiva da diversidade microbiana ainda não elucidada.

Figura 10 - Abundância relativa média de gêneros de bactérias nos compartimentos de Rizosfera e Endosfera radicular de *M. tenuiflora*.



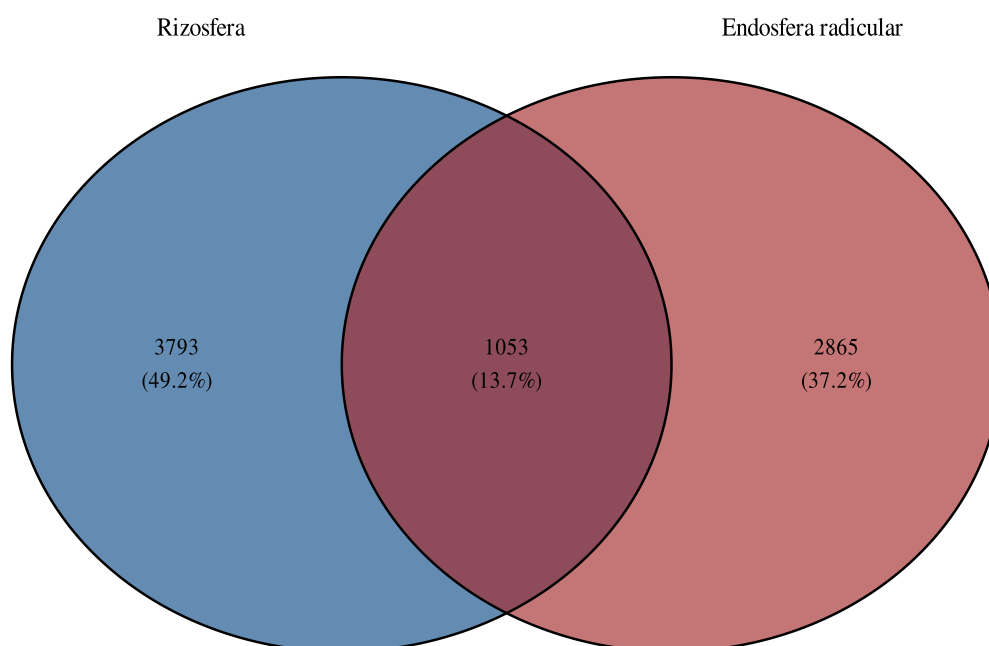
Fonte: O Autor, 2026.

Legenda: *Pool* das amostras agrupadas por cada compartimento. Os gêneros representados possuem abundância relativa acima de 2,5%. Os demais gêneros com abundância menor que 5% aparecem somados como < 0.05 na cor azul marinho.

### 7.3.3 ASVs compartilhados e exclusivos entre compartimentos

A distribuição dos ASVs entre os compartimentos radiculares demonstrou um predomínio de táxons exclusivos, indicando que rizosfera e endosfera funcionam como nichos distintos, ainda que compartilhem uma parcela da comunidade bacteriana (Figura 11). Na rizosfera foram identificados 3.793 ASVs exclusivos, correspondendo a 49,2% do total, enquanto na endosfera radicular foram observados 2.865 ASVs exclusivos, representando 37,2% do total. O conjunto compartilhado entre os dois compartimentos foi composto por 1.053 ASVs, equivalente a 13,7% do total (Figura 11). Evidenciando que embora exista uma fração comum de bactérias colonizando simultaneamente rizosfera e endosfera, a maior parte da diversidade bacteriana é específica de cada compartimento.

Figura 11 - Diagrama de Venn de distribuição de ASVs entre rizosfera e endosfera radicular.



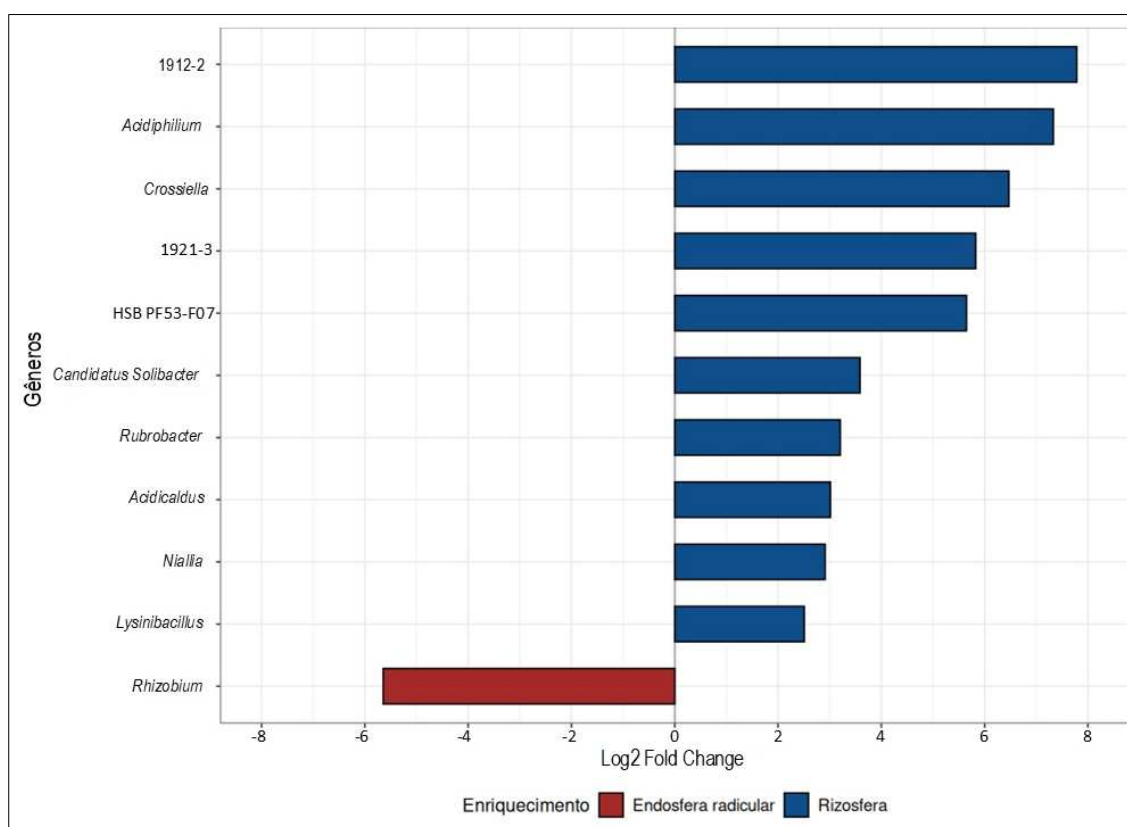
Fonte: O Autor, 2026.

#### 7.4 Táxons diferencialmente abundantes entre rizosfera e endosfera radicular

A identificação de táxons diferencialmente abundantes entre a rizosfera e a endosfera radicular de *M. tenuiflora* foi realizada em nível de gênero por meio de análise de expressão diferencial utilizando o método DESeq2 (Love; Huber; Anders, 2014). Foram considerados significativamente diferencialmente abundantes os gêneros que apresentaram  $p$ -ajustado ( $p_{adj}$ )  $< 0,05$ , permitindo identificar táxons enriquecidos em cada compartimento considerando simultaneamente a magnitude do efeito e a variabilidade entre as amostras.

A análise revelou 11 gêneros diferencialmente abundantes, sendo dez (10) enriquecidos na rizosfera e apenas um (1) na endosfera radicular, evidenciando clara estruturação do microbioma associada ao compartimento radicular (Figura 12). Na rizosfera, os gêneros mais enriquecidos foram *Adiciphillium*, *Crossiella*, *Acidibacter*, *Niallia* entre outros que não foi possível identificar, indicando associação preferencial com o ambiente rizosférico. Em contraste, na endosfera radicular o único gênero enriquecido foi *Rhizobium* (Figura 12).

Figura 12 - Gêneros diferencialmente abundantes entre rizosfera e endosfera radicular.



Fonte: O Autor, 2026.

Legenda: Representação gráfica dos gêneros diferencialmente abundantes ( $p < 0,05$ ) entre endosfera radicular (vermelho) e rizosfera (azul) de *M. tenuiflora*.

## 7.5 Microbioma *core* associado aos compartimentos radiculares

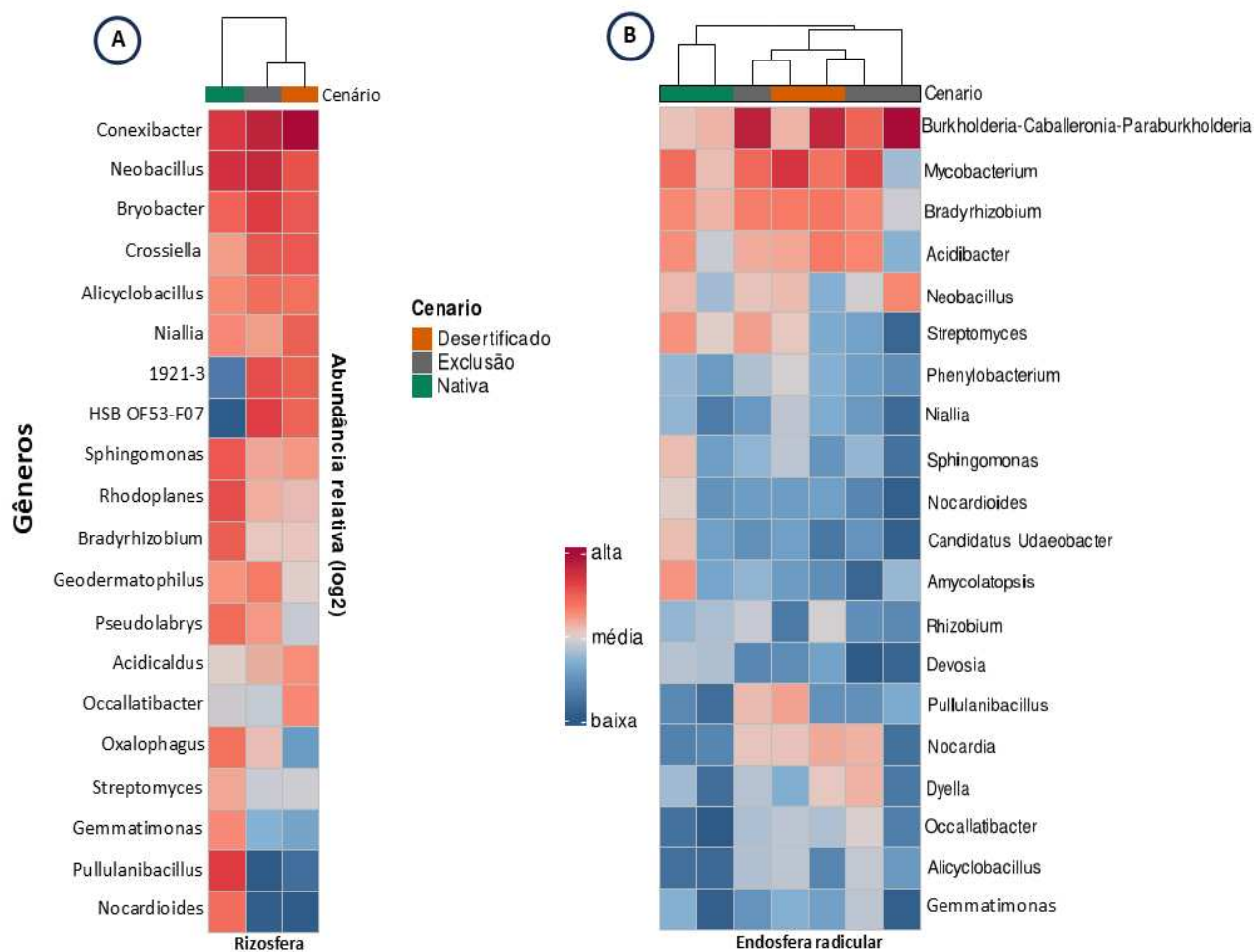
O microbioma *core* da rizosfera apresentou padrão de abundância mais homogêneo entre as amostras em comparação com endosfera radicular. Os 20 gêneros mais abundantes incluíram *Conexibacter*, *Neobacillus*, *Bryobacter*, *Crossiella*, *Alicyclobacillus*, e *Niallia*, entre outros (Figura 13). A uniformidade na intensidade de coloração entre as amostras sugere baixa variabilidade intra-compartimento na composição do microbioma *core* rizosférico.

O microbioma *core* da endosfera radicular revelou padrão de abundância mais heterogêneo entre as amostras. Os 20 gêneros mais abundantes incluíram o complexo *Burkholderia-Caballeronia-Paraburkholderia*, *Mycobacterium*, *Bradyrhizobium*, *Acidibacter*, *Streptomyces* e *Neobacillus*, entre outros (Figura 13). A análise do *heatmap* evidenciou ampla variação na intensidade de coloração entre as sete amostras de endosfera radicular, com alternância entre tonalidades escuras (alta abundância), médias e claras (baixa abundância) para um mesmo gênero em diferentes amostras. Observou-se que, embora esses táxons estejam

universalmente presentes (100% de prevalência), suas abundâncias relativas variaram consideravelmente entre as amostras.

A comparação visual dos mapas de calor revelou diferenças marcantes no padrão de distribuição de abundâncias entre os compartimentos. Enquanto a rizosfera apresentou coloração predominantemente escura e uniforme, caracterizando gêneros core com abundâncias estáveis entre as amostras, a endosfera radicular exibiu um mosaico de colorações variadas, refletindo maior heterogeneidade nas abundâncias dos táxons core. Adicionalmente, observou-se que dez gêneros (50% do core de cada compartimento) foram compartilhados entre rizosfera e endosfera, incluindo *Neobacillus*, *Bradyrhizobium*, *Niallia*, *Streptomyces* e *Sphingomonas* (Figura 13).

Figura 13 – Mapa de calor dos gêneros core dos compartimentos radiculares de *M. tenuiflora*.



Fonte: O Autor, 2026.

Legenda: Mapa de calor mostrando a abundância relativa dos 20 gêneros mais abundantes do microbioma core, A = rizosfera (n=3) e B = endosfera radicular (n=7) de *Mimosa tenuiflora*. Core definido como gêneros presentes em 100% das amostras do respectivo compartimento. A escala de cores representa abundância relativa em escala log10. Cada coluna representa uma amostra individual.

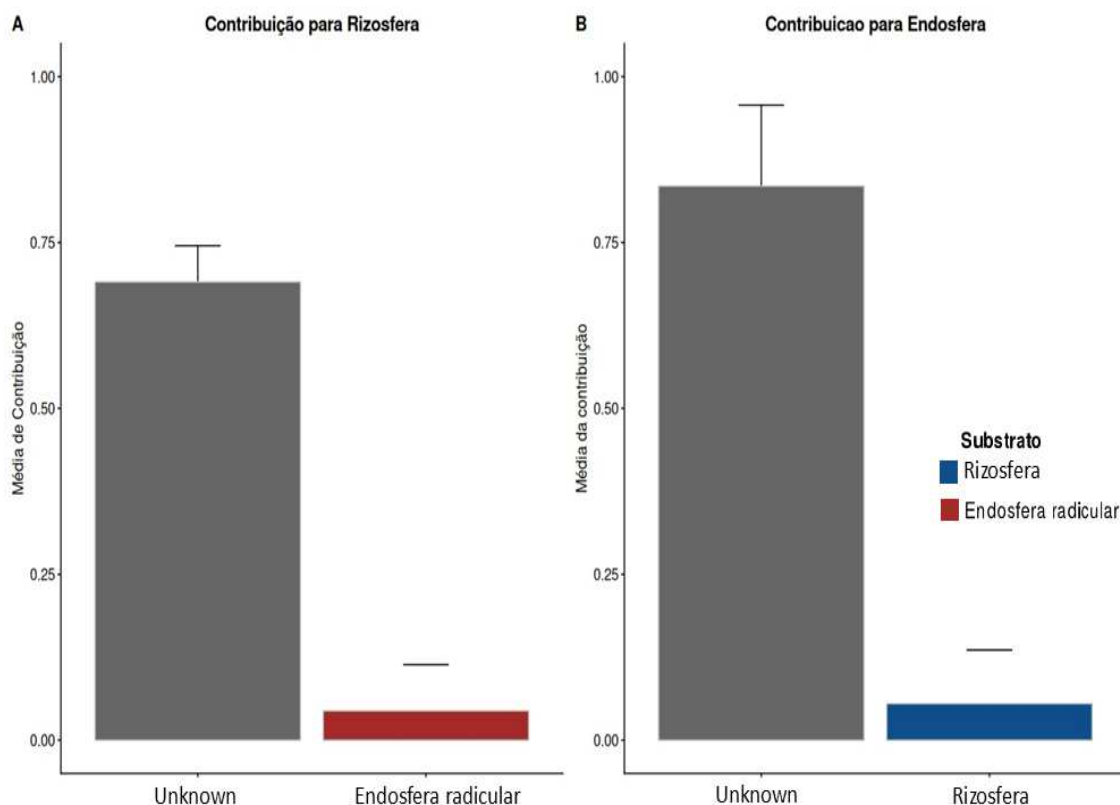
## 7.6 Contribuição Relativa entre Rizosfera e Endosfera Radicular

O resultado da análise de *SourceTracker* permite inferir a contribuição relativa entre os compartimentos radiculares. Quando a endosfera radicular foi tratada como ambiente receptor (*sink*), a rizosfera (*source*) contribuiu com 5,5% da composição da comunidade bacteriana endofítica (Figura 14). A fração classificada como "*Unknown*" apresentou contribuição de 83,5%, indicando que a maior parte da comunidade endofítica não pode ser atribuída diretamente à rizosfera adjacente.

Na análise inversa, onde a rizosfera foi considerada como ambiente receptor, a endosfera radicular contribuiu com 4,4%. A fração "*Unknown*" apresentou contribuição de 69,1%. A comparação entre as duas análises revelou uma assimetria na magnitude de

contribuição entre os compartimentos. A rizosfera apresentou contribuição 1% maior para a endosfera radicular (5,5%) do que o inverso (4,4%). Adicionalmente, a variabilidade dos dados diferiu entre as análises: a contribuição da rizosfera para a endosfera da raiz mostrou-se mais homogênea, enquanto a contribuição da endosfera da raiz para a rizosfera apresentou maior variação entre as amostras analisadas.

Figura 14 – Contribuição relativa entre os compartimentos radiculares.



Fonte: O Autor, 2026.

Legenda: A figura A mostra a proporção de microrganismos da endosfera (*sink*) atribuídos à rizosfera (*source*) e à categoria “desconhecido” em cinza. A figura B mostra o inverso.

### 7.7 Avaliação da inoculação bacteriana em plântulas de *Mimosa tenuiflora*

Na primeira execução experimental, conduzida com caráter exploratório, foram avaliados os efeitos dos diferentes tratamentos sobre o crescimento inicial de *M. tenuiflora*, considerando as variáveis comprimento da raiz, comprimento da parte aérea e comprimento total da plântula (Figura 15). Para a variável comprimento da raiz o consórcio BN22+BE88 (T5) apresentou a maior média ( $3,76 \pm 1,36$  cm) e mediana (3,71 cm), seguido por BN22+BN11 (T4) com média de  $3,66 \pm 1,85$  cm e mediana de 3,41 cm. O tratamento controle

negativo apresentou os menores valores, com média de  $1,69 \pm 0,48$  cm e mediana de 1,80 cm (Tabela 4), representando redução de aproximadamente 55% em relação ao tratamento T5.

Para comprimento da parte aérea, os tratamentos T5 e T6 (BN11+BE88) apresentaram as maiores médias, com  $2,75 \pm 0,95$  cm (mediana 2,99 cm) e  $2,73 \pm 0,96$  cm (mediana 3,18 cm), respectivamente. O controle negativo apresentou os menores valores de média ( $1,84 \pm 0,72$  cm) e mediana de 2,07 cm. As inoculações individuais (T1, T2 e T3) apresentaram valores intermediários entre os consórcios e o controle. Os *boxplots* (Figura 15), confirmaram essas tendências, destacando a eficácia dos consórcios bacterianos em relação ao controle e às inoculações individuais.

Tabela 4 - Estatística descritiva das variáveis de crescimento de plântulas de *Mimosa tenuiflora* submetidas a diferentes tratamentos de inoculação bacteriana

<b>Parâmetros Gerais do Crescimento (Raiz e Parte Aérea)</b>								
Dados agrupados por tratamento 1° execução								
Tratamento	Média_Aérea	Mediana_Aérea	DP_Aérea	Var_Aérea	Média_Raiz	Mediana_Raiz	DP_Raiz	Var_Raiz
Controle	1.84	2.07	0.72	0.52	1.69	1.80	0.48	0.23
T1	2.25	2.33	0.99	0.99	1.75	1.80	0.38	0.14
T2	2.21	2.17	0.50	0.25	2.65	2.01	1.55	2.41
T3	2.49	2.73	0.88	0.77	1.71	1.67	0.24	0.06
T4	2.54	2.84	1.08	1.16	3.66	3.41	1.85	3.43
T5	2.75	2.99	0.95	0.91	3.76	3.71	1.36	1.84
T6	2.73	3.18	0.96	0.92	3.30	2.34	1.74	3.04
T7	2.34	2.84	1.47	2.16	2.07	2.15	0.37	0.14

Fonte: O Autor, 2026.

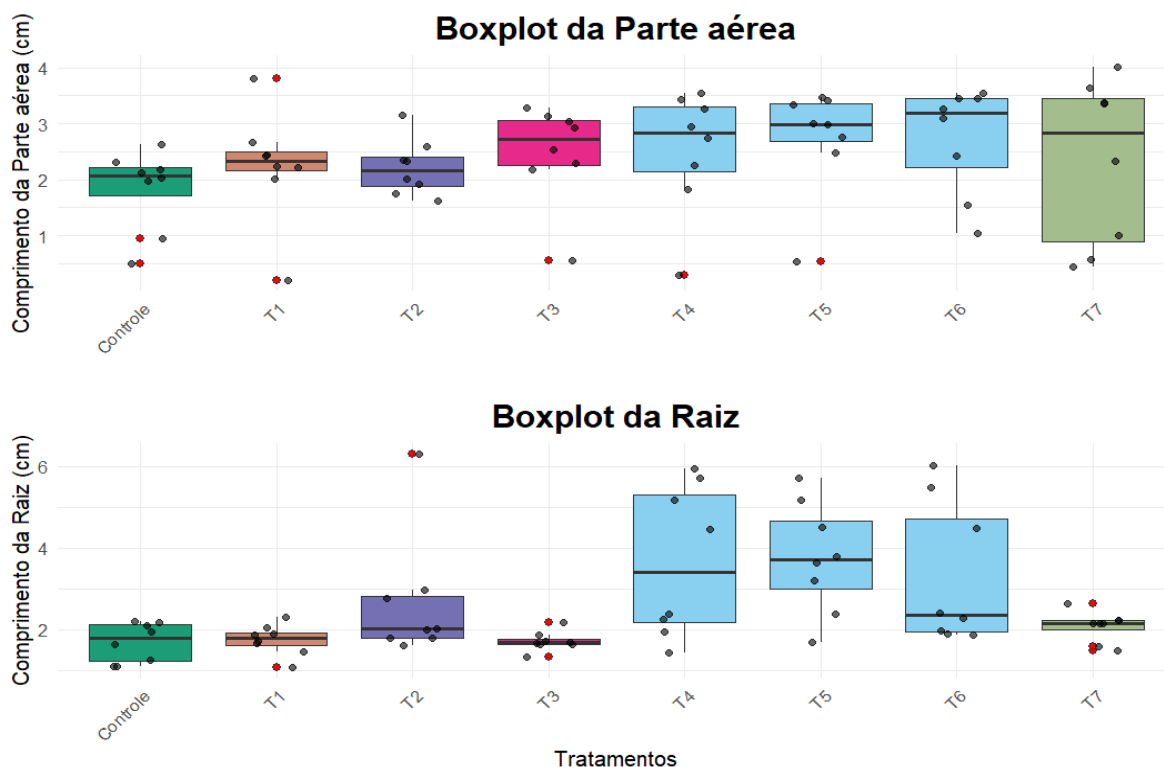
Legenda: DP = Desvio padrão; Var = Variância.

A maior eficiência dos tratamentos consorciados pode ser observada visualmente na Figura 18. As plântulas inoculadas com os consórcios T4, T5 e T6 apresentaram maior desenvolvimento da parte aérea e sistema radicular mais desenvolvido em comparação aos demais tratamentos. O controle negativo apresentou plântulas visivelmente menores e maior heterogeneidade entre as réplicas. Nota-se que o consórcio triplo BN11+BN22+BE88 (T7) apresentou desenvolvimento inferior aos consórcios duplos, com algumas réplicas exibindo crescimento comparável ao controle. O teste de *Shapiro-Wilk* indicou que todas as variáveis analisadas não apresentaram distribuição normal ( $p < 0,05$ ), justificando o uso de análises não paramétricas. A análise PERMANOVA, realizada com distância Manhattan e 999

permutações, revelou diferenças significativas entre os tratamentos ( $gl = 7$ ,  $F = 2,96$ ,  $p = 0,009$ ), com coeficiente de determinação  $R^2 = 0,270$ , indicando que aproximadamente 27% da variação total nos dados pode ser explicada pelos diferentes tratamentos aplicados. O resultado das comparações par a par (*pairwise* PERMANOVA) identificou tratamentos que apresentaram diferenças significativas entre si, os consórcios duplos (T4, T5 e T6) diferiram do controle (T8) com o valor de  $p < 0,05$ , sendo o maior efeito observado para a comparação entre T5 e T8 ( $R^2 = 0,46$ ;  $p = 0,003$ ).

Adicionalmente, o tratamento T5 (*Serratia rubidaea* + *Citricoccus sp.*) diferiu significativamente das inoculações individuais T1 (BN11) e T3 (BE88), bem como do consórcio triplo T7 ( $p < 0,05$ ). O teste de homogeneidade da dispersão (*betadisper*) não apresentou significância entre os grupos ( $p = 0,1239$ ), confirmando que os efeitos observados não se devem apenas à variabilidade aleatória entre os grupos e validando o uso da PERMANOVA. Nas análises univariadas, o teste de *Kruskal-Wallis* mostrou ausência de diferenças significativas para o comprimento da parte aérea ( $p = 0,209$ ), mas evidenciou diferenças significativas para o comprimento da raiz ( $p = 9,6 \times 10^{-04}$ ) e para o comprimento total ( $p = 0,03$ ). O teste post-hoc de *Dunn*, com correção de *Bonferroni*, indicou que a inoculação *Serratia rubidaea* + *Citricoccus sp.* (T5) promoveu maior crescimento radicular, sendo significativamente diferente do controle não inoculado (T8) ( $p.adj = 0,0470$ ) e da inoculação isolada com BE88 (T3) com  $p.adj = 0,0191$ . Para o comprimento total, a maior diferença foi observada entre o T5 e o controle, mas não se manteve significativa após a correção ( $p.adj = 0,0564$ ).

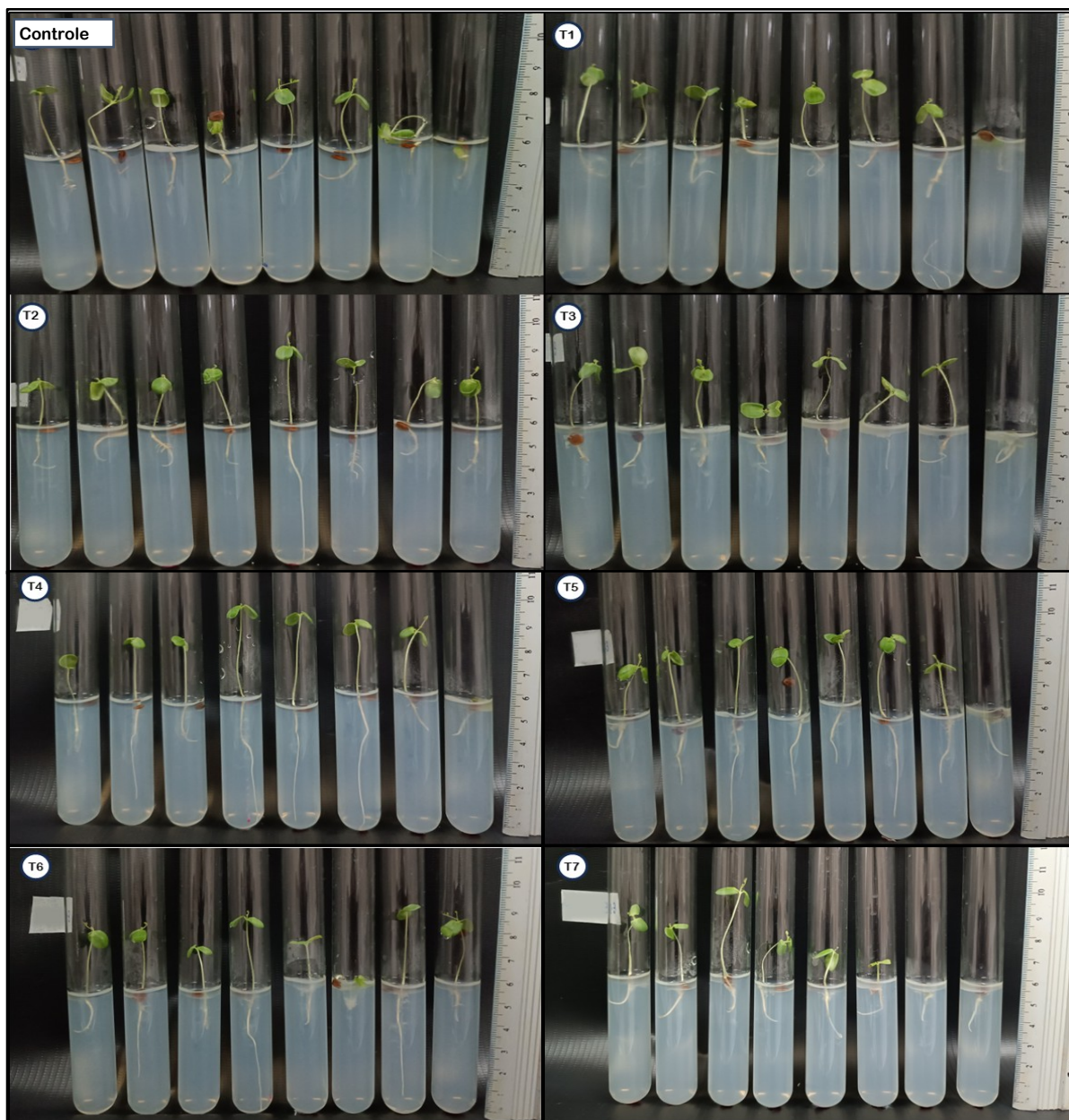
Figura 15 - Crescimento de plântulas de *M. tenuiflora* sob diferentes tratamentos de inoculação bacteriana - primeira execução experimental.



Fonte: O Autor, 2026. Legenda: Boxplots mostram mediana (linha central), primeiro e terceiro quartis (limites da caixa), valores mínimo e máximo dentro de  $1,5 \times$  intervalo interquartil (*whiskers*), valores de cada replicata (pontos pretos) e *outliers* (pontos vermelhos).

A eficiência dos tratamentos consorciados sobre as inoculações individuais e o controle pode ser observada qualitativamente na Figura 16. As plântulas inoculadas com os consórcios (T4), (T5) e (T6) apresentaram maior desenvolvimento da parte aérea e sistema radicular mais desenvolvido em comparação aos demais tratamentos. O controle negativo apresentou plântulas visivelmente menores e maior heterogeneidade entre as réplicas.

Figura 16 - Desenvolvimento de plântulas de *M. tenuiflora* sob inoculação bacteriana. Primeira execução experimental.



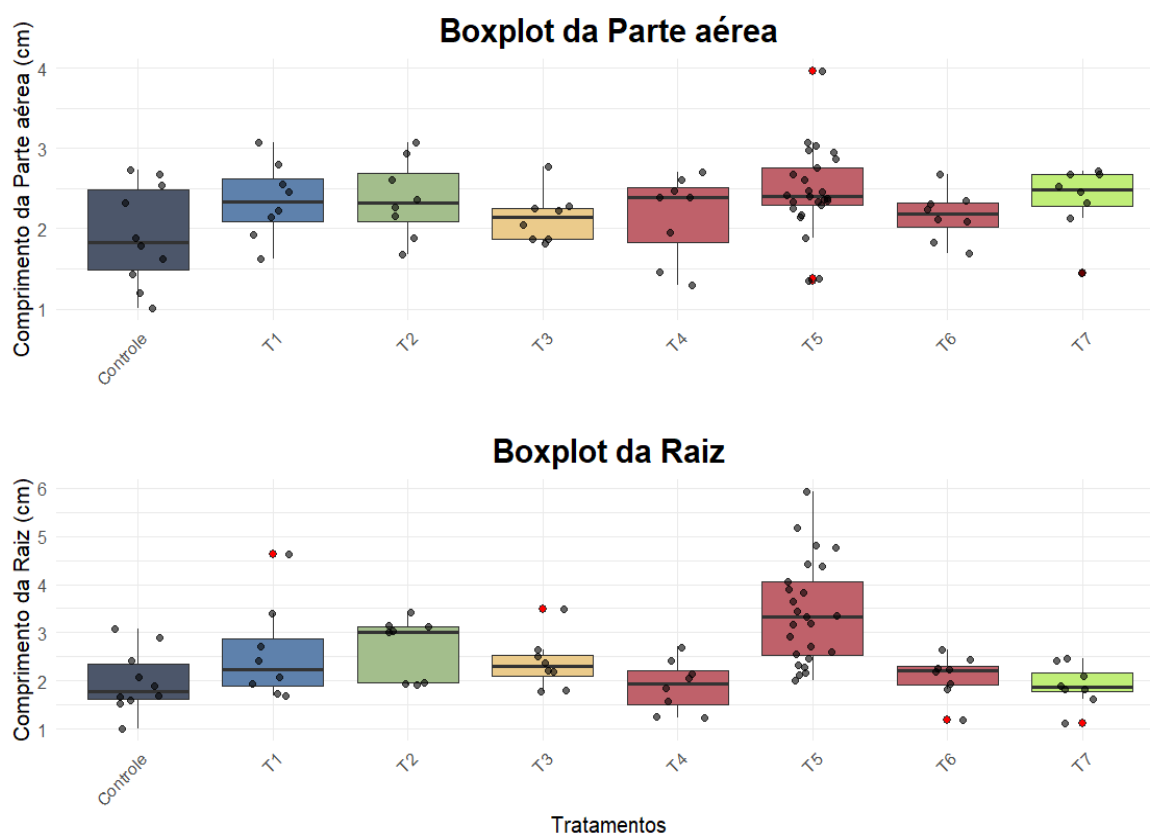
**Fonte:** O Autor, 2026. **Legenda:** Plântulas de *Mimosa tenuiflora* cultivadas aos 15 dias após inoculação bacteriana em meio ágar-água 0,8%. Controle não inoculado; **T1** = BN11 (*Serratia rubidaea*); **T2** = BN22 (*Serratia rubidaea*); **T3** = BE88 (*Citricoccus* sp.); **T4** = BN22+BN11; **T5** = BN22+BE88; **T6** = BN11+BE88; **T7** = BN11+BN22+BE88. Cada painel mostra as oito réplicas do respectivo tratamento. Régua graduada em centímetros à direita de cada painel permite visualização das diferenças de crescimento. n = 8 plântulas por tratamento.

Na segunda execução, o tratamento T5 foi avaliado com 25 réplicas, enquanto os demais tratamentos contaram com oito (8). A análise descritiva revelou padrões similares aos observados na primeira execução, com destaque para o T5 apresentando os maiores valores médios para as variáveis de crescimento (Tabela 5). De modo geral, observou-se variação

expressiva entre os tratamentos e elevada heterogeneidade intra-tratamento, especialmente para as variáveis associadas à emissão foliar.

Para a variável comprimento da raiz, T5 apresentou média de  $3,42 \pm 1,06$  cm e mediana de 3,33 cm, representando aumento de 73% em relação ao controle (média de  $1,98 \pm 0,64$  cm, mediana de 1,79 cm), seguido por T2 (2,69 cm), T1 (2,57) e T3 (2,37). Os menores comprimentos médios de raiz foram observados em T4 (1,90 cm), T7 (1,91) e T8 (1,98). Ademais, o tratamento T5 também apresentou maior variabilidade para essa variável (Coeficiente de Variação = 3,22). O comprimento da parte aérea não apresentou diferenças acentuadas entre os tratamentos (Figura 17).

Figura 17 - Desenvolvimento de plântulas de *M. tenuiflora* sob inoculação bacteriana. Segunda execução experimental.



Fonte: O Autor, 2026.

O número médio de raízes laterais variou entre os tratamentos, com destaque para T5 (2,92), T6 (2,50) e T3 (2,12). Em contraste, T8 novamente apresentou o menor valor médio (0,80). A razão raiz/parte aérea apresentou maior valor médio no tratamento T5 (1,45), seguida por T2 (1,14), T3 (1,13) e T8 (1,12).

Quanto às variáveis relacionadas à emissão foliar, observou-se que a média do número de folhas foi mais elevada em T5 (0,72) e T8 (0,70), seguidas por T1 (0,62) e T2 (0,50). Em T7 não foi registrada emissão foliar (Figura 18). As medianas iguais a zero na maioria dos tratamentos indicam que grande parte das plântulas não apresentou folhas desenvolvidas no período avaliado. O número médio de folíolos também variou amplamente entre os tratamentos, com maiores valores observados em T5 (3,20), T2 (3,12), T8 (2,70) e T1 (2,50). As demais medidas descritivas encontram-se apresentadas na Tabela 5.

Tabela 5 – Dados gerais das variáveis de crescimento de plântulas de *Mimosa tenuiflora* submetidas a diferentes tratamentos de inoculação bacteriana

Parâmetros Gerais do Crescimento								
Dados agrupados por tratamento - 2ª execução								
	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8
Média_n_folha	0.62	0.50	0.12	0.38	0.72	0.38	0.00	0.70
Mediana_n_folha	0.50	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.50
DP_n_folha	0.74	0.76	0.35	0.52	0.79	0.52	0.00	0.82
Var_n_folha	0.55	0.57	0.12	0.27	0.63	0.27	0.00	0.68
Média_n_foliolo	2.50	3.12	0.12	1.00	3.20	1.50	0.00	2.70
Mediana_n_foliolo	0.50	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.50
DP_n_foliolo	3.63	4.58	0.35	1.77	3.98	2.83	0.00	4.62
Var_n_foliolo	13.14	20.98	0.12	3.14	15.83	8.00	0.00	21.34
Média_Aérea	2.35	2.52	2.14	2.16	2.48	2.16	2.37	1.92
Mediana_Aérea	2.34	2.49	2.14	2.39	2.40	2.18	2.49	1.83
DP_Aérea	0.47	0.57	0.32	0.53	0.53	0.31	0.42	0.62
Var_Aérea	0.22	0.32	0.10	0.28	0.28	0.10	0.18	0.39
Média_Raiz	2.57	2.69	2.37	1.90	3.42	2.09	1.91	1.98
Mediana_Raiz	2.24	3.02	2.30	1.95	3.33	2.21	1.86	1.79
DP_Raiz	1.00	0.63	0.54	0.53	1.06	0.44	0.43	0.64
Var_Raiz	1.01	0.40	0.29	0.28	1.11	0.20	0.19	0.41
Média_n_raiz_lat	1.50	2.00	2.12	1.50	2.92	2.50	2.00	0.80
Mediana_n_raiz_lat	0.50	1.00	0.00	1.00	1.00	2.50	0.50	0.00
DP_n_raiz_lat	2.73	2.73	4.22	1.93	3.72	2.14	2.56	1.32
Var_n_raiz_lat	7.43	7.43	17.84	3.71	13.83	4.57	6.57	1.73
Média_dens_raiz_lat	0.76	0.82	0.73	0.76	1.00	1.25	1.04	0.46
Mediana_dens_raiz_lat	0.29	0.40	0.00	0.56	0.30	1.37	0.21	0.00
DP_dens_raiz_lat	1.31	0.99	1.27	0.94	1.52	1.10	1.36	0.80
Var_dens_raiz_lat	1.72	0.98	1.61	0.88	2.32	1.22	1.85	0.64
Média_razao_R_A	1.11	1.14	1.13	0.96	1.45	0.98	0.86	1.12
Mediana_razao_R_A	1.14	1.15	1.14	0.92	1.39	0.93	0.79	1.13
DP_razao_R_A	0.37	0.41	0.29	0.42	0.57	0.27	0.37	0.46
Var_razao_R_A	0.14	0.17	0.08	0.17	0.33	0.07	0.14	0.21

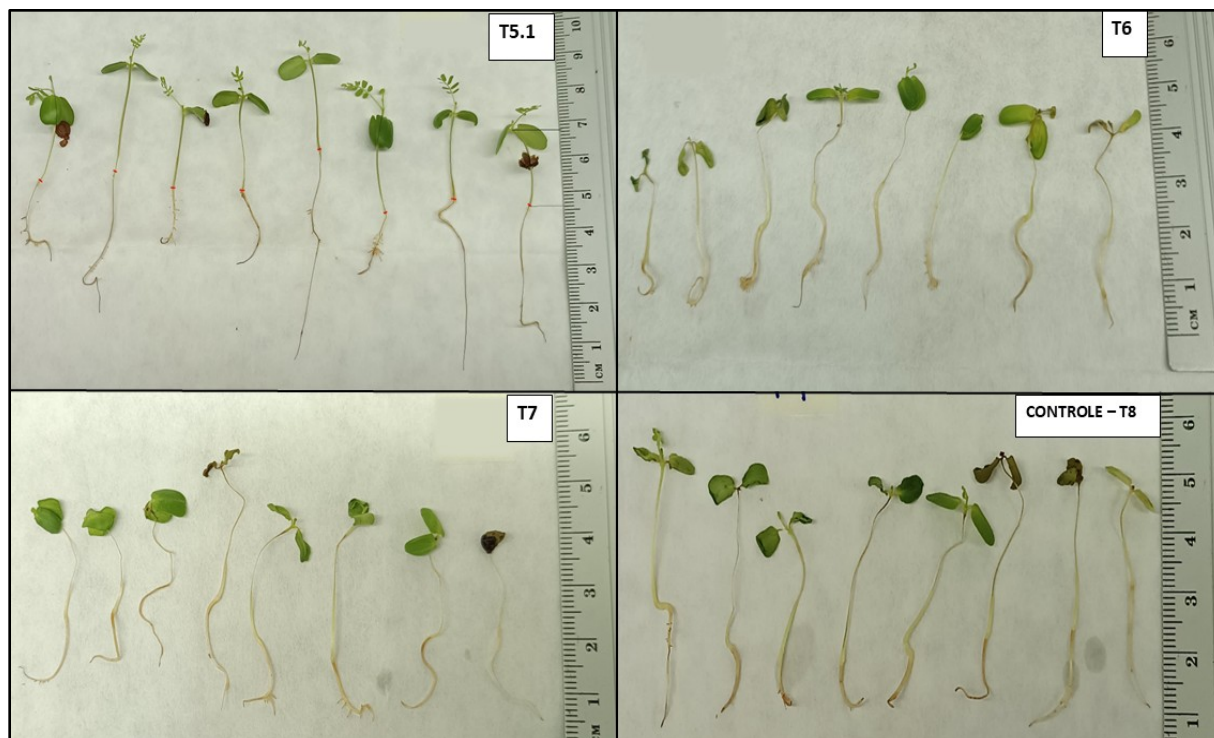
Fonte: O Autor, 2026. Legenda: n = Número; DP = Desvio Padrão; Var = Variância; lat = Lateral; R\_A = Raiz / Parte aérea

A análise multivariada (PERMANOVA), revelou diferenças significativas entre os tratamentos ( $gl = 7$ ,  $F = 1.95$ ,  $p = 0,028$ ,  $R^2 = 0,154$ ), indicando que aproximadamente 15,4% da variação total nos dados pode ser explicada pelos diferentes tratamentos aplicados. O teste

de homogeneidade da dispersão multivariada (betadisper) não apresentou diferenças significativas ( $p = 0,115$ ), validando os resultados da PERMANOVA. A análise de comparações par a par (*pairwise.adonis2*) evidenciou que o tratamento T5 (consórcio BN22+BE88) apresentou diferenças significativas em relação aos tratamentos T3, T4, T7 ( $\text{Pr}(>F) < 0,05$ ) e ao controle não inoculado ( $p = 0,033$ ). A maior magnitude de efeito foi observada na comparação entre T5 e T7 ( $R^2 = 0,131$ ;  $\text{Pr}(>F) = 0,015$ ), indicando que a combinação específica entre BN22 e BE88 promoveu uma resposta distinta no crescimento das plântulas quando comparada a consórcios mais complexos. A verificação da normalidade dos dados pelo teste de *Shapiro–Wilk* indicou que nenhuma das variáveis analisadas apresentou distribuição normal ( $p < 0,05$ ). Dessa forma, foram empregados testes não paramétricos para as análises univariadas.

O teste de *Kruskal–Wallis* revelou diferenças significativas entre os tratamentos para o comprimento da raiz ( $p = 2,07 \times 10^{-5}$ ) e para o comprimento total da plântula ( $p = 4,50 \times 10^{-6}$ ). A razão raiz/parte aérea apresentou valor limítrofe de significância ( $p = 0,0508$ ), enquanto as demais variáveis (comprimento da parte aérea, número de folhas, número de folíolos, número de raízes laterais e densidade de raízes laterais) não apresentaram diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos ( $p > 0,05$ ). Apesar disso, observa-se que no tratamento T5 as plântulas apresentaram maior desenvolvimento foliar e de raízes secundárias (Figura 18). Contudo, esse mesmo tratamento apresentou elevada variabilidade entre as 25 plântulas avaliadas (Tabela 5), o que pode ter reduzido a significância estatística das diferenças observadas. O teste *post-hoc* de *Dunn*, com correção de *Bonferroni*, indicou que o tratamento T5 promoveu maior crescimento radicular, sendo significativamente superior ao controle (T8) ( $p.\text{adj} = 1,03 \times 10^{-3}$ ), ao consórcio triplo ( $p.\text{adj} = 2,17 \times 10^{-3}$ ) e ao consórcio T4 ( $p.\text{adj} = 3,14 \times 10^{-3}$ ). Para a razão raiz/parte aérea, T5 apresentou valor significativamente superior aos observados no controle negativo ( $p.\text{adj} = 0,0425$ ), indicando maior alocação relativa de biomassa para o sistema radicular. Em relação ao comprimento total da plântula, o tratamento T5 apresentou valores significativamente superior ao controle (T8) ( $p.\text{adj} = 1,44 \times 10^{-4}$ ), bem como aos tratamentos T4 ( $p.\text{adj} = 2,22 \times 10^{-3}$ ), T7 ( $p.\text{adj} = 0,0137$ ) e T6 ( $p.\text{adj} = 0,0218$ ). Esses resultados reforçam a eficácia do consórcio *Serratia rubidaea* + *Citricoccus sp.* na promoção do crescimento inicial de *M. tenuiflora* (Figura 18).

Figura 18 - Plântulas de *M. tenuiflora* avaliadas na segunda execução experimental, evidenciando diferenças morfológicas entre os tratamentos.



Legenda: Plântulas de *Mimosa tenuiflora* aos 15 dias após inoculação bacteriana em papel filtro. **T5** = *Serratia rubidaea* + *Citricoccus* sp.; **T6** = *Cellulosimicrobium funkei* + *Citricoccus* sp ; **T7** = *Cellulosimicrobium funkei* + *Serratia rubidaea* + *Citricoccus* sp. **T8** = Controle não inoculado. Os painéis superior e inferior mostram as oito réplicas dos tratamentos. Régua graduada em centímetros à direita de cada painel permite visualização das diferenças de crescimento.

## 8 DISCUSSÃO

Este é o primeiro estudo a caracterizar simultaneamente, por meio de sequenciamento massivo de amplicons do gene 16S rRNA, o microbioma bacteriano total associado à rizosfera e à endosfera radicular de *Mimosa tenuiflora* em área suscetível à desertificação no semiárido brasileiro, distinguindo-se de estudos anteriores que focaram exclusivamente em bactérias nodulíferas (Bontemps *et al.*, 2010; Dias *et al.*, 2021) ou avaliaram compartimentos radiculares de espécies afins em condições controladas (Welmillage *et al.*, 2021). As curvas de rarefação baseadas na riqueza observada ( $q = 0$ ) atingiram platô para ambos os compartimentos analisados, o que indica que o esforço de sequenciamento foi suficiente para capturar a maior parte da diversidade bacteriana presente nas amostras (Figura 5). A estabilização das curvas indica que o aumento no número de leituras não resultaria em acréscimo substancial de novos ASVs, o que evidencia cobertura amostral adequada e confere confiabilidade às análises subsequentes de composição e estrutura comunitária.

Os resultados demonstraram que a diversidade microbiana associada aos diferentes compartimentos vegetais de *M. tenuiflora* em ambiente suscetível à desertificação não se distribui de forma homogênea, o que evidencia um padrão clássico de filtragem ecológica ao longo do gradiente solo–rizosfera–endosfera. A redução significativa da diversidade alfa na endosfera, quando comparada à rizosfera, indica um processo seletivo consistente exercido pelo hospedeiro vegetal, o que favorece um subconjunto funcionalmente adaptado da comunidade microbiana disponível no solo e de outras fontes.

Esse padrão tem sido amplamente descrito como resultado da montagem hierárquica do microbioma vegetal (Bulgarelli *et al.*, 2013; Hardoim *et al.*, 2015), na qual o solo atua como reservatório primário de diversidade, a rizosfera representa uma zona de intensa interação solo-raiz com maior disponibilidade de exsudatos, o que favorece maior diversidade taxonômica, e a endosfera funciona como um nicho altamente restritivo (Philippot *et al.*, 2013). Em um estudo envolvendo 30 espécies de angiospermas, Fitzpatrick *et al.* (2018) observaram que a endosfera apresentou menos de um quarto da diversidade detectada na rizosfera, padrão consistente com seleção microbiana mediada por características fisiológicas e arquitetônicas da planta hospedeira.

Os resultados obtidos no presente estudo para *M. tenuiflora* corroboram esse modelo clássico de filtragem progressiva, uma vez que a endosfera apresentou aproximadamente 44% da riqueza observada na rizosfera. A menor diversidade observada na endosfera não deve ser interpretada como empobrecimento ecológico, mas como

especialização funcional, visto que a colonização endofítica envolve barreiras físicas, reconhecimento molecular e interações metabólicas específicas, que limitam o estabelecimento a um subconjunto da comunidade presente na rizosfera (Hardoim *et al.*, 2015; Vandenkoornhuyse *et al.*, 2015). Esse processo resulta em comunidades menos diversas, porém potencialmente mais especializadas e funcionalmente integradas ao hospedeiro. Em áreas suscetíveis à desertificação, esse padrão ganha ainda mais relevância visto que esses ambientes são caracterizados por forte limitação hídrica, altas temperaturas e solos frequentemente pobres em matéria orgânica. Nesses sistemas, a seleção de microrganismos capazes de tolerar estresse osmótico, radiação e limitação nutricional tende a ser intensa. Assim, a redução de riqueza na endosfera pode refletir um duplo filtro: ambiental (imposto pelo clima e solo) e biológico (imposto pela planta).

A análise de diversidade beta reforça que as diferenças observadas entre os compartimentos radiculares não se restringem à redução de riqueza, mas refletem uma reorganização estrutural consistente da comunidade bacteriana, corroborando o modelo de filtragem progressiva descrito por Bulgarelli *et al.* (2013) e Philippot *et al.* (2013). A separação significativa entre compartimentos indica que a endosfera radicular não constitui uma fração aleatória da microbiota rizosférica, mas o resultado de processos seletivos sucessivos. As amostras de rizosfera se agruparam em um único clado, o que sugere maior homogeneidade estrutural sob influência predominante de condições edáficas e ambientais compartilhadas. Em contraste, as amostras de endosfera radicular formaram três subgrupos distintos, com amostras provenientes de plantas do mesmo cenário ambiental não se agrupando exclusivamente entre si, o que indica que o compartimento endofítico sofre um filtro adicional associado ao hospedeiro, independentemente das condições ambientais locais. O agrupamento observado para a rizosfera, no entanto, deve ser interpretado com cautela à luz do delineamento amostral: a endosfera contou com duas amostras por cenário, permitindo inferência entre cenários, enquanto a rizosfera foi representada por uma única amostra por cenário, o que limita inferências sobre variabilidade interna. Desse modo, o agrupamento observado para a rizosfera pode refletir tanto maior homogeneidade estrutural quanto menor poder de resolução decorrente do número de amostras.

A colonização da endosfera depende não apenas da disponibilidade microbiana no solo, mas da capacidade dos microrganismos de atravessar barreiras físicas e bioquímicas do tecido radicular e de estabelecer interações compatíveis com o metabolismo vegetal. Fatores associados ao hospedeiro incluindo características fenotípicas, exsudação radicular e base

genética atuam como filtros determinísticos que modulam a composição da comunidade interna (Hardoim *et al.*, 2015; Bulgarelli *et al.*, 2013; Trivedi *et al.*, 2020). Esses estudos demonstram que a endosfera representa um subconjunto altamente selecionado da microbiota do solo, estruturado por compatibilidade funcional e interação metabólica com a planta.

A composição taxonômica das comunidades bacterianas associadas às plantas é amplamente descrita como dominada por membros de Pseudomonadota, Actinomycetota e Bacillota nos diferentes compartimentos vegetais, incluindo a rizosfera e a endosfera. Estudos em diferentes espécies botânicas e condições edafoclimáticas demonstram que esses filos representam os principais táxons observados no microbioma vegetal, o que reflete a combinação entre o solo como reservatório microbiano e os filtros impostos pelo hospedeiro (Bulgarelli *et al.*, 2013; Mendes *et al.*, 2013; Trivedi *et al.*, 2020).

O padrão observado neste estudo é consistente com a literatura, uma vez que a rizosfera apresentou dominância de Actinomycetota, Pseudomonadota, Bacillota e Acidobacteriota, acompanhadas por Chloroflexota. Essa configuração é semelhante à descrita para o solo de Irauçuba, onde Pereira *et al.* (2021) relataram predominância de Actinomycetota, Chloroflexota e Pseudomonadota nos diferentes cenários nesse núcleo de desertificação. A manutenção desses grupos na rizosfera sugere que esse compartimento preserva, a assinatura edáfica regional, o que corrobora a ideia de que o solo atua como principal fonte de recrutamento microbiano.

A endosfera radicular, por sua vez, apresentou alteração na hierarquia de dominância, com representatividade relativa de Pseudomonadota superior à observada na rizosfera. Esse rearranjo é compatível com o padrão amplamente descrito para endosferas vegetais, nas quais membros de Pseudomonadota tendem a ser enriquecidos, especialmente grupos com reconhecida capacidade de colonização interna e interação metabólica com o hospedeiro (Hardoim *et al.*, 2015). Embora compartilhe parte da comunidade com a rizosfera, a endosfera evidencia reorganização estrutural que sugere filtragem adicional em nível mais restritivo, refletida especialmente no enriquecimento do complexo *Burkholderia-Caballeronia-Paraburkholderia*, grupo de reconhecida capacidade de colonização endofítica e associação simbiótica com leguminosas (Estrada-de los Santos *et al.*, 2018).

A elevada abundância de Bacillota na rizosfera, predominantemente composta por gêneros esporulantes, sugere adaptação a estresses do solo por meio da formação de endósporos, o que confere resistência a condições adversas como dessecação e limitação nutricional (Nicholson *et al.*, 2000; Borriss, 2011). No entanto, essa capacidade de resistência

não se traduz necessariamente em competência para colonização endofítica, uma vez que esses táxons enfrentam barreiras físicas e reconhecimento imune pela planta para acessar o interior radicular. A análise de abundância diferencial (DESeq2) corroborou esse padrão, ao identificar 10 gêneros enriquecidos na rizosfera, predominantemente pertencentes a Actinomycetota e Bacillota, e apenas *Rhizobium* como gênero significativamente enriquecido na endosfera, o que reforça a especificidade da filtragem hospedeiro-mediada no compartimento interno. A manutenção de Actinomycetota em alta abundância em todos os compartimentos indica versatilidade ecológica desse filo, capaz de prosperar em condições oligotróficas e copiotróficas devido a metabolismo diversificado e tolerância a múltiplos estresses (Barka *et al.*, 2016).

A análise taxonômica em nível de gênero evidenciou reorganização substancial entre os compartimentos radiculares. A rizosfera foi caracterizada por dominância e recorrência de gêneros tipicamente edáficos, como *Conexibacter*, *Crossiella*, *Bryobacter*, *Neobacillus* e *Niallia*, o que reflete condições edáficas específicas de solos degradados da Caatinga. Gêneros como *Conexibacter* (Actinomycetota) são típicos de solos oligotróficos áridos, com metabolismo versátil para degradação de matéria orgânica recalcitrante e tolerância a baixa disponibilidade hídrica (Diatta *et al.*, 2020). Sua dominância na rizosfera pode refletir adaptação ao microambiente edáfico local mais do que recrutamento ativo pela planta. O enriquecimento de grupos esporulantes (*Neobacillus*, *Lysinibacillus*, *Niallia*) na rizosfera, mas não na endosfera, sugere que, embora sejam favorecidos pela disponibilidade de exsudatos e pela capacidade de resistir a estresses do solo via esporulação, esses táxons provavelmente enfrentam barreiras para colonização endofítica.

Em contraste, a endosfera apresentou núcleo estrutural mais restrito, dominado pelo complexo *Burkholderia*–*Caballeronia*–*Paraburkholderia*, seguido por *Mycobacterium* e *Klebsiella*. O enriquecimento desse complexo na endosfera radicular é consistente com relatos prévios de associação simbiótica de *M. tenuiflora* com fixadores de nitrogênio do gênero *Paraburkholderia* (Bontemps *et al.*, 2010; Dias *et al.*, 2021). Bactérias desse complexo, após reclassificação taxonômica, abrigam  $\beta$ -rizóbios da família Burkholderiaceae especializados em nodulação de leguminosas tropicais da subfamília Mimosoideae (Estrada-de los Santos *et al.*, 2018). Além da fixação biológica de nitrogênio, *Paraburkholderia* apresenta capacidades adicionais de promoção de crescimento, como solubilização de fosfato, produção de auxinas, síntese de ACC-deaminase e biocontrole de fitopatógenos (Compant *et al.*, 2005; Coenye; Vandamme, 2003), o que pode justificar sua manutenção em alta abundância na endosfera

radicular não nodular. O enriquecimento de *Rhizobium* na endosfera é compatível com sua reconhecida capacidade de associação íntima com raízes de leguminosas (Andrews; Andrews, 2017; Yang *et al.*, 2022).

O microbioma core foi definido com base nos gêneros simultaneamente mais frequentes e mais abundantes em cada compartimento. Na endosfera radicular, o core foi caracterizado pela recorrência consistente do complexo *Burkholderia–Caballeronia–Paraburkholderia*, *Bradyrhizobium*, *Mycobacterium*, *Acidibacter* e *Neobacillus*. A estabilidade desses gêneros entre as amostras sugere que sua presença não é aleatória, mas representa associação recorrente e seletiva com o ambiente interno radicular, o que sustenta sua consolidação no core endofítico. Na rizosfera, o core incluiu gêneros como *Conexibacter*, *Bryobacter* e *Crossiella*, além de Bacillota esporulantes como *Neobacillus* e *Niallia*, cuja recorrência entre as amostras reforça a forte influência do solo como reservatório microbiano primário. Os gêneros *Crossiella* e *Conexibacter* são descritos como habitantes comuns de solos oligotróficos (Barka *et al.*, 2016; Mao *et al.*, 2024), enquanto Bacillota esporulantes apresentam reconhecida tolerância a estresses ambientais por meio da formação de endósporos (Nicholson *et al.*, 2000).

Os resultados da análise de *SourceTracker* corroboraram o modelo de montagem hierárquica do microbioma radicular, evidenciado pela baixa contribuição entre compartimentos aliada à elevada fração de origem não atribuída, especialmente na endosfera (83,5%). Esses achados sustentam o modelo de seleção em dois estágios descrito por Bulgarelli *et al.* (2013), no qual ocorre filtragem progressiva do solo para a rizosfera e dela para o interior radicular. A elevada proporção de origem não atribuída sugere contribuição de múltiplas fontes ambientais, como solo, sementes e atmosfera, na colonização endofítica, o que reflete o histórico de associação microbiana da espécie (Trivedi *et al.*, 2020).

A caracterização da diversidade e composição do microbioma associado às raízes fornece o contexto necessário para avaliar como a inoculação de isolados selecionados de *M. tenuiflora* influencia diretamente o desenvolvimento das plântulas. A inoculação bacteriana exerceu efeito significativo no crescimento radicular inicial, o que confirma o potencial dos isolados endofíticos em estimular o desenvolvimento radicular. Esse resultado é consistente com a literatura que aponta o sistema radicular como o primeiro a responder às interações com microrganismos promotores de crescimento, por meio de mecanismos como produção de AIA, sideróforos e ACC-deaminase (Kshetri *et al.*, 2019). O estudo não identificou efeitos significativos nas variáveis foliares durante o período experimental de 15 dias, o que pode estar

relacionado ao estágio inicial de desenvolvimento, em que os cotilédones ainda não haviam caído e a parte aérea se encontrava em fase de transição, ou indicar que a inoculação não exerce influência direta sobre o crescimento foliar nesse período.

Entre os isolados testados, *Serratia rubidaea* destaca-se por sua versatilidade funcional, com capacidade de promover o crescimento vegetal e atividade nematocida atribuída à produção de biosurfactantes e compostos bioativos como serratomolídeos especificamente amino-lipídios cíclicos (depsipeptídeos) que reduzem populações de nematoides em plantas hospedeiras (Méndez-Santiago *et al.*, 2021; Kulkova *et al.*, 2024). *Citricoccus* sp., por sua vez, descrito como actinobactéria osmotolerante, demonstrou capacidade de promover germinação e crescimento de plantas sob condições de estresse osmótico, como observado em cebola (Selvakumar *et al.*, 2015), o que sugere que o gênero pode contribuir para a tolerância das plantas às condições de limitação hídrica características do semiárido brasileiro. A combinação entre *Serratia* e *Citricoccus* no consórcio BN22+BE88 resultou em desempenho superior aos demais tratamentos, o que indica complementaridade funcional entre os isolados e reforça que a seleção de combinações específicas de microrganismos é determinante para o sucesso da inoculação. Esses achados evidenciam o potencial de consórcios endofíticos nativos como bioinoculantes promissores para leguminosas em ambientes semiáridos, com perspectivas de aplicação em estratégias de restauração ecológica da Caatinga e recuperação de áreas degradadas por desertificação.

## 9 CONCLUSÃO

Este estudo evidenciou que a diversidade microbiana associada a *Mimosa tenuiflora* em ambiente suscetível à desertificação não se distribui de forma homogênea, refletindo padrão clássico de filtragem ecológica ao longo do gradiente solo-rizosfera-endosfera. A rizosfera apresentou maior diversidade que a endosfera, porém a endosfera, embora compartilhe parte da comunidade rizosférica, evidenciou reorganização estrutural sugerindo filtragem adicional mais restritiva. Essa compartimentalização resultou em partição funcional clara: endosfera dominada por Pseudomonadota, enriquecida em fixadores de nitrogênio (*Burkholderia-Caballeronia-Paraburkholderia*) e bactérias promotoras do crescimento de plantas multifuncionais (*Klebsiella, Mycobacterium*), enquanto a rizosfera apresentou maior abundância de Actinomycetota oligotróficas (*Conexibacter*) e Bacillota esporulantes.

A validação experimental demonstrou que o consórcio endofítico formado por *Serratia rubidaea* + *Citricoccus sp.* (T5) promoveu aumento no crescimento radicular de plântulas, superando inoculações individuais e confirmando complementaridade funcional entre isolados. Os resultados demonstram que *M. tenuiflora* recruta ativamente endófitos com múltiplas capacidades de tolerância a estresses abióticos, indicando que bactérias de plantas pioneiras da Caatinga são candidatas promissoras para formulação de bioinoculantes visando acelerar a recuperação de áreas suscetíveis à desertificação.

O uso de táxons naturalmente associados a plantas pioneiras da Caatinga em estratégias de inoculação pode acelerar processos de restauração ecológica, aumentando eficiência de plantios de recuperação e reduzindo custos de manejo.

Estudos futuros envolvendo metagenômica funcional, experimentos de inoculação *in situ* (campo), e análises comparativas entre os cenários com diferentes graus de degradação permitirão consolidar o conhecimento gerado e viabilizar aplicações biotecnológicas concretas. A integração de abordagens moleculares, microbiológicas e ecológicas será essencial para elucidar os mecanismos que sustentam a resiliência de *M. tenuiflora* e traduzir esse conhecimento em tecnologias aplicáveis a programas de combate à desertificação no semiárido brasileiro.

## REFERÊNCIAS

- ALI, M. A. *et al.* The good, the bad, and the ugly of rhizosphere microbiome. *In*: SINGH, V. K. *et al.* (ed.). **Probiotics and Plant Health**. Singapore: Springer Singapore, 2017. p. 253–290.
- ALMEIDA, C. L. de *et al.* Fallow reduces soil losses and increases carbon stock in Caatinga. **Floresta e Ambiente**, Seropédica, v. 24, p. e20160175, 2017. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1590/2179-8087.017516>. Acesso em: 10 dez. 2025.
- ALVARES, C. A. *et al.* Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, Stuttgart, v. 22, n. 6, p. 711–728, 2013. DOI: DOI: 10.1127/0941-2948/2013/0507. Disponível em: [https://www.schweizerbart.de/papers/metz/detail/22/82078/Koppen\\_s\\_climate\\_classification\\_map\\_for\\_Brazil](https://www.schweizerbart.de/papers/metz/detail/22/82078/Koppen_s_climate_classification_map_for_Brazil). Acesso em: 01 ago. 2024.
- ANDRADE, J. V. T. **Bioprospecção de bactérias promotoras do crescimento de plantas na microbiota endofítica de *Mimosa tenuiflora* (Willd) Poir**. 2024. Dissertação (Mestrado em Biotecnologia) – Programa de Pós-Graduação em Biotecnologia de Recursos Naturais, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2024.
- ANDREWS, M.; ANDREWS, M. E. Specificity in legume-rhizobia symbioses. **International Journal of Molecular Sciences**, Basel, v. 18, n. 4, p. 705, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/ijms18040705>. Acesso em: 10 jun. 2025
- ANTONGIOVANNI, M.; VENTICINQUE, E. M.; FONSECA, C. R. Fragmentation patterns of the Caatinga drylands. **Landscape Ecology**, Dordrecht, v. 33, n. 8, p. 1353–1367, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0672-6>. Acesso em 05 abr. 2025.
- AQUINO, C. M. S. **Estudo da degradação/desertificação no núcleo de São Raimundo Nonato – Piauí**. 2010. Tese (Doutorado em Geografia) – Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão, 2010.
- ARAÚJO, H. F. P. *et al.* Human disturbance is the major driver of vegetation changes in the Caatinga dry forest region. **Scientific Reports**, Londres, v. 13, n. 1, p. 18440, 2023. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41598-023-45571-9>. Acesso em: 01 nov. 2025.
- ARAÚJO, M. de S.; ANDRADE, G. de C. Métodos para superar a dormência tegumentar em sementes de jurema-preta (*Mimosa hostilis* Benth.). **Boletim de Pesquisa Florestal**, Colombo, n. 6/7, p. 26–32, jun./dez. 1983.
- ARAÚJO, W. L. *et al.* Variability and interactions between endophytic bacteria and fungi isolated from leaf tissues of citrus rootstocks. **Canadian Journal of Microbiology**, Ottawa, v. 47, n. 3, p. 229–236, 2001. DOI: 10.1139/w00-146. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/11315114/>. Acesso em: 01 nov. 2025.

BAKKE, I. A. *et al.* Forage yield and quality of a dense thorny and thornless "jurema-preta" stand. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 42, n. 3, p. 341–347, 2007. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2007000300006>. Acesso em: 04 mai. 2025.

BARKA, E. A. *et al.* Taxonomy, physiology, and natural products of Actinobacteria. **Microbiology and Molecular Biology Reviews**, Washington, v. 80, n. 1, p. 1–43, 2016. Disponível em: <https://10.1128/MMBR.00019-15>. Acesso em: 04 dez. 2025.

BASHAN, Y. *et al.* Advances in plant growth-promoting bacterial inoculant technology: formulations and practical perspectives (1998–2013). **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 378, n. 1–2, p. 1–33, 2014. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11104-013-1956-x#citeas>. Acesso em: 04 dez. 2025.

BASU, A. *et al.* Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) as green bioinoculants: recent developments, constraints, and prospects. **Sustainability**, Basel, v. 13, n. 3, p. 1140, 2021. DOI: Disponível em: <https://doi.org/10.3390/su13031140>. Acesso em: 11 mai. 2025.

BERG, G. *et al.* Microbiome definition re-visited: old concepts and new challenges. **Microbiome**, Londres, v. 8, n. 1, p. 103, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1186/s40168-020-00875-0>. Acesso em: 04 nov. 2025.

BOKHARI, A. *et al.* Bioprospecting desert plant *Bacillus* endophytic strains for their potential to enhance plant stress tolerance. **Scientific Reports**, Londres, v. 9, n. 1, p. 18154, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41598-019-54685-y>. Acesso em: 20 nov. 2025.

BONTEMPS, C. *et al.* Burkholderia species are ancient symbionts of legumes. **Molecular Ecology**, Londres, v. 19, n. 1, p. 44–52, 2010. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04458.x>. Acesso em: 20 dez. 2025.

BOON, E. *et al.* Interactions in the microbiome: communities of organisms and communities of genes. **FEMS Microbiology Reviews**, Oxford, v. 38, n. 1, p. 90–118, 2014. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/1574-6976.12035>. Acesso em: 20 dez. 2025.

BORRISS, R. Use of plant-associated *Bacillus* strains as biofertilizers and biocontrol agents in agriculture. In: MAHESHWARI, D. K. (ed.). **Bacteria in Agrobiolgy: Plant Growth Responses**. Berlin: Springer Berlin Heidelberg, 2011. p. 41–76.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. **Programa de Ação Nacional de Combate à Desertificação e Mitigação dos Efeitos da Seca – PAN-Brasil**. Brasília: Secretaria de Recursos Hídricos, 2005.

BULGARELLI, D. *et al.* Structure and functions of the bacterial microbiota of plants. **Annual Review of Plant Biology**, San Mateo, v. 64, n. 1, p. 807–838, 2013. DOI:

10.1146/annurev-arplant-050312-120106 Disponível em: <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050312-120106>. Acesso em: 20 dez. 2025.

CALLAHAN, B. J. *et al.* DADA2: high-resolution sample inference from Illumina amplicon data. **Nature Methods**, Londres, v. 13, n. 7, p. 581–583, 2016. DOI: 10.1038/nmeth.3869. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/nmeth.3869>. Acesso em: 20 jan. 2026.

CAPORASO, J. G. *et al.* Global patterns of 16S rRNA diversity at a depth of millions of sequences per sample. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 108, supl. 1, p. 4516–4522, 2011. DOI: 10.1073/pnas.1000080107. Disponível em: <https://www.pnas.org/doi/epdf/10.1073/pnas.1000080107>. Acesso em: 20 fev. 2025.

CARDOSO, E. J. B. N.; ANDREOTE, F. D. **Microbiologia do solo** [recurso eletrônico]. 2. ed. Piracicaba: ESALQ/USP, 2016. Disponível em: <<http://www.livrosabertos.abcd.usp.br/portaldelivrosUSP/catalog/book/109>>. Acesso em: 27 set. 2026.

CARVALHO DA COSTA, R.; SOARES DE ARAÚJO, F.; WILSON LIMA-VERDE, L. Flora and life-form spectrum in an area of deciduous thorn woodland (caatinga) in northeastern Brazil. **Journal of Arid Environments**, Londres, v. 68, n. 2, p. 237–247, 2007. DOI: 10.1038/nmeth.3869. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2006.06.003>. Acesso em: 20 jan. 2026.

CARVALHO, P. E. R. **Espécies arbóreas brasileiras**. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica; Colombo: Embrapa Florestas, v. 4, 2010.

CGEE. **Desertificação, degradação da terra e secas no Brasil**. Brasília, DF: CGEE, 2016. 252 p.

CHATURVEDI, R. K.; RAGHUBANSHI, A. S.; SINGH, J. S. Plant functional traits with particular reference to tropical deciduous forests: a review. **Journal of Biosciences**, Bangalore, v. 36, n. 5, p. 963–981, 2011. DOI: 10.1007/s12038-011-9159-1. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s12038-011-9159-1>. Acesso em: 21 jan. 2025.

CHAUDHARY, P. *et al.* Editorial: bioinoculants with nano-compounds to improve soil health: a step toward sustainable agriculture. **Frontiers in Environmental Science**, Lausanne, v. 11, p. 1270002, 2023. DOI: 10.3389/fenvs.2023.1270002. Disponível em: <https://doi.org/10.3389/fenvs.2023.1270002>. Acesso em: 15 abr. 2025.

CHEN, S. *et al.* fastp: an ultra-fast all-in-one FASTQ preprocessor. **Bioinformatics**, Oxford, v. 34, n. 17, p. i884–i890, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty560>. Acesso em: 12 mai. 2025.

- CHERIF, H. *et al.* Oasis desert farming selects environment-specific date palm root endophytic communities and cultivable bacteria that promote resistance to drought. **Environmental Microbiology Reports**, Hoboken, v. 7, n. 4, p. 668–678, 2015. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/1758-2229.12304>. Acesso em: 20 abr. 2025.
- COENYE, T.; VANDAMME, P. Diversity and significance of Burkholderia species occupying diverse ecological niches. **Environmental Microbiology**, Oxford, v. 5, n. 9, p. 719–729, 2003. Disponível em: <https://10.1046/j.1462-2920.2003.00471.x>. Acesso em: 20 jun. 2025.
- COLEINE, C. *et al.* Dryland microbiomes reveal community adaptations to desertification and climate change. **The ISME Journal**, Londres, v. 18, n. 1, 2024. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/ismejo/wrae056>. Acesso em: 05 abr. 2025.
- COMPANT, S. *et al.* Use of plant growth-promoting bacteria for biocontrol of plant diseases: principles, mechanisms of action, and future prospects. **Applied and Environmental Microbiology**, Washington, v. 71, n. 9, p. 4951–4959, 2005. Disponível em: <https://doi.org/10.1128/AEM.71.9.4951-4959.2005>. Acesso em: 05 abr. 2025.
- COUTINHO, L. M. O conceito de bioma. **Acta Botanica Brasilica**, Feira de Santana, v. 20, n. 1, p. 13–23, 2006. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/S0102-33062006000100002>. Acesso em: 10 mar. 2025.
- D'ODORICO, P. *et al.* Global desertification: drivers and feedbacks. **Advances in Water Resources**, Amsterdam, v. 51, p. 326–344, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.advwatres.2012.01.013>. Acesso em: 10 mar. 2025.
- DIAS JÚNIOR, A. F. *et al.* Pyrolysis and wood by-products of species from the Brazilian semi-arid region. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 46, n. 117, 2018. Disponível em: <https://dx.doi.org/10.18671/scifor.v46n117.06>. Acesso em: 15 fev. 2025.
- DIAS, M. A. M. *et al.* *Paraburkholderia* spp. are the main rhizobial microsymbionts of *Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poir. in soils of the Brazilian tropical dry forests (Caatinga biome). **Systematic and Applied Microbiology**, Jena, v. 44, n. 3, p. 126208, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.syapm.2021.126208>. Acesso em: 25 jan. 2025.
- DIATTA, S. B. D. *et al.* Composition and diversity of soil bacterial communities along an environmental gradient in the Sudano-sahelian region of Senegal. **Open Journal of Soil Science**, Irvine, v. 10, n. 02, p. 58–89, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.4236/ojss.2020.102004>. Acesso em: 30 ago. 2025.
- DRUMOND, M. A.; KIILL, L. H. P.; NASCIMENTO, C. E. S. Inventário e sociabilidade de espécies arbóreas e arbustivas da Caatinga na região de Petrolina, PE. **Brasil Florestal**, Brasília, v. 74, p. 37–43, 2002.

DUNN, O. J. Multiple comparisons among means. **Journal of the American Statistical Association**, Londres, v. 56, n. 293, p. 52–64, 1961. Disponível em: <https://doi.org/10.2307/2282330>. Acesso em 10 jan. 2026.

DURÁN, J.; DELGADO-BAQUERIZO, M. Vegetation structure determines the spatial variability of soil biodiversity across biomes. **Scientific Reports**, Londres, v. 10, n. 1, p. 21500, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41598-020-78483-z>. Acesso em: 08 set. 2025.

EDWARDS, J. *et al.* Structure, variation, and assembly of the root-associated microbiomes of rice. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 112, n. 8, p. E911–E920, 2015.

ESTRADA-DE LOS SANTOS, P. *et al.* Whole genome analyses suggests that *Burkholderia* sensu lato contains two additional novel genera (*Mycetohabitans* gen. nov., and *Trinickia* gen. nov.): implications for the evolution of diazotrophy and nodulation in the Burkholderiaceae. **Genes**, Basel, v. 9, n. 8, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/genes9080389>. Acesso em: 10 nov. 2025.

FERNANDES, S. P. dos S. *et al.* Survival and growth of planted and naturally established trees in a degraded caatinga area. **Revista Caatinga**, Mossoró, v. 37, 2024. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/1983-21252024v37i11788rc>. Acesso em: 13 mai. 2025

FIERER, N. *et al.* Cross-biome metagenomic analyses of soil microbial communities and their functional attributes. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 109, n. 52, p. 21390–21395, 2012. Disponível em: <https://doi.org/10.1073/pnas.1215210110>. Acesso em: 25 jan. 2025.

FITTER, A. H. An architectural approach to the comparative ecology of plant root systems. **New Phytologist**, Lancaster, v. 106, p. 61–77, 2008. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1987.tb04683.x>. Acesso em: 20 fev. 2025.

FITZPATRICK, C. R. *et al.* Assembly and ecological function of the root microbiome across angiosperm plant species. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 115, n. 6, p. E1157–E1165, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1073/pnas.1717617115>. Acesso em: 05 mar. 2025.

**FLORA e Funga do Brasil**. Rio de Janeiro: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2025. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB128461>. Acesso em: 30 dez. 2025.

FREITAS, A. D. S. de *et al.* Characteristics of nodule bacteria from *Mimosa* spp. grown in soils of the Brazilian semiarid region. **African Journal of Microbiology Research**, Delta, v. 8, n. 8, p. 788–796, 2014. Disponível em: <https://doi.org/10.5897/AJMR2013.6518>. Acesso em: 30 jan. 2026.

GLICK, B. R. Plant growth-promoting bacteria: mechanisms and applications. **Scientifica**, London, v. 2012, p. 963401, 2012. DOI: 10.6064/2012/963401. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24278762/>. Acesso em: 20 mar. 2025.

GU, Z.; EILS, R.; SCHLESNER, M. Complex heatmaps reveal patterns and correlations in multidimensional genomic data. **Bioinformatics**, Oxford, v. 32, n. 18, p. 2847–2849, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btw313>. Acesso em: 10 jan. 2026.

GYANESHWAR, P. *et al.* Legume-nodulating betaproteobacteria: diversity, host range, and future prospects. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, Saint Paul, v. 24, n. 11, p. 1276–1288, 2011. Disponível em: <https://doi.org/10.1094/MPMI-06-11-0172>. Acesso em: 25 jun. 2025.

HANAN, N. P. *et al.* A role for drylands in a carbon neutral world? **Frontiers in Environmental Science**, Lausanne, v. 9, p. 786087, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.3389/fenvs.2021.786087>. Acesso em: 05 fev. 2025.

HARDOIM, P. R. *et al.* The hidden world within plants: ecological and evolutionary considerations for defining functioning of microbial endophytes. **Microbiology and Molecular Biology Reviews**, Washington, v. 79, n. 3, p. 293–320, 2015. Disponível em: <https://doi.org/10.1128/MMBR.00050-14>. Acesso em: 05 fev. 2025.

HAUFF, S. N. **Representatividade do Sistema Nacional de Unidades de Conservação na Caatinga**. Brasília: PNUD – Programa das Nações Unidas para o Desenvolvimento, Projeto BRA/00/021, set. 2010.

HILTNER, L. Über neuere Erfahrungen und Probleme auf dem Gebiet der Bodenbakteriologie und unter besonderer Berücksichtigung der Gründüngung und Brache. **Arbeiten der Deutschen Landwirtschaftlichen Gesellschaft**, Frankfurt, v. 98, 1904.

HUANG, J. *et al.* Accelerated dryland expansion under climate change. **Nature Climate Change**, Londres, v. 6, n. 2, p. 166–171, 2016.

HUNGRIA, M.; MENDES, I. C. Nitrogen fixation with soybean: the perfect symbiosis? *In*: DE BRUIJN, F. J. (ed.). **Biological Nitrogen Fixation**. Hoboken: John Wiley & Sons, 2015. p. 1009–1024.

KOUTROULIS, A. G. Dryland changes under different levels of global warming. **The Science of the Total Environment**, [s.l.], v. 655, p. 482–511, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.11.215>. Acesso em: 01 mar. 2025.

KSHETRI, L.; NASEEM, F.; PANDEY, P. Role of *Serratia* sp. as biocontrol agent and plant growth stimulator, with prospects of biotic stress management in plant.

SAYYED, R. Z. (ed.). **Plant Growth Promoting Rhizobacteria for Sustainable Stress Management**. Singapore: Springer Singapore, 2019. p. 169–200.

KULKOVA, I.; WRÓBEL, B.; DOBRZYŃSKI, J. *Serratia* spp. as plant growth-promoting bacteria alleviating salinity, drought, and nutrient imbalance stresses. **Frontiers in Microbiology**, Lausanne, v. 15, p. 1342331, 2024. Disponível em: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1342331>. Acesso em: 03 dez. 2025.

LACERDA-JÚNIOR, G. V. *et al.* Land use and seasonal effects on the soil microbiome of a Brazilian dry forest. **Frontiers in Microbiology**, Lausanne, v. 10, p. 648, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00648>. Acesso em: 13 mai. 2025.

LEAL, I. R. *et al.* Changing the course of biodiversity conservation in the Caatinga of northeastern Brazil. **Conservation Biology**, Malden, v. 19, n. 3, p. 701–706, 2005. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00703.x>. Acesso em: 13 mai. 2026.

LEAL, L. C.; ANDERSEN, A. N.; LEAL, I. R. Anthropogenic disturbance reduces seed-dispersal services for myrmecochorous plants in the Brazilian Caatinga. **Oecologia**, Berlin, v. 174, n. 1, p. 173–181, 2014. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2740-6>. Acesso em: 13 mai. 2026.

LIMA, J. L. S. de. **Plantas forrageiras das caatingas: usos e potencialidades**. Petrolina: EMBRAPA-CPATSA; PNE; RBG-KEW, 1996. 44 p. ISBN 85-85763-11-6.

LIU, A. *et al.* Interaction and regulation of carbon, nitrogen, and phosphorus metabolisms in root nodules of legumes. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 9, p. 1860, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01860>. Acesso em: 10 nov. 2024.

LONG, S. R. Rhizobium-legume nodulation: life together in the underground. **Cell**, Cambridge, v. 56, n. 2, p. 203–214, 1989.

LOVE, M. I.; HUBER, W.; ANDERS, S. Moderated estimation of fold change and dispersion for RNA-seq data with DESeq2. **Genome Biology**, Londres, v. 15, n. 12, p. 550, 2014. Disponível em: <https://doi.org/10.1186/s13059-014-0550-8>. Acesso em: 14 mar. 2025.

LUO, W. *et al.* Coupling root diameter with rooting depth to reveal the heterogeneous assembly of root-associated bacterial communities in soybean. **Frontiers in Microbiology**, Lausanne, v. 12, p. 783563, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.783563>. Acesso em: 14 jul. 2025.

MAESTRE, F. T. *et al.* Biogeography of global drylands. **New Phytologist**, Lancaster, v. 231, n. 2, p. 540–558, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/nph.17395>. Acesso em: 15 out. 2025.

MAESTRE, F. T. *et al.* Structure and functioning of dryland ecosystems in a changing world. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, [s.l.], v. 47, n. 1, p. 215–237, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-121415-032311>. Acesso em: 10 dez. 2025.

MAIA, G. N. **Caatinga: árvores e arbustos e suas utilidades**. 2. ed. Fortaleza: Printcolor Gráfica e Editora, 2012. 413 p. ISBN 978-85-61315-17-7.

MAKHALANYANE, T. P. *et al.* Microbial ecology of hot desert edaphic systems. **FEMS Microbiology Reviews**, Oxford, v. 39, n. 2, p. 203–221, 2015. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/femsre/fuu011>. Acesso em: 06 mar. 2025.

MÄNNISTÖ, M. K. *et al.* Acidobacteria dominate the active bacterial communities of Arctic tundra with widely divergent winter-time snow accumulation and soil temperatures. **FEMS Microbiology Ecology**, Oxford, v. 84, n. 1, p. 47–59, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/1574-6941.12035>. Acesso em: 06 mar. 2025.

MAO, H. *et al.* Effects of core soil microbial taxa on soil carbon source utilization under different long-term fertilization treatments in Ultisol. **Soil Ecology Letters**, Singapura, v. 6, n. 4, 2024. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s42832-024-0241-7>. Acesso em 12 nov. 2025.

MARASCO, R. *et al.* A drought resistance-promoting microbiome is selected by root system under desert farming. **PLoS One**, São Francisco, v. 7, n. 10, p. e48479, 2012. Disponível em: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0048479>. Acesso em 27 set. 2025.

MARENGO, J. A. *et al.* Assessing drought in the drylands of northeast Brazil under regional warming exceeding 4 °C. **Natural Hazards**, Dordrecht, v. 103, n. 2, p. 2589–2611, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s11069-020-04097-3>. Acesso em 20 jan. 2025.

MARTIN, M. Cutadapt removes adapter sequences from high-throughput sequencing reads. **EMBnet.journal**, Uppsala, v. 17, n. 1, p. 10, 2011. Disponível em: <https://doi.org/10.14806/ej.17.1.200>. Acesso em: 14 dez. 2025.

MCCORMACK, M. L. *et al.* Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. **New Phytologist**, Lancaster, v. 207, n. 3, p. 505–518, 2015. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/nph.13363>. Acesso em: 10 jul. 2025.

MCMURDIE, P. J.; HOLMES, S. phyloseq: an R package for reproducible interactive analysis and graphics of microbiome census data. **PLoS One**, São Francisco, v. 8, n. 4, p. e61217, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0061217>. Acesso em 22 nov. 2025.

MENDES, R.; GARBEVA, P.; RAAIJMAKERS, J. M. The rhizosphere microbiome: significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms.

**FEMS Microbiology Reviews**, Oxford, v. 37, n. 5, p. 634–663, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/1574-6976.12028>. Acesso em: 10 nov. 2024.

MÉNDEZ-SANTIAGO, E. W. *et al.* *Serratia* sp., an endophyte of *Mimosa pudica* nodules with nematicidal, antifungal activity and growth-promoting characteristics. **Archives of Microbiology**, Heidelberg, v. 203, n. 2, p. 549–559, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s00203-020-02051-2>. Acesso em: 30 jan. 2026.

MILES, L. *et al.* A global overview of the conservation status of tropical dry forests. **Journal of Biogeography**, [s.l.], v. 33, n. 3, p. 491–505, 2006. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x>. Acesso em: 20 nov. 2025.

MORO, M. F. *et al.* A phytogeographical metaanalysis of the semiarid caatinga domain in Brazil. **The Botanical Review**, New York, v. 82, n. 2, p. 91–148, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s12229-016-9164-z>. Acesso em: 10 ago. 2025.

MORO, M. F. *et al.* Vegetação, unidades fitoecológicas e diversidade paisagística do estado do Ceará. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 66, n. 3, p. 717–743, 2015.

NICHOLSON, W. L. *et al.* Resistance of *Bacillus* endospores to extreme terrestrial and extraterrestrial environments. **Microbiology and Molecular Biology Reviews**, Washington, v. 64, n. 3, p. 548–572, 2000. Disponível em: <https://doi.org/10.1128/MMBR.64.3.548-572.2000>. Acesso em: 15 out. 2025.

OKSANEN, J. *et al.* **vegan: community ecology package**. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2022. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>. Acesso em: 6 set. 2025.

OLIVEIRA, A. F. N. *et al.* Long-term effects of grazing on the biological, chemical, and physical soil properties of the Caatinga biome. **Microbiological Research**, Amsterdam, v. 253, p. 126893, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2021.126893>. Acesso em: 20 dez 2024.

OLIVEIRA, J. G. B.; SALES, M. C. L. **Monitoramento da Desertificação em Irauçuba**. E-book. Fortaleza: Imprensa Universitária, 2015. 369 p. (Estudos da Pós-Graduação). Disponível em: <http://www.repositorio.ufc.br/handle/riufc/16714>. Acesso em: 15 ago. 2024.

OLIVEIRA, L. C. *et al.* Mudanças climáticas e potenciais impactos negativos no bioma Caatinga, semiárido brasileiro. In: COSTA, M. A. F. da (org.). **Mudanças climáticas e seus impactos socioambientais: concepções, fundamentos, teorias e práticas mitigadoras**. [s.l.]: Editora Científica Digital, 2023. p. 262–274.

PARADA, A. E.; NEEDHAM, D. M.; FUHRMAN, J. A. Every base matters: assessing small subunit rRNA primers for marine microbiomes with mock communities, time series and

global field samples. **Environmental Microbiology**, Oxford, v. 18, n. 5, p. 1403–1414, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/1462-2920.13023>. Acesso em: 22 out. 2025.

PAUL, D.; LADE, H. Plant-growth-promoting rhizobacteria to improve crop growth in saline soils: a review. **Agronomy for Sustainable Development**, Dordrecht, v. 34, n. 4, p. 737–752, 2014. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s13593-014-0233-6>. Acesso em: 18 out. 2025.

PEREIRA, A. P. *et al.* Grazing exclusion regulates bacterial community in highly degraded semiarid soils from the Brazilian Caatinga biome. **Land Degradation & Development**, Chichester, v. 32, n. 6, p. 2210–2225, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/ldr.3896>. Acesso em: 9 out. 2025.

PHILIPPOT, L. *et al.* Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere. **Nature Reviews. Microbiology**, Londres, v. 11, n. 11, p. 789–799, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/nrmicro3109>. Acesso em: 27 nov. 2025.

PIRES, R. C. *et al.* Soil characteristics determine the rhizobia in association with different species of *Mimosa* in central Brazil. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 423, n. 1–2, p. 411–428, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3521-5>. Acesso em: 3 dez. 2025.

POREBSKI, Sue; BAILEY, L. Grant; BAUM, Bernard R. Modification of a CTAB DNA extraction protocol for plants containing high polysaccharide and polyphenol components. **Plant Molecular Biology Reporter**, [s.l.], v. 15, n. 1, p. 8–15, 1997. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/BF02772108>. Acesso em: 15 mar. 2025.

PRĂVĂLIE, R. Drylands extent and environmental issues. A global approach. **Earth-Science Reviews**, Amsterdã, v. 161, p. 259–278, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2016.08.003>. Acesso em: 22 set. 2025.

PRĂVĂLIE, R. *et al.* Recent changes in global drylands: evidences from two major aridity databases. **Catena**, Amsterdã, v. 178, p. 209–231, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.catena.2019.04.001>. Acesso em: 4 fev. 2025.

REIS JUNIOR, F. B. *et al.* Nodulation and nitrogen fixation by *Mimosa* spp. in the Cerrado and Caatinga biomes of Brazil. **New Phytologist**, Lancaster, v. 186, n. 4, p. 934–946, 2010. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03267.x>. Acesso em: 25 set. 2025.

ROBERT-SEILANIANZ, A.; GRANT, M.; JONES, J. D. G. Hormone crosstalk in plant disease and defense: more than just jasmonate-salicylate antagonism. **Annual Review of Phytopathology**, [s. l.], v. 49, n. 1, p. 317–343, 2011. Disponível em: <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-073009-114447>. Acesso em: 6 jan. 2026.

SÁ, F. V. DA S. *et al.* Crescimento inicial de arbóreas nativas em solo salino-sódico do nordeste brasileiro tratado com corretivos. **Revista CERES**, Viçosa, v. 60, n. 3, p. 388–396, 2013.

SÁ, I. B. *et al.* Processos de desertificação no Semiárido brasileiro. *In*: SÁ, I. B.; SILVA, P. C. G. DA (ed.). **Semiárido brasileiro: pesquisa, desenvolvimento e inovação**. Petrolina: Embrapa Semiárido, 2010. cap. 4, p. 126–158.

SANTANA, J. A. S.; SOUTO, J. S. Diversidade e estrutura fitossociológica da Caatinga na Estação Ecológica do Seridó-RN. **Revista de Biologia e Ciências da Terra**, Campina Grande, v. 6, n. 2, p. 232–242, 2006.

SANTOS, F. D. A. DOS; AQUINO, C. M. S. DE. Panorama da desertificação no Nordeste do Brasil: características e suscetibilidades. **InterEspaço: Revista de Geografia e Interdisciplinaridade**, Grajaú, v. 2, n. 7, p. 144, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.18764/2446-6549.v2n7p144-161>. Acesso em: 17 nov. 2024.

SANTOS, M. S.; NOGUEIRA, M. A.; HUNGRIA, M. Microbial inoculants: reviewing the past, discussing the present and previewing an outstanding future for the use of beneficial bacteria in agriculture. **AMB Express**, Heidelberg, v. 9, n. 1, p. 205, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1186/s13568-019-0932-0>. Acesso em: 30 dez. 2024.

SANTOS, M. P. A. dos. **Análise biométrica de sementes de *Mimosa tenuiflora* (Willd) Poir**. 2024. Monografia (Graduação em Engenharia de Biosistemas) – Universidade Federal de Campina Grande, Sumé, 2024.

SCHOEBITZ, M.; LÓPEZ, M. D.; ROLDÁN, A. Bioencapsulation of microbial inoculants for better soil–plant fertilization. A review. **Agronomy for Sustainable Development**, Dordrecht, v. 33, n. 4, p. 751–765, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s13593-013-0142-0>. Acesso em: 21 out. 2025.

SELVAKUMAR, G. *et al.* *Citricoccus zhacaiensis* B-4 (MTCC 12119), a novel osmotolerant plant growth promoting actinobacterium, enhances onion (*Allium cepa* L.) seed germination under osmotic stress conditions. **World Journal of Microbiology & Biotechnology**, Dordrecht, v. 31, n. 5, p. 833–839, 2015. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s11274-015-1842-3>. Acesso em: 11 jan. 2026.

SHENHAV, L. *et al.* FEAST: fast expectation-maximization for microbial source tracking. **Nature Methods**, Londres, v. 16, n. 7, p. 627–632, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41592-019-0431-x>. Acesso em: 30 jan. 2026.

SILVA, A. F. *et al.* Biological nitrogen fixation in tropical dry forests with different legume diversity and abundance. **Nutrient Cycling in Agroecosystems**, Dordrecht, v. 107, n. 3, p. 321–334, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s10705-017-9834-1>. Acesso em: 30 jul. 2025.

SILVA, P. C. G. da *et al.* Caracterização do Semiárido brasileiro: fatores naturais e humanos. *In: SÁ, I. B.; SILVA, P. C. G. da (ed.). Semiárido brasileiro: pesquisa, desenvolvimento e inovação.* Petrolina: Embrapa Semiárido, 2010. p. 17–48.

SIMMONS, Tuesday *et al.* Exploring the root microbiome: extracting bacterial community data from the soil, rhizosphere, and root endosphere. **Journal of Visualized Experiments: JoVE**, Cambridge, n. 135, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.3791/57561>. Acesso em: 23 nov. 2025.

TRIVEDI, P. *et al.* Plant-microbiome interactions: from community assembly to plant health. **Nature Reviews. Microbiology**, Londres, v. 18, n. 11, p. 607–621, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41579-020-0412-1>. Acesso em: 28 mai. 2024.

TURNBAUGH, P. J. *et al.* The human microbiome project. **Nature**, Londres, v. 449, n. 7164, p. 804–810, 2007. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/nature06244>. Acesso em: 28 mai. 2024.

UNCCD (UNITED NATIONS CONVENTION TO COMBAT DESERTIFICATION). **Global land outlook**. 2. ed. Bonn: UNCCD, 2022. Disponível em: <https://www.unccd.int/resources/global-land-outlook/glo2>. Acesso em: 30 jul. 2024.

VANDENKOORNHUYSE, P. *et al.* The importance of the microbiome of the plant holobiont. **New Phytologist**, Lancaster, v. 206, n. 4, p. 1196–1206, 2015. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/nph.13312>. Acesso em: 22 nov. 2025.

VASCONCELOS SOBRINHO, J. **Metodologia para identificação de processos de desertificação: manual de indicadores**. Recife: SUDENE, 1978.

VERHEYE, W. H. **Land use, land cover and soil sciences – volume IV: land use management and case studies**. [s.l.]: Eolss Publications, 2009.

VESSEY, J. K. Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers. **Plant and Soil**, Nova York, v. 255, n. 2, p. 571–586, 2003. Disponível em: <https://doi.org/10.1023/A:1026037216893>. Acesso em: 05 jan. 2025.

WALTER, L. S.; GABIRA, M. M.; NOGUEIRA, A. C. Accelerated aging test in *Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poir. seeds. **Revista Forestal Mesoamericana Kurú**, Cartago, v. 17, n. 40, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.18845/rfmk.v17i40.4907>. Acesso em: 03 fev. 2025.

WELMILLAGE, S. U. *et al.* Inoculation of *Mimosa pudica* with *Paraburkholderia phymatum* results in changes to the rhizoplane microbial community structure. **Microbes and Environments**, [S.l.], v. 36, n. 1, p. ME20153, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1264/jsme2.ME20153>. Acesso em: 25 mar. 2025.

WICKHAM, H. **ggplot2: elegant graphics for data analysis**. 2. ed. Cham: Springer International Publishing, 2016. 260 p.

WILSON, D. Endophyte: the evolution of a term, and clarification of its use and definition. **Oikos**, Copenhagen, v. 73, n. 2, p. 274–276, 1995. Disponível em: <https://doi.org/10.2307/3545919>. Acesso em: 18 jan. 2025.

YANG, J. *et al.* Mechanisms underlying legume-rhizobium symbioses. **Journal of Integrative Plant Biology**, Beijing, v. 64, n. 2, p. 244–267, 2022. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/jipb.13207>. Acesso em: 05 jun. 2025.

ZAMORANO-GONZÁLEZ, C. A. *et al.* In vitro evaluation of the biosurfactant produced by *Serratia ureilytica* UTS with antifungal and nematicidal activity against *Nacobbus aberrans*. **Current Microbiology**, New York, v. 82, n. 2, p. 63, 2025. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s00284-024-04042-8>. Acesso em: 03 fev. 2026.

ZAR, J. H. **Biostatistical analysis**. 5. ed. Upper Saddle River: Prentice Hall/Pearson, 2010. 944 p.

ZARRAONAINDIA, I. *et al.* The soil microbiome influences grapevine-associated microbiota. **mBio**, Washington, v. 6, n. 2, 2015. Disponível em: <https://doi.org/10.1128/mBio.02527-14>. Acesso em: 20 nov. 2025.

ZHAO, S. *et al.* Isolation of endophytic plant growth-promoting bacteria associated with the halophyte *Salicornia europaea* and evaluation of their promoting activity under salt stress. **Current Microbiology**, New York, v. 73, n. 4, p. 574–581, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s00284-016-1096-7>. Acesso em: 01 dez. 2025.

ZHU, A.; IBRAHIM, J. G.; LOVE, M. I. Heavy-tailed prior distributions for sequence count data: removing the noise and preserving large differences. **Bioinformatics**, Oxford, v. 35, n. 12, p. 2084–2092, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty895>. Acesso em: 10 jan. 2026.