



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

VALÉRIA MARIA ARAÚJO SILVA

**FACILITAÇÃO COMO MECANISMO PROMOTOR DE CRESCIMENTO
VEGETAL: SELEÇÃO E AVALIAÇÃO DE CEPAS BACTERIANAS**

FORTALEZA
2020

VALÉRIA MARIA ARAÚJO SILVA

FACILITAÇÃO COMO MECANISMO PROMOTOR DE CRESCIMENTO VEGETAL:
SELEÇÃO E AVALIAÇÃO DE CEPAS BACTERIANAS

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de doutor em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Orientadora: Prof^a. Dra. Suzana Cláudia Silveira Martins.

Coorientadora: Prof^a. Dra. Claudia Miranda Martins.

FORTALEZA

2020

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Sistema de Bibliotecas

Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

- S584f Silva, Valéria Maria Araújo.
Facilitação como mecanismo promotor de crescimento vegetal: seleção e avaliação de cepas bacterianas /
Valéria Maria Araújo Silva. – 2020.
112 f. : il. color.
- Tese (doutorado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-Graduação em
Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2020.
Orientação: Prof. Dr. Suzana Cláudia Silveira Martins.
Coorientação: Prof. Dr. Claudia Miranda Martins.
1. Micro-organismos. 2. Actinobactérias. 3. Rizóbios. 4. Semiárido. 5. Cooperação metabólica. I. Título.
CDD 577
-

VALÉRIA MARIA ARAÚJO SILVA

FACILITAÇÃO COMO MECANISMO PROMOTOR DE CRESCIMENTO VEGETAL:
SELEÇÃO E AVALIAÇÃO DE CEPAS BACTERIANAS

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de doutor em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em: 26/11/2020

BANCA EXAMINADORA

Prof^ª. Dra. Suzana Cláudia Silveira Martins (Orientador)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dr. Waldir Mantovani
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof^ª. Dra. Oscarina Viana de Sousa
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dr. Paulo Ivan Fernandes Júnior
EMBRAPA Semiárido-PE

Prof^ª. Dra. Rosilene Oliveira Mesquita
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Aos meus pais Joaquim (*in memoriam*) e Isamar.

AGRADECIMENTOS

À Deus, pelo dom da vida e por me fazer chegar até aqui.

À minha família, que foi minha fonte de inspiração, coragem, amor, fé, fortaleza, apoio, sem eles jamais teria chegado aqui.

Às minhas orientadoras Profa. Dra. Suzana Cláudia Silveira Martins e Profa. Dra. Claudia Miranda Martins que me acolheram, me ensinaram, me apoiaram e foram fundamentais na minha jornada na pós-graduação, sou imensamente grata por tudo que me oportunizaram.

Aos meus companheiros de pós-graduação, amigos que me ensinaram, me apoiaram, me alegraram e são jóias preciosas em minha vida.

Ao Franciandro e a Juliani pelo carinho, cuidado, empenho e todo apoio logístico, emocional e intelectual durante todo o trabalho. Muito obrigada!

À família LAMAB por todo apoio, carinho, aprendizado, pessoas especiais que tornaram esse momento possível. Muito obrigada a todos!!!

Aos graduandos Samuel, Daniel, Larissa, André, Leonardo, Israel, Emanuel e tantos outros que de forma indireta contribuíram com os dados coletados durante nossa caminhada na pesquisa. Muito grata pela contribuição de todos!!!

Ao senhor Valdenor, mais que um funcionário, um amigo pronto ajudar. Muito obrigada!

Aos professores Dr. Rogério Parentoni Martins, Dra. Oscarina Viana de Sousa, Dra. Susana Churka Blum, Dr. Waldir Mantovani e Dra. Patrícia Verônica Pinheiro Sales pelas contribuições fundamentais para estruturação do trabalho desenvolvido.

À casa de vegetação do departamento de Fitotecnia, através da Profa. Dra. Rosilene por conceder o espaço para realização do experimento de campo.

A UFC e ao PPGERN pela oportunidade desse aprendizado.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001, pelo apoio financeiro para realização de todas as etapas da pesquisa.

Ao Governo do Estado do Ceará, através da Secretaria de Educação pela liberação das minhas atividades docentes para realização do doutorado.

A todos que fizeram parte desse desafio. Muito obrigada!

RESUMO

O solo é um sistema dinâmico no qual os organismos interagem através de relações diretas e indiretas. As regiões semiáridas apresentam condições edafoclimáticas peculiares que limitam o desenvolvimento de variados organismos. Diversos grupos de micro-organismos, dentre os quais as actinobactérias e os rizóbios, realizam funções primordiais nessas áreas. Actinobactérias são reconhecidas pelo seu potencial metabólico, enquanto os rizóbios colaboram diretamente com a incorporação de nitrogênio por meio da simbiose estabelecida, principalmente, com leguminosas. Os micro-organismos podem estabelecer diferentes interações mediadas pela presença de nutrientes e por mecanismos metabólicos intrínsecos aos organismos. Compreender como processos metabólicos influenciam o potencial adaptativo de actinobactérias e de rizóbios, permite entender os mecanismos que geram coexistência em ambiente natural. No capítulo I foi realizada uma análise referencial de estudos sobre regiões secas, actinobactérias, rizóbios e interações metabólicas, relacionadas a aspectos da ecologia microbiana de ambientes terrestres. No capítulo II deste trabalho, vinte e sete cepas de actinobactérias e 26 de rizóbios foram isoladas a partir de amostras de solo rizosférico, de área do Parque Nacional de Ubajara - Ce. Foram caracterizadas bioquimicamente e testadas quanto a capacidade de metabolizar xilana, pectina e solubilizar fosfato inorgânico sob pHs (4, 5, 7 e 9), temperaturas de (39°, 41°, 43° e 45°C) e salinidade de (1, 2, 3 e 4%). A caracterização bioquímica mostrou homogeneidade no uso de fontes de carbono e de nitrogênio entre as cepas dos dois grupos. As cepas de actinobactérias e de rizóbios foram capazes de degradar compostos contendo pectina. A decomposição da xilana foi observada apenas na presença da actinobactéria UB03. A solubilização de fosfato foi positiva em seis cepas de actinobactérias e em cinco de rizóbios, sendo o maior índice de solubilização registrado na cepa L91. As variáveis abióticas com maior correlação com a atividade metabólica ocorreram nos pHs 7 e 9, NaCl 1% e na temperatura de 39°C. No capítulo III foi avaliada a ocorrência de interação metabólica entre actinobactérias e rizóbios e sua influência, através da coinoculação, no desenvolvimento de plantas de feijão-caupi (*Vigna unguiculata*). Vinte e seis cepas de rizóbios e 23 cepas de actinobactérias foram cocultivadas *in vitro* em meios contendo xilana, pectina e trifosfato de cálcio. As cepas de *Streptomyces* sp (UB05 e UB11) foram selecionadas para avaliação *in vivo* do efeito da coinoculação com oito cepas de rizóbios (*Bradyrhizobium* sp) no desenvolvimento de feijão-caupi. A compatibilidade entre as cepas de actinobactérias e de rizóbios apresentou diferença significativa entre os substratos, sendo que a compatibilidade entre os grupos microbianos foi

de 55,57%, 100% e 90,45% nos substratos pectina, xilana e trifosfato de cálcio, respectivamente. A coinoculação mostrou efeitos positivos na biomassa vegetal das plantas que receberam o tratamento com actinobactérias e rizóbios. A associação de micro-organismos com capacidades metabólicas distintas mostrou ser um fator contribuinte para coexistência de bactérias.

Palavras-chave: micro-organismos; solo; semiárido; cooperação; *cross-feeding*.

ABSTRACT

Soil is a dynamic system in which organisms interact through direct and indirect relationships. Semi-arid regions present peculiar soil and climate conditions that limit the development of various organisms. Several groups of microorganisms, including actinobacteria and rhizobia, perform essential functions in these areas. Actinobacteria are recognized for their metabolic potential, while rhizobia directly contribute to the incorporation of nitrogen through the symbiosis established, mainly, with legumes. Microorganisms can establish different interactions mediated by the presence of nutrients and metabolic mechanisms intrinsic to the organisms. Understanding how metabolic processes influence the adaptive potential of actinobacteria and rhizobia allows us to understand the mechanisms that generate coexistence in a natural environment. In Chapter I, a reference analysis of studies on dry regions, actinobacteria, rhizobia and metabolic interactions was carried out, related to aspects of the microbial ecology of terrestrial environments. In chapter II of this work, twenty-seven strains of actinobacteria and 26 of rhizobia were isolated from rhizospheric soil samples from an area of the Ubajara National Park - Ce. They were biochemically characterized and tested for their ability to metabolize xylan, pectin and solubilize inorganic phosphate under pHs (4, 5, 7 and 9), temperatures of (39° , 41° , 43° and 45° C) and salinity of (1, 2, 3 and 4%). The biochemical characterization showed homogeneity in the use of carbon and nitrogen sources between the strains of the two groups. Actinobacteria and rhizobia strains were able to degrade pectin-containing compounds. Xylan decomposition was observed only in the presence of actinobacteria UB03. Phosphate solubilization was positive in six strains of actinobacteria and five of rhizobia, with the highest solubilization index recorded in strain L91. The abiotic variables with the highest correlation with metabolic activity occurred at pHs 7 and 9, 1% NaCl and at a temperature of 39° C. In chapter III, the occurrence of metabolic interaction between actinobacteria and rhizobia and its influence, through coinoculation, on the development of cowpea (*Vigna unguiculata*) plants was evaluated. Twenty-six strains of rhizobia and 23 strains of actinobacteria were co-cultured in vitro in media containing xylan, pectin and calcium triphosphate. Strains of *Streptomyces* sp (UB05 and UB11) were selected for in vivo evaluation of the effect of coinoculation with eight strains of rhizobia (*Bradyrhizobium* sp) on the development of cowpea. The compatibility between the actinobacteria and rhizobia strains showed a significant difference between the substrates, with the compatibility between the microbial groups being 55.57%, 100% and 90.45% on the

substrates pectin, xylan and calcium triphosphate, respectively. Coinoculation showed positive effects on the plant biomass of plants that received treatment with actinobacteria and rhizobia. The association of microorganisms with different metabolic capabilities proved to be a contributing factor to the coexistence of bacteria.

Keywords: microorganisms; soil. semiarid; cooperation; *cross-feeding*.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Localização da área onde foram coletadas amostras de solo rizosférico	43
Figura 2 – Comparação do uso de fontes de carbono entre cepas de actinobactérias e rizóbios do Parque Nacional de Ubajara – CE	50
Figura 3 – Comparação do uso de fontes de nitrogênio entre cepas de actinobactérias e rizóbios do Parque Nacional de Ubajara – CE	51
Figura 4 – Atividade xilanolítica da actinobactéria UB03. As regiões claras identificam as zonas de hidrólise	52
Figura 5 – Atividade pectinolítica de cepas de actinobactérias do Parque Nacional de Ubajara – CE	53
Figura 6 – Atividade pectinolítica de cepas de rizóbios do Parque Nacional de Ubajara – CE	53
Figura 7 – Atividade de solubilização de fosfato por cepas de actinobactérias do Parque Nacional de Ubajara-CE	54
Figura 8 – Atividade de solubilização de fosfato por cepas de rizóbios do Parque Nacional de Ubajara-CE	55
Figura 9 – Solubilização de fosfato pela cepa de rizóbio L91. As setas indicam os halos de solubilização	55
Figura 10 – Comparação da média das atividades metabólicas de cepas de actinobactérias do Parque Nacional de Ubajara – CE	56
Figura 11 – Comparação da média da atividade metabólica das cepas de rizóbios do Parque Nacional de Ubajara – CE	57
Figura 12 – Compatibilidade de interações sobre diferentes substratos de cepas de actinobactérias e rizóbios do Parque Nacional de Ubajara – CE	77
Figura 13 – Interações metabólicas nos substratos xilana, trifosfato de cálcio e pectina entre actinoabctérias e rizóbios do Parque Nacional de Ubajara – CE	78
Figura 14 – Proporção de interações metabólicas positivas no substrato pectina de 15	

cepas de actinobactérias do Parque Nacional de Ubajara – CE	79
Figura 15 – Comparação da média do percentual de compatibilidade de cepas de actinobactérias e rizóbios do Parque Nacional de Ubajara – CE	80
Figura 16 – Dendrograma dos 18 tratamentos	87

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Características químicas do solo da área de amostragem	44
Tabela 2 – Leguminosas (Fabaceae) selecionadas para coleta de amostras de solo rizosférico do Parque Nacional de Ubajara, no Estado do Ceará	45
Tabela 3 – Estatística descritiva e teste de Levene das características bioquímicas de cepas de actinobactérias do Parque Nacional de Ubajara-Ce	49
Tabela 4 – Estatística descritiva e teste de Levene das características bioquímicas de cepas de rizóbios do Parque Nacional de Ubajara-Ce	50
Tabela 5 – Coeficiente de correlação de Pearson's e R^2 da atividade metabólica sob diferentes pressões abióticas de cepas de rizóbios e actinobactérias do Parque Nacional de Ubajara-Ce	58
Tabela 6 – Coeficiente de correlação de Pearson's e R^2 da atividade metabólica sob diferentes pressões abióticas de cepas de actinobactérias do Parque Nacional de Ubajara-Ce	58
Tabela 7 – Coeficiente de correlação de Pearson's e R^2 da atividade metabólica sob diferentes pressões abióticas de cepas de rizóbios do Parque Nacional de Ubajara-Ce	59
Tabela 8 – Efeito da co-inoculação na massa seca da parte aérea (MAS), tamanho da raiz (TR), massa seca da raiz (MSR), massa seca das folhas (MSF), massa seca dos nódulos (MSN), número de nódulos (NN), número de folhas (NF), altura até o pecíolo (AP), área foliar (AF) e eficiência relativa de inoculação (ER)	82
Tabela 9 – Efeito da co-inoculação no teor de clorofila (SPAD), concentração externa de CO_2 (C_{ref}), concentração interna de CO_2 (C_i), transpiração (E), condutância estomática (gs), fotossíntese (A), razão entre a concentração externa e interna de CO_2 (C_i/C_a), eficiência de carboxilação (A/C_i)	84
Tabela 10 – Coeficiente de correlação de Pearson entre as variáveis vegetativas, massa seca da parte aérea (MAS), tamanho da raiz (TR), massa seca da raiz (MSR), massa seca das folhas (MSF), massa seca dos nódulos (MSN),	

número de nódulos (NN), número de folhas (NF), altura até o pecíolo (AP), área foliar (AF) e eficiência relativa (ER) e de trocas gasosas foliares, clorofila (SPAD), concentração externa de CO₂ (C_{ref}), concentração interna de CO₂ (C_i), transpiração (E), condutância estomática (g_s), fotossíntese (A), razão entre a concentração externa e interna de CO₂ (C_{ref}/C_i) e eficiência de carboxilação (A/C_i) 86

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	14
2	CAPÍTULO I REFERENCIAL TEÓRICO	18
2.1	Ambientes secos e semiáridos	18
2.2	Bactérias e ambiente rizosférico	19
2.3	Actinobactérias	20
2.4	Rizóbios	22
2.5	Bactérias promotoras de crescimento vegetal	24
2.6	Interações microbianas e trocas metabólicas	26
3	CAPÍTULO II CARACTERIZAÇÃO BIOQUÍMICA E INFLUÊNCIA DOS FATORES ABIÓTICOS NA ATIVIDADE METABÓLICA DE MICRO-ORGANISMOS DE REGIÃO SEMIÁRIDA	39
3.1	Introdução	41
3.2	Material e Método	43
3.3	Resultados	48
3.4	Discussão	59
3.5	Conclusão	63
4	CAPÍTULO III FACILITAÇÃO MICROBIANA E SEUS EFEITOS NA PROMOÇÃO DO CRESCIMENTO VEGETAL DE FEIJÃO-CAUPI (<i>Vigna Unguiculata</i>)	70
4.1	Introdução	72
4.2	Material e Método	74
4.3	Resultados	77
4.4	Discussão	88
4.5	Conclusão	91
5	CONSIDERAÇÕES FINAIS	95
	REFERÊNCIAS	96

1 INTRODUÇÃO

Os ambientes terrestres são palco de uma grande diversidade de organismos vivos que interagem com os componentes químicos, físicos e biológicas numa intrincada rede de relações que movimentam e produzem vida. Na heterogeneidade de ambientes, os solos de regiões secas, como áridas e semiáridas, têm sido foco de investigação pela riqueza de micro-organismos que apresentam fisiologia adaptada à limitação de recursos e aos eventos de seca (PÉREZ-GUZMÁN *et al.*, 2020).

Apesar da copiosa diversidade reconhecida nessas áreas, a fragilidade desses ambientes pela intensa exploração agrícola, aliada aos eventos severos de seca e as mudanças do clima, tem trazido alertas sobre a perda de espécies biológicas importantes para manutenção de serviços ecossistêmicos cruciais, como a ciclagem de nutrientes (MAESTRE; SALGUERO-GÓMEZ; QUERO, 2012; REN *et al.*, 2017).

Nos solos, a composição microbiana relaciona-se diretamente ao aporte de recursos nutricionais, sendo a região rizosférica uma área do solo de intensa concentração de micro-organismos, dada a versatilidade e a abundância de compostos secretados pelas raízes (EISENHAUER *et al.*, 2017; KUMAR; DUBEY, 2020). Neste espaço único do solo, diversos organismos simbiotes e de vida livre, representantes de diferentes filos, como Proteobacteria, Actinobacteria, Acidobacteria, Chloroflexi, Bacteroidetes, Ascomycota, Zygomycota, Basidiomycota, Glomeromycota (SONG; LIU; ZHANG, 2019), fazem parte de uma teia de interações intra e interespecíficas.

Actinobactérias e rizóbios representam micro-organismos que ocupam a região rizosférica desempenhando funções ecológicas relevantes que auxiliam a dinâmica de estruturação desse espaço biológico (FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ *et al.*, 2017; VUONG; THRALL; BARRET, 2017).

As actinobactérias constituem um grupo microbiano presente nos mais diversos ambientes que apresentam micélios e uma estrutura filamentosa. Com uma composição genômica no seu DNA de maior proporção de Guanina e Citosina, essas bactérias possuem importância econômica, biotecnológica e ecológica pela habilidade expressiva na síntese de muitos metabólitos, como pectinases, xilanases, amilases, celulases, substâncias antibióticas, fosfatases, dentre outros, que atuam nas mais diferentes funções nos ambientes nos quais são secretados (SILVA *et al.*, 2015; BENHADJ *et al.*, 2018; LOPES *et al.*, 2018; CASTAÑEDA-CISNEROS *et al.*, 2020).

Os rizóbios fazem parte do grupo de Proteobactérias que participam do importante processo de incorporação de nitrogênio aos sistemas vivos, através da fixação biológica de nitrogênio. Sendo de vida livre ou simbióticos de raízes ou caules de vegetais, esses micro-organismos, amplamente distribuídos pelos habitats terrestres, possuem potencial na promoção de crescimento vegetal sob diversas condições ambientais, característica que projeta essas bactérias no centro de investigação para melhoria dos processos de produção agrícola (DONG *et al.*, 2017; SENA *et al.*, 2020).

As comunidades microbianas interagem constantemente entre si e com o meio onde se encontram, estabelecendo relações fundamentais para sua estabilidade funcional. Muitas dessas interações são mediadas pela presença de recursos que podem limitar o desenvolvimento, a colonização ou mesmo a sobrevivência desses micro-organismos. Contudo, o uso de diferentes estratégias para aumentar o potencial adaptativo às condições ambientais, incluindo a otimização dos compostos nutritivos, tem ganhado destaque nas pesquisas recentes sobre cooperação metabólica entre bactérias (ZELEZNIAK *et al.*, 2015; HOEK *et al.*, 2016; PACHECO; MOEL; SEGRÈE, 2019; SMITH *et al.*, 2019; SILVA *et al.*, 2019).

O sistema solo, abriga organismos envolvidos em múltiplas atividades que participam de uma rede invisível de interações (BERRY; WIDDER, 2014). Sabendo, pois, que grupos microbianos podem interagir através de processos metabólicos, a presente pesquisa parte do questionamento: como a possível coexistência por meio de cooperação metabólica entre actinobactérias e rizóbios nativos de região semiárida, pode influenciar na adaptação de espécies?

Apesar dos sistemas experimentais não imitarem ambientes naturais, comunidades sintéticas são excelentes modelos para o estudo de interações metabólicas microbianas, por reduzir a complexidade e criar um sistema mais manejável (SONG *et al.*, 2014; KONG *et al.*, 2018).

No presente estudo as comunidades bacterianas foram construídas com cepas de rizóbios e actinobactérias isoladas de ambiente semiárido. Este tipo de prática, permite que os experimentos *in vitro* assemelhem-se às condições de ambientes naturais preservando, assim, as interações nativas moldadas pela co-adaptação/evolução (HOEK *et al.* 2016).

Objetivou-se com esse trabalho avaliar a influência de mecanismos metabólicos entre assembleias de actinobactérias e rizóbios, que possibilitem a coexistência e a ampliação do potencial adaptativo de comunidades microbianas. Ressalta-se, portanto, a importância desse estudo para compreensão de aspectos ecológicos de assembleias microbianas que

possam colaborar com estratégias de conservação de componentes microbianos em ecossistemas terrestres.

REFERÊNCIAS

- BENHADJ, Mabrouka *et al.* Screening of rare actinomycetes isolated from natural wetland ecosystem (Fetzara Lake, northeastern Algeria) for hydrolytic enzymes and antimicrobial activities. **Journal of King Saud University-Science**, v. 31, n. 4, p. 706-712, 2018.
- BERRY, David; WIDDER, Stefanie. Deciphering microbial interactions and detecting keystone species with co-occurrence networks. **Frontiers in Microbiology**, v. 5, p. 219, 2014.
- CASTAÑEDA-CISNEROS, Y. E. *et al.* Isolation and selection of *Streptomyces* species from semi-arid agricultural soils and their potential as producers of xylanases and cellulases. **Current Microbiology**, v. 77, n. 11, p. 3460-3472, 2020.
- DONG, Rongshu *et al.* High salt tolerance of a *Bradyrhizobium* strain and its promotion of the growth of *Stylosanthes guianensis*. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 18, n. 8, p. 1625, 2017.
- EISENHAUER, Nico *et al.* Root biomass and exudates link plant diversity with soil bacterial and fungal biomass. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, p. 1-8, 2017.
- FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, Antonio J. *et al.* The rhizosphere microbiome of burned holm-oak: potential role of the genus *Arthrobacter* in the recovery of burned soils. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, p. 1-12, 2017.
- HOEK, Tim A. *et al.* Resource availability modulates the cooperative and competitive nature of a microbial *cross-feeding* mutualism. **PLoS Biology**, v. 14, n. 8, p. e1002540, 2016.
- KONG, Wentao *et al.* Designing microbial consortia with defined social interactions. **Nature Chemical Biology**, v. 14, n. 8, p. 821-829, 2018.
- KUMAR, Ashwani; DUBEY, Anamika. Rhizosphere microbiome: Engineering bacterial competitiveness for enhancing crop production. **Journal of Advanced Research**, 2020.
- LOPES, Jéssica *et al.* Produção de enzimas hidrolíticas extracelulares por actinobactérias oriundas do solo e serrapilheira de região semiárida. **Enciclopédia Biosfera**, v. 15, n. 27, 2018.
- MAESTRE, Fernando T.; SALGUERO-GÓMEZ, Roberto; QUERO, José L. It is getting hotter in here: determining and projecting the impacts of global environmental change on drylands. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 367, n. 1606, p. 3062-3075, 2012.

PACHECO, Alan R.; MOEL, Mauricio; SEGRÈ, Daniel. Costless metabolic secretions as drivers of interspecies interactions in microbial ecosystems. **Nature Communications**, v. 10, n. 1, p. 103, 2019.

PÉREZ-GUZMÁN, Lumarie *et al.* Resilience of the microbial communities of semiarid agricultural soils during natural climatic variability events. **Applied Soil Ecology**, v. 149, p. 103487, 2020.

REN, Chengjie *et al.* Differential responses of soil microbial biomass and carbon-degrading enzyme activities to altered precipitation. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 115, p. 1-10, 2017.

SENA, Pâmella Thalita Souza *et al.* Molecular, physiological, and symbiotic characterization of cowpea rhizobia from soils under different agricultural systems in the semiarid region of Brazil. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, v. 20, p. 1178-1192, 2020.

SILVA, Valéria Maria Araújo *et al.* Atividade enzimática de actinobactérias do semiárido. **Revista Brasileira de Geografia Física**, v. 08, Número Especial IV SMUD, p. 560-572, 2015.

SILVA, Valéria Maria Araújo *et al.* Cross-feeding among soil bacterial populations: selection and characterization of potential bio-inoculants. **Journal of Agricultural Science**, v. 11, n. 5, p. 23, 2019.

SMITH, Nick W. *et al.* The classification and evolution of bacterial cross-feeding. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 7, p. 153, 2019.

SONG, Hyun-Seob *et al.* Mathematical modeling of microbial community dynamics: a methodological review. **Processes**, v. 2, n. 4, p. 711-752, 2014.

SONG, Zilin; LIU, Guobin; ZHANG, Chao. Response of rhizosphere microbial communities to plant succession along a grassland chronosequence in a semiarid area. **Journal of Soils and Sediments**, v. 19, n. 5, p. 2496-2508, 2019.

VUONG, Holly B.; THRALL, Peter H.; BARRETT, Luke G. Host species and environmental variation can influence rhizobial community composition. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 2, p. 540-548, 2017.

ZELEZNIAK, Aleksej *et al.* Metabolic dependencies drive species co-occurrence in diverse microbial communities. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 20, p. 6449-6454, 2015.

2 CAPÍTULO I: REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Ambientes secos e semiáridos

Ambientes secos caracterizam-se por apresentarem uma relação entre a precipitação anual total e o potencial de evapotranspiração variando de 0,05 a 0,65 e correspondem a, aproximadamente, 47% da superfície terrestre (LAL, 2004). Além das elevadas taxas de evapotranspiração se somam a estes ecossistemas, uma imprevisibilidade pluviométrica que favorece a fragilidade desses ambientes (GARBA; BELL; WILLIAMS, 2022).

Com a presença de um clima heterogêneo, ambientes secos e semiáridos constituem fator de preocupação mundial pelo aumento cada vez mais intenso de processos de degradação ambiental (MARENGO; TORRES; ALVES, 2017; GARCIA-FRANCO *et al.*, 2018). O uso massivo do solo dessas regiões para produção de alimentos, a ocupação humana e os desequilíbrios ambientais vistos nas últimas décadas, torna a biodiversidade desses ambientes extremamente vulnerável (MARASCO *et al.*, 2023).

Os solos das regiões semiáridas geralmente apresentam baixo teor de matéria orgânica e baixa umidade, com cobertura vegetal rala. Esses fatores, somados a alta variabilidade climática contribuem para processos de lixiviação e comprometem a qualidade do solo (PÉREZ-GUZMÁN *et al.*, 2020). Nesse ambiente, grupos microbianos interagem e têm importante papel na estabilidade funcional, sendo cruciais na manutenção de processos ecológicos que sustentam uma variedade de organismos (AYANBENRO; BABALOLA, 2020; MARASCO *et al.*, 2023).

No Brasil, a região semiárida ocupa a maior parte da região nordeste e situa-se sob um clima quente e seco, que abriga o bioma savana estépica, também reconhecido por caatinga (KAVAMURA *et al.*, 2018). Com duas estações bem definidas, uma seca e uma chuvosa, esse bioma situa-se sob clima de baixa precipitação pluviométrica, elevadas temperaturas e apresenta eco-fisiologia vegetal adaptada às condições de baixa umidade, apresentando também elevado endemismo (LACERDA JÚNIOR *et al.*, 2019). Representa vegetação sob alta suscetibilidade, especialmente por ações antrópicas intensivas, pelo uso inadequado do solo, desmatamento e queimadas (DA SILVA *et al.*, 2020).

Análises recentes apontam o risco de grandes impactos devido à mudança climática pelos eventos recentes de seca na região semiárida do nordeste brasileiro (MARENGO *et al.*, 2020). Essas evidências chamam a atenção quanto a fragilidade desse

ecossistema pela presença de grandes manchas de solo descoberto, o que colabora para deterioração dos solos, com perda de massa microbiana viva. As alterações na comunidade microbiana dos solos semiáridos, pode resultar em mudanças no funcionamento desse ecossistema (CREGGER *et al.*, 2012).

Diante da grande representatividade da comunidade microbiana nesses ecossistemas, estudos revelam que o aumento da aridez pode impactar negativamente a diversidade e abundância de micro-organismos em solos áridos e semiáridos (MAESTRE *et al.*, 2015). Pesquisas ainda enfatizam, que o aumento da aridez pode acarretar em mudanças em cadeias entre os diferentes grupos de organismos que dependem dos solos para manutenção dos seus processos vitais (BERDUGO *et al.*, 2020).

2.2 Bactérias e ambiente rizosférico

A natureza dinâmica do ambiente rizosférico permite que diferentes formas de vida possam interagir e construir um ambiente local único que desperta grande interesse na comunidade científica, dada a sua instabilidade e importância ecossistêmica. Para tanto, estudos cada vez mais se intensificam na descoberta dos limites que definem esse espaço, além dos principais fatores que impactam na sua modulação (HINSINGER *et al.*, 2009; KUZYAKOV; RAZAVI, 2019; HAKIM *et al.*, 2021; LING; WANG; KUZYAKOV, 2022).

A região rizosférica representa uma porção do solo com abundância microbiana que sofre forte influência da atividade radicular das plantas. Esse ambiente mutável, conta com a presença e interferência direta de várias formas microbianas, dentre as quais se destacam as bactérias (DANTAS *et al.*, 2009). As transformações que ocorrem a nível rizosférico pela liberação de compostos químicos e pelos movimentos das raízes, criam um ecossistema particular que abriga um número expressivo de bactérias e outras formas de vida (KUMAR; DUBEY, 2020).

A exsudação radicular constitui uma das principais estruturadoras da comunidade microbiana da rizosfera. Os compostos de natureza química diversa não apenas regulam a presença de micro-organismos, como também possibilitam associações benéficas que interferem nas comunidades vegetais adjacentes (WALKER *et al.*, 2003; KUZYAKOV; RAZAVI, 2019).

Representantes dos gêneros *Rhizobium*, *Bacillus*, *Bradyrhizobium*, *Pseudomonas*, *Burkholderia*, *Streptomyces*, *Norcadia*, dentre outros, são comumente encontrados na rizosfera (DANTAS *et al.*, 2009; MOHANRAM; KUMAR, 2019). As interações microbianas

que ocorrem na região de influência das raízes podem ser positivas, negativas ou neutras e colaboram diretamente na promoção de crescimento vegetal (SANTOYO *et al.*, 2017). Nessa perspectiva, estudos com foco nas interações bacterianas nessa região do solo, investigam as interferências bióticas ou abióticas que regem essas relações, bem como a participação desses mecanismos na manutenção dessa porção do ecossistema terrestre (FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ *et al.*, 2017; TRIVEDI *et al.*, 2022; KONG; LIU, 2022).

Análises recentes, apontam para a importância substancial das comunidades microbianas da rizosfera na redução de efeitos estressores para plantas e na sua contribuição para processos ecológicos no ambiente terrestre (MUKHTAR; MEHNAZ; MALIK, 2019; NARDI *et al.*, 2020). Contudo, cabe ressaltar que as contribuições positivas dos microorganismos rizosféricos podem ser impactadas pelas alterações globais do clima e por interferências humanas (CLASSEN *et al.*, 2015; CHAURASIA *et al.*, 2018).

Assim, é válido observar que embora as comunidades microbianas que vivem na zona de influência das raízes, possuam um ambiente rico em abundância e diversidade de compostos, esse espaço é também muito disputado e sensível às mudanças ambientais (LLADÓ; LÓPEZ-MONDÉJAR; BALDRIAN, 2017). Sejam fatores associados a seca, elevação de temperatura, excedentes de carbono ou outros, as alterações no clima representam mudanças importantes nas comunidades microbianas que repercutem diretamente em suas funções, acarretando, por conseguinte, diminuição do seu potencial de atuação nos ambientes naturais (PUGNAIRE *et al.*, 2019).

2.3 Actinobactérias

As actinobactérias constituem um grupo microbiano com características filamentosas, Gram-positivas e alto teor de G+C no seu genoma e representam microorganismos com capacidade metabólica inata, produzindo diversos compostos de natureza enzimática, imunossupressora e antibiótica, dentre outros (LAW *et al.*, 2020). Esse vasto espectro metabólico permite sua adaptabilidade a ambientes e condições de crescimento que requerem recursos metabólicos mais complexos (VAN BERGEIJK *et al.*, 2020). Diante dessa especificidade, pesquisas recentes detalham seu potencial metabólico na interação com vários organismos, incluindo plantas e outros microorganismos (BENITO, *et al.*, 2017; SAHUR *et al.*, 2018; SELIM *et al.*, 2019).

Encontradas nos mais diversos ambientes, as actinobactérias possuem em seu arcabouço genético uma intrincada cadeia de informações que instigam a comunidade

científica na busca por compreender sua fisiologia e interação com outros seres (GOPALAKRISHNAN *et al.*, 2014; MABROUK; SALEH, 2014; BARKA *et al.*, 2016; RAJAGOPAL; KANNAN, 2017; PATHALAM *et al.*, 2017; LIMA *et al.*, 2017). Esses organismos, apresentam uma multiplicidade de funções ecológicas nos espaços que ocupam, constituindo-se, portanto, em elementos estruturantes de comunidades microbianas (BHATTI; HAQ; BHAT, 2017; BEHIE *et al.*, 2017).

Representantes de gêneros como *Streptomyces*, *Nocardia*, *Micromonospora*, *Actinomyces*, *Anthrobacter*, dentre outros, tem despertado interesse de pesquisadores no mundo todo pelo potencial metabólico, biotecnológico e pela importância em ambientes naturais (MAHMOUND; KALENDAR, 2016; MILLÁN-AGUIÑAGA *et al.*, 2019). O metabolismo ativo na produção eficiente de compostos secundários é uma característica importante e que confere a esse grupo, capacidade de atuarem em processos de controle biológico, degradação de compostos recalcitrantes, ciclagem de nitrogênio, atenuação de estressores ambientais, promoção de crescimento vegetal, dentre outras aplicações em investigação (ERRAKHI; LEBRIHI; BARAKATE; 2009; GOPALAKRISHNAN *et al.*, 2014; BHATTI; HAQ; BHAT, 2017; PATHALAM *et al.*, 2017; LASUDEE *et al.*, 2018).

Para além das propriedades biossintéticas, as actinobactérias possuem características morfológicas que são relevantes para seu potencial de distribuição e interação em ambiente natural. A presença de uma estrutura micelar composta por esporos, facilita sua colonização nos ambientes terrestres, especialmente, em lugares com recursos nutricionais limitantes ou condições abióticas restritivas (BARKA *et al.*, 2016).

Pesquisas mostram que actinobactérias podem constituir população microbiana prevalente em ambientes áridos ou semiáridos (PASTENAK *et al.*, 2013). Para Mohammadipanah e Wink (2016) essa prevalência pode ser justificada pela presença de moléculas bioativas que possuem estabilidade térmica, além de alta solubilidade e biodisponibilidade. Essa aptidão das actinobactérias na capacidade de ocupar ecossistemas com fatores restritivos, tem sido documentada nas últimas décadas e reforça a importância desses estudos na compreensão dos aspectos que regem o funcionamento desses microorganismos, tanto para ambientes naturais como na recomposição de áreas degradadas (PRIYADHARSINI; DHANASEKARAN, 2013; QIN *et al.*, 2019).

Interagindo com diversos organismos nos ambientes que ocupam, as actinobactérias tem se revelado proeminentes nas relações de auxílio com outros organismos, tanto na perspectiva macro como micro ambiental (BARKA *et al.*, 2016). Pesquisas sobre a relação desse grupo microbiano na compreensão da sua relação com a promoção de

crescimento vegetal reduzindo efeitos estressores, como patógenos, déficit hídrico, salinidade dentre outros fatores, demonstram crescimento e tem evidenciado a habilidade desses organismos em processos ecológicos importantes (GROVER *et al.*, 2016; SATHYA; VIJAYABHARATHI; GOPALAKRISHNAN; 2017; SELIM *et al.*, 2019; SAIDI *et al.*, 2021).

Embora a associação positiva de actinobactérias com micro-organismos seja um padrão comum encontrado em ambiente natural, o entendimento dos fatores que colaboram para essa interação requer maiores compreensões, sobretudo, levando-se em consideração a capacidade metabólica do grupo. Para tanto, pesquisas são necessárias para observar como a associação entre actinobactérias e outros grupos microbianos no solo, podem resultar em ganhos ambientais importantes às comunidades microbianas locais.

Para o semiárido brasileiro, pesquisadores tem avançado com estudos sobre esse grupo bacteriano, contudo a maior parte dos estudos focam no efeito antimicrobiano, na produção de compostos com poder de decompor materiais recalcitrantes presentes no solo ou na promoção de crescimento vegetal (SOUSA; SOARES; GARRIDO, 2008; PEREIRA *et al.*, 2013; LIMA *et al.*, 2017; BANDEIRA *et al.*, 2022). Dessa forma, a escassez de análises mais aprofundadas sobre a riqueza de interações que esses organismos possam apresentar nesse ambiente, é uma lacuna que precisa ser preenchida, sobretudo, para o entendimento da importância desses micro-organismos na manutenção de processos ecológicos que garantam a vitalidade desse ecossistema de valor subestimado.

2.4 Rizóbios

Os rizóbios compreendem um grupo de bactérias diazotróficas dentro do filo Proteobacteria, que se caracterizam pela relação simbiótica com raízes e caules, principalmente de leguminosas, permitindo a fixação biológica de nitrogênio atmosférico, importante à promoção do crescimento vegetal (MARTINS *et al.*, 2015; BEDNARZ *et al.*, 2019). Além da simbiose amplamente descrita em vários estudos, o caráter mitigador de condições abióticas limitantes para o desenvolvimento de plantas tem sido documentado para este grupo (RAHMAN *et al.*, 2019; BERTRAND *et al.*, 2020).

Com a presença de estruturas metabólicas capazes de fazer a conversão do nitrogênio atmosférico em formas assimiláveis pelas plantas, os rizóbios possuem papel preponderante na incorporação desse elemento no ciclo de vida dos organismos. A diversidade morfológica e fisiológica desse grupo encontrado nos mais variados ambientes terrestres, está diretamente vinculada a variabilidade genética pela íntima associação entre essas bactérias e

as espécies vegetais simbiotes (GALIBERT *et al.*, 2001; MIRANDA-SÁNCHEZ; RIVERA; VINUESA, 2015; ZAHRAN, 2017; WANG *et al.*, 2018).

A compreensão da simbiose estabelecida entre rizóbios e leguminosas vem ao longo do tempo despertando interesse de muitos pesquisadores, principalmente pela complexa relação de competição que envolve o processo de colonização e nodulação das bactérias simbiotes com as plantas (ONISHCHUK; VONOBAYOV; PROVOROV, 2016; ZAHRAN, 2017). Essa interação competitiva pode ser afetada pelo tipo de solo, por mudanças de temperatura, alterações de pH, disponibilidade de nutrientes, e principalmente pela população microbiana presente nos solos (RATHI *et al.*, 2018; MENDOZA-SUÁREZ *et al.*, 2021).

Em solos secos, como de regiões desérticas, áridas e semiáridas, a presença desses micro-organismos representa uma condição importante para o estabelecimento de espécimes vegetais, particularmente, as leguminosas que constituem espécies típicas desses ambientes e que representam a principal porta de entrada de nitrogênio nesses ecossistemas (DEKAK *et al.*, 2018). Representantes dos gêneros *Azorhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Mesorhizobium*, *Rhizobium*, *Alorhizobium* e *Sinorhizobium* são comuns em várias regiões áridas e semiáridas do mundo, confirmando a ampla distribuição e a adaptação dessas bactérias a condições limitadoras para outros organismos vivos (GRANGE; HUNGRIA, 2004; MARTÍNEZ-ROMERO, 2009; SILVA *et al.*, 2014; MIRANDA-SÁNCHEZ; RIVERA; VINUESA, 2015; ZAHRAN, 2017).

Com a demanda de alimentos, as mudanças no clima do planeta e as alterações antrópicas nos ambientes naturais, muitas pesquisas com este grupo microbiano focam no interesse em inoculantes que visem aumentar e tornar mais eficientes a produção agrícola em diferentes condições ambientais. Assim, estudos já oferecem indícios da importância econômica e ecológica dessas bactérias na atividade agrícola de muitos cultivares.

Dada as características presentes nos rizóbios e as demandas produtivas e de manutenção dos ambientes naturais, tem se tornado frequentes a identificação de bactérias que possam ser usadas como inoculantes para ampliar o potencial dos vegetais na sua produção (DEKAK *et al.*, 2018; COMPANT *et al.*, 2019). Esses micro-organismos, reconhecidos também como promotores de crescimento vegetal, demonstram aptidão para produzir compostos e interagir com outras espécies em diferentes condições abióticas, produzindo substâncias que auxiliam no crescimento vegetal, ou mesmo protegendo as plantas de estressores ambientais (ILANGUMARAN; SMITH, 2017).

Além de atuarem na promoção direta ou indireta de crescimento vegetal, pesquisas evidenciaram que a co-inoculação de rizóbios com outros grupos bacterianos pode

resultar em ganhos da biomassa vegetal mesmo sob a presença de fatores restritivos e auxiliar a comunidade microbiana coexistente (FIGUEIREDO *et al.*, 2008; LU *et al.*, 2017; JU *et al.*, 2020). O uso de rizóbios com outros micro-organismos tem se apresentado como uma ferramenta cada vez mais explorada no campo, especialmente naqueles que possuem fatores críticos como salinidade, temperatura, déficit hídrico, toxicidade, dentre outros agentes perturbadores (AHMAD *et al.*, 2012; AAMIR *et al.*, 2013; RAHMAN *et al.*, 2019).

A fixação biológica de nitrogênio e a relação simbiótica com vegetais está no cerne central de investigação dos rizóbios, no entanto, para além dessas características, há uma complexa rede de interações que ocorrem entre estes organismos e o ambiente natural que necessitam de maiores compreensões. Essas interações, sobretudo, com outros micro-organismos, são fundamentais para compreender como o funcionamento dos ambientes pode ser potencializado diante das mais variadas alterações que ocorrem nos ambientes terrestres.

2.5 Bactérias Promotoras de Crescimento Vegetal

Os micro-organismos no solo podem estabelecer interações complexas com diversos vegetais. As plantas por sua vez, fornecem um ambiente rico em nichos que possibilitam o crescimento de uma ampla comunidade de organismos vivos, dentre as quais evidenciam-se as bactérias (TRIVEDI *et al.*, 2020). Bactérias de diferentes gêneros como *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Azorhizobium*, *Allorhizobium*, *Sinorhizobium*, *Mesorhizobium*, *Azospirillum*, *Enterobacter*, *Klebsiella*, *Pseudomonas* e *Streptomyces* são reconhecidas como promotoras de crescimento vegetal e podem apresentar diferentes comportamentos, como as de vida livre, simbiontes ou endofíticas (KUKLINSKY-SOBRAL *et al.*, 2004; HAYAT *et al.*, 2010; GLICK, 2012; ANWAR; ALI; SAJID, 2016; SANTOYO *et al.*, 2016).

Distintos processos estão envolvidos na ação dos micro-organismos em auxiliar no crescimento vegetal. Esses mecanismos, diretos ou indiretos, consistem na produção de compostos químicos como a produção de auxinas, giberelinas, citocininas, fixação de nitrogênio, solubilização de fosfato ou na inibição de fitopatógenos (OLANREWAJU; GLICK; BABALOLA, 2017). Nesse trabalho coordenado, as bactérias podem contribuir não apenas com a planta que se beneficia, mas também com a comunidade microbiana que coexiste neste ambiente rico em interações.

O entendimento de como essas populações microbianas coordenam seu comportamento e interagem com as plantas é importante para identificar processos ecológicos fundamentais para manutenção de diferentes ambientes (QUIZA; ST-ARNAUD; YERGEAU,

2015). Assim, estudos tem avaliado a atuação de bactérias promotoras de crescimento vegetal no estabelecimento de comunidades de plantas sob diferentes situações ambientais e apontam os benefícios na incorporação de biomassa vegetal (ILANGUMARAN; SMITH, 2017; ETESAMI; MAHESHWARI, 2018; AYANBENRO; BABALOLA, 2020; SANTOS *et al.*, 2020).

Pesquisas com essas bactérias também tem se intensificado na busca pela aplicação dessa composição bactérias + vegetais na produção de alimentos, recuperação de solos contaminados e em áreas que apresentam condições abióticas limitantes (MOREIRA *et al.*, 2014; KAUSHAL; WANI, 2016; JU *et al.*, 2020). A ação combinada de micro-organismos e plantas possibilita um ambiente mais favorável e propício para colonização por outros organismos vivos.

Em solos secos, como aqueles de regiões áridas e semiáridas, a população bacteriana é recrutada pelas condições presentes neste ambiente e por conseguinte, também pela composição vegetal que libera exsudatos radiculares que regulam o microbioma circundante (NAYLOR; COLEMAN-DERR, 2018). Alguns estudos tem explorado o potencial das bactérias promotoras de crescimento vegetal em amenizar os estressores ambientais presentes nesses solos (ALORI *et al.*, 2020). Nesses locais, esses micro-organismos produzem enzimas que inibem a produção de determinados compostos pela planta, favorecendo o crescimento das raízes e retardando a senescência sob condições de seca (AYANGBENRO; BABALOLA, 2020).

A região do nordeste brasileiro, compreende uma área de clima semiárido que tem apresentado nos últimos anos redução dos índices pluviométricos, ocasionando períodos de secas mais extensos que atingem de forma heterogênea esse ambiente (GONDIM *et al.*, 2017). Essas alterações no potencial hídrico da região, alertam para perda de diversidade ecológica e também redução da sua produção agrícola. Diferentes estudos propõe o uso de bactérias isoladas desses ambientes como mecanismo para mitigar os efeitos deletérios promovidos pelos eventos de seca, e por conseguinte, como forma de incorporar e favorecer a biomassa vegetal pela ação de bactérias promotoras de crescimento vegetal (KAVAMURA *et al.*, 2013; TAKETANI *et al.*, 2017; DE OLIVEIRA *et al.*, 2018; DE ARAÚJO *et al.*, 2020).

Em razão da grande demanda observada pelos sistemas agrícolas e as variações que acometem o clima em uma escala global, a necessidade de maior compreensão sobre os mecanismos que podem ser aperfeiçoadas desses micro-organismos nessa interação positiva com plantas, e as comunidades que coabitam a região de influência das raízes, representa uma fonte para diversas pesquisas. Assim, é oportuno ressaltar que para solos semiáridos esses

estudos são fundamentais para melhor gerenciamento desses sistemas (plantas + bactérias) e também para auxiliar no entendimento da natureza e do potencial dessas relações para manutenção desses espaços naturais.

2.6 Interações microbianas e trocas metabólicas

As comunidades microbianas são sistemas dinâmicos e complexos que interagem constantemente com o meio onde vivem (RAINEY; QUISTAD, 2020). A quase totalidade dessas interações ocorre pela mediação de compostos produzidos pelo seu metabolismo secundário (BRAGA; DOURADO; ARAÚJO, 2016). Esses processos são considerados cruciais na modelagem dos microbiomas, apoiando a coexistência das espécies em mesmo habitat (D'SOUZA *et al.*, 2018).

As populações bacterianas regularmente apresentam heterogeneidade, sendo comum o compartilhamento de funções metabólicas essenciais (D'SOUZA *et al.*, 2018), o que permite uma melhor utilização de recursos disponíveis e favorece a presença de multi organismos (LAWRENCE *et al.*, 2012). Neste cenário, a existência de atividades cooperativas entre os organismos beneficia o potencial adaptativo (*fitness*) das espécies, além de contribuir à distribuição das populações, às taxas de crescimento, à composição e diversidade das espécies, influenciando também na dinâmica das comunidades (BRUNO; STACHOWICZ; BERTNESS, 2003; WEST; GRIFFIN; GARDNER, 2007; KALLENBACH *et al.*, 2019).

Estudos tem confirmado que trocas metabólicas (*cross-feeding*) entre micro-organismos atuam como mecanismos de facilitação, promovendo heterogeneidade (EMBREE *et al.*, 2015; VAN HOEK; MERKS, 2017; DOUGLAS, 2020) e favorecendo a estabilidade de comunidades (VET; GELENS; GONZE, 2020). Há evidências também, que em ambientes com maior estresse as interações positivas favoreçam o *fitness* de espécies geneticamente diferentes, mas que co-ocorrem no mesmo habitat, compartilhando nichos muito próximos (HERNANDEZ *et al.*, 2021).

A hipótese do gradiente de estresse propõe que mecanismos de facilitação tendem a ser mais comuns à medida que estressores ambientais são mais intensos. Essa hipótese ecológica postulada inicialmente para comunidades vegetais (BERTNESS; CALLAWAY, 1994) tem sido identificada também em comunidades microbianas (PICACARDI; VESMAN; MITRI, 2019) e diversos outros autores reforçam que a capacidade de degradação e secreção de compostos por bactérias, sejam fatores que incidem sobre a coexistência de micro-

organismos em ambientes de alto estresse (ZELEZNIAK *et al.*, 2015; TAILLEFUMIER *et al.*, 2017; HAMMARLUND; HARCOTBE, 2019).

A cooperação metabólica descrita em diversos estudos sobre bactérias, revelam que as interações *cross-feeding* são onipresentes nos espaços de interação microbiana, e representam elementos importantes na determinação da composição dessas comunidades (PANDE *et al.*, 2014; ZELEZNIAK *et al.*, 2015; CAVALIERI *et al.*, 2017; PACHECO; MOEL; SEGRÈ, 2019). A associação entre táxons diferentes ajuda a revelar os espaços de nichos partilhados, além de contribuir na identificação de potenciais interações bióticas que auxiliem na mitigação de estressores ou mesmo possibilitem manter a estabilidade dos ambientes naturais (BARBERÁN *et al.*, 2011; GOLDFORD *et al.*, 2018).

Para Louca *et al.* (2018), a coexistência de micro-organismos contrasta com a redundância funcional observada em muitos ambientes, nos quais poderiam ser esperadas comportamentos competitivos. No entanto, parte dessa explicação seria resultado das interações bióticas e de processos ambientais e espaciais. A complementariedade das capacidades biossintéticas seria, então, uma justificativa para a cooperação metabólica favorecer a coexistência de micro-organismos (ZELEZNIAK *et al.*, 2015).

Estudo desenvolvido por Piccardi, Vessman e Mitri (2019) identificou que mecanismos de facilitação por cooperação metabólica foram observados para quatro micro-organismos em um sistema sintético. Nessa pesquisa, os autores observaram que as interações positivas em co-cultura geraram um aumento na população microbiana diferentemente do constatado nas monoculturas, e que com a elevação do nível de estresse abiótico que as culturas foram submetidas, mais prevalentes foram as interações positivas, reforçando, assim, que o estresse abiótico induz a facilitação, conforme identificado para vegetais por Maestre *et al.* (2009).

As interações positivas dentro da dinâmica microbiana dos solos têm função relevante. Uma vez que o aumento das perturbações antropogênicas tem pressionado os ecossistemas, a desestabilização de comunidades microbianas altamente vulneráveis a essas alterações podem ser um ponto crítico para manutenção de processos vitais dos ambientes. Dessa forma, a presença de interações positivas que tendem a se propagar em espaços biológicos de elevado estresse, podem ser estabilizadas pelas redes de facilitação metabólica que contribuem para coexistência de espécies microbianas (GOLDFORD *et al.*, 2018).

Apesar do reconhecimento das interações positivas como facilitadoras de crescimento e coexistência microbiana, observa-se na literatura lacunas sobre os fatores que regulam essas interações para ambientes naturais (PONOMAROVA; PATIL, 2015). Poucos

estudos tem analisado essa dinâmica de interações para bactérias de ambientes com características mais severas ou limitadoras. Hernandez *et al.* (2021) verificaram que sobre um gradiente de elevação o resultado de interações facilitadoras no crescimento de populações de fungos e bactérias foi positivo. Silva *et al.* (2019) identificaram a presença de interações metabólicas positivas entre bactérias isoladas de solo de região semiárida do Brasil. Já Morris *et al.* (2008) observaram facilitação por mecanismos metabólicos auxiliando o crescimento de bactérias marinhas.

Mesmo sabendo que a cooperação metabólica é um fator chave da coexistência de espécies (ZELEZNIAK *et al.*, 2015), pouco se conhece sobre os sistemas que regulam esses mecanismos nos diferentes grupos microbianos, principalmente, nos ambientes terrestres. Parte considerável do que se sabe sobre a dinâmica das trocas metabólicas de cooperação entre micro-organismos é resultado de estudos com modelos sintéticos. Embora, esses sistemas não possuam todas as variáveis de interferência de ambientes naturais eles podem favorecer análises mais controladas e específicas sobre interações particulares (PONOMAROVA; PATIL, 2015).

Haja vista a complexidade de análises em ambiente natural sobre as relações de trocas metabólicas em regime de cooperação, complementariedade ou de produção em parceria com diferentes micro-organismos, é importante evidenciar a necessidade de maiores compreensões sobre os fatores que regem essas interações e os impactos que podem advir da perda da diversidade microbiana para ambientes que apresentam características desafiadoras na sua regulação e manutenção.

REFERÊNCIAS

- AAMIR, Muhammad *et al.*. Co-inoculation with *Rhizobium* and plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) for inducing salinity tolerance in mung bean under field condition of semi-arid climate. **Asian Journal Agriculture and Biology**, v. 1, n. 1, p. 7-12, 2013.
- AHMAD, Maqshoof *et al.*. The combined application of rhizobial strains and plant growth promoting rhizobacteria improves growth and productivity of mung bean (*Vigna radiata* L.) under salt-stressed conditions. **Annals of Microbiology**, v. 62, p. 1321-1330, 2012.
- ALORI, Elizabeth Temitope *et al.*. Plant–archaea relationships: a potential means to improve crop production in arid and semi-arid regions. **World Journal of Microbiology and Biotechnology**, v. 36, n. 9, p. 1-10, 2020.
- ANWAR, Sumaira; ALI, Basharat; SAJID, Imran. Screening of rhizospheric actinomycetes for various *in-vitro* and *in-vivo* plant growth promoting (PGP) traits and for agroactive compounds. **Frontiers in Microbiology**, v. 7, p. 1334, 2016.
- AYANGBENRO, Ayansina Segun; BABALOLA, Olubukola Oluranti. Reclamation of arid and semi-arid soils: The role of plant growth-promoting archaea and bacteria. **Current Plant Biology**, p. 100173, 2020.
- BANDEIRA, Leonardo Lima *et al.*. Production of enzymes by actinobacteria from agricultural areas of the brazilian semi-arid region. **World Wide Journal of Multidisciplinary Research and Development**, p. 1.361, 2022.
- BARBERÁN, Albert *et al.*. Using network analysis to explore co-occurrence patterns in soil microbial communities. **The ISME Journal**, v. 6, n. 2, p. 343-351, 2012.
- BARKA, Essaid Ait *et al.*. Taxonomy, physiology, and natural products of Actinobacteria. **Microbiology and Molecular Biology Reviews**, v. 80, n. 1, p. 1-43, 2016.
- BEDNARZ, Vanessa N. *et al.*. Diazotrophic community and associated dinitrogen fixation within the temperate coral *Oculina patagonica*. **Environmental Microbiology**, v. 21, n. 1, p. 480-495, 2019.
- BEHIE, Scott W. *et al.*. Molecules to ecosystems: Actinomycete natural products *in situ*. **Frontiers in Microbiology**, v. 7, p. 2149, 2017.
- BENITO, Patricia *et al.*. Monitoring the colonization and infection of legume nodules by *Micromonospora* in co-inoculation experiments with rhizobia. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, p. 1-12, 2017.
- BERDUGO, Miguel *et al.*. Global ecosystem thresholds driven by aridity. **Science**, v. 367, n. 6479, p. 787-790, 2020.
- BERTNESS, Mark D.; CALLAWAY, Ragan. Positive interactions in communities. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 9, n. 5, p. 191-193, 1994.

- BERTRAND, Annick *et al.*. Physiological and biochemical responses to salt stress of alfalfa populations selected for salinity tolerance and grown in symbiosis with salt-tolerant *Rhizobium*. **Agronomy**, v. 10, n. 4, p. 569, 2020.
- BHATTI, Asma Absar; HAQ, Shamsul; BHAT, Rouf Ahmad. Actinomycetes benefaction role in soil and plant health. **Microbial Pathogenesis**, v. 111, p. 458-467, 2017.
- BRAGA, Raíssa Mesquita; DOURADO, Manuella Nóbrega; ARAÚJO, Welington Luiz. Microbial interactions: ecology in a molecular perspective. **Brazilian Journal of Microbiology**, v. 47, p. 86-98, 2016.
- BRUNO, John F.; STACHOWICZ, John J.; BERTNESS, Mark D. Inclusion of facilitation into ecological theory. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 18, n. 3, p. 119-125, 2003.
- CAVALIERE, Matteo *et al.*. Cooperation in microbial communities and their biotechnological applications. **Environmental Microbiology**, v. 19, n. 8, p. 2949-2963, 2017.
- CHAURASIA, Anurag *et al.*. Actinomycetes: an unexplored microorganisms for plant growth promotion and biocontrol in vegetable crops. **World Journal of Microbiology and Biotechnology**, v. 34, p. 1-16, 2018.
- CLASSEN, Aimée T. *et al.*. Direct and indirect effects of climate change on soil microbial and soil microbial - plant interactions: What lies ahead?. **Ecosphere**, v. 6, n. 8, p. 1-21, 2015.
- COMPANT, Stéphane *et al.*. A review on the plant microbiome: Ecology, functions, and emerging trends in microbial application. **Journal of Advanced Research**, v. 19, p. 29-37, 2019.
- CREGGER, Melissa A. *et al.*. Response of the soil microbial community to changes in precipitation in a semiarid ecosystem. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 78, n. 24, p. 8587-8594, 2012.
- DANTAS, Jussara S. *et al.*. Interações entre grupos de microorganismos com a rizosfera. **Pesquisa Aplicada & Agrotecnologia**, v. 2, n. 2, p. 213-218. 2009.
- DA SILVA, Jhon Lennon Bezerra *et al.*. Changes in the water resources, soil use and spatial dynamics of Caatinga vegetation cover over semiarid region of the Brazilian Northeast. **Remote Sensing Applications: Society and Environment**, v. 20, p. 100372, 2020.
- DE ARAÚJO, Victor Lucas Vieira Prudêncio *et al.*. Bacteria from tropical semiarid temporary ponds promote maize growth under hydric stress. **Microbiological Research**, v. 240, p. 126564, 2020.
- DEKAK, Ahmed *et al.*. Phenotypic characterization of rhizobia nodulating legumes *Genista microcephala* and *Argyrolobium uniflorum* growing under arid conditions. **Journal of Advanced Research**, v. 14, p. 35-42, 2018.
- DOUGLAS, Angela E. The microbial exometabolome: ecological resource and architect of microbial communities. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 375, n. 1798, p. 20190250, 2020.

D'SOUZA, Glen *et al.*. Ecology and evolution of metabolic *cross-feeding* interactions in bacteria. **Natural Product Reports**, v. 35, n. 5, p. 455-488, 2018.

EMBREE, Mallory *et al.*. Networks of energetic and metabolic interactions define dynamics in microbial communities. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 50, p. 15450-15455, 2015.

ERRAKHI, R.; LEBRIHI, A.; BARAKATE, M. *In vitro* and *in vivo* antagonism of actinomycetes isolated from Moroccan rhizospheric soils against *Sclerotium rolfsii*: a causal agent of root rot on sugar beet (*Beta vulgaris* L.). **Journal of Applied Microbiology**, v. 107, n. 2, p. 672-681, 2009.

ETESAMI, Hassan; MAHESHWARI, Dinesh K.. Use of plant growth promoting rhizobacteria (PGPRs) with multiple plant growth promoting traits in stress agriculture: Action mechanisms and future prospects. **Ecotoxicology And Environmental Safety**, v. 156, p.225-246, jul. 2018.

FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, Antonio J. *et al.*. The rhizosphere microbiome of burned holm-oak: potential role of the genus *Arthrobacter* in the recovery of burned soils. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, p. 1-12, 2017.

FIGUEIREDO, Marcia V. B. *et al.*. Alleviation of drought stress in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) by co-inoculation with *Paenibacillus polymyxa* and *Rhizobium tropici*. **Applied Soil Ecology**, v. 40, n. 1, p. 182-188, 2008.

GALIBERT, Francis *et al.*. The composite genome of the legume symbiont *Sinorhizobium meliloti*. **Science**, v. 293, n. 5530, p. 668-672, 2001.

GARBA, Ismail I.; BELL, Lindsay W.; WILLIAMS, Alwyn. Cover crop legacy impacts on soil water and nitrogen dynamics, and on subsequent crop yields in drylands: a meta-analysis. **Agronomy for Sustainable Development**, v. 42, n. 3, p. 34, 2022.

GARCIA-FRANCO, Noelia *et al.*. Climate-smart soil management in semiarid regions. In: **Soil Management and Climate Change**. Academic Press, 2018. p. 349-368.

GLICK, Bernard R. *et al.*. Plant growth-promoting bacteria: mechanisms and applications. **Scientifica**, v. 2012, 2012.

GOLDFORD, Joshua E. *et al.*. Emergent simplicity in microbial community assembly. **Science**, v. 361, n. 6401, p. 469-474, 2018.

GONDIM, Joaquim *et al.*. A seca atual no Semiárido nordestino – Impactos sobre os recursos hídricos. **Parcerias Estratégicas**, v. 22, n. 44, p. 277-300, 2017.

GOPALAKRISHNAN, Subramaniam *et al.*. Evaluation of Streptomyces strains isolated from herbal vermicompost for their plant growth-promotion traits in rice. **Microbiological Research**, v. 169, n. 1, p. 40-48, 2014.

GRANGE, Luciana; HUNGRIA, Mariangela. Genetic diversity of indigenous common bean (*Phaseolus vulgaris*) rhizobia in two Brazilian ecosystems. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 36, n. 9, p. 1389-1398, 2004.

GROVER, Minakshi *et al.*. Actinomycetes as mitigators of climate change and abiotic stress. **Plant growth promoting actinobacteria: A new avenue for enhancing the productivity and soil fertility of grain legumes**, p. 203-212, 2016.

HAKIM, Sughra *et al.*. Rhizosphere engineering with plant growth-promoting microorganisms for agriculture and ecological sustainability. **Frontiers in Sustainable Food Systems**, v. 5, p. 617157, 2021.

HAMMARLUND, Sarah P.; HARCOMBE, William R. Refining the stress gradient hypothesis in a microbial community. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 116, n. 32, p. 15760-15762, 2019.

HAYAT, Rifat *et al.*. Soil beneficial bacteria and their role in plant growth promotion: a review. **Annals of Microbiology**, v. 60, n. 4, p.579-598, ago. 2010.

HERNANDEZ, Damian J. *et al.*. Environmental stress destabilizes microbial networks. **The ISME Journal**, v. 15, n. 6, p. 1722-1734, 2021.

HINSINGER, Philippe *et al.*. Rhizosphere: biophysics, biogeochemistry and ecological relevance. **Plant Soil**, v. 321, p.117-152, 2009.

ILANGUMARAN, Gayathri; SMITH, Donald L. Plant growth promoting rhizobacteria in amelioration of salinity stress: a systems biology perspective. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p. 1768, 2017.

JU, Wenliang *et al.*. Co-inoculation effect of plant-growth-promoting rhizobacteria and rhizobium on EDDS assisted phytoremediation of Cu contaminated soils. **Chemosphere**, v. 254, p. 126724, 2020.

KALLENBACH, Cynthia M. *et al.*. Managing agroecosystems for soil microbial carbon use efficiency: ecological unknowns, potential outcomes, and a path forward. **Frontiers in Microbiology**, v. 10, p. 1146, 2019.

KAUSHAL, Manoj; WANI, Suhas P. Rhizobacterial-plant interactions: strategies ensuring plant growth promotion under drought and salinity stress. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 231, p. 68-78, 2016.

KAVAMURA, Vanessa Nessner *et al.*. Screening of Brazilian cacti rhizobacteria for plant growth promotion under drought. **Microbiological Research**, v. 168, n. 4, p. 183-191, 2013.

KAVAMURA, Vanessa Nessner *et al.*. The role of species turnover in structuring bacterial communities in a local scale in the cactus rhizosphere. **Plant and Soil**, v. 425, n. 1-2, p. 101-112, 2018.

KONG, Zhaoyu; LIU, Hongguang. Modification of rhizosphere microbial communities: A possible mechanism of plant growth promoting rhizobacteria enhancing plant growth and fitness. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, p. 920813, 2022.

KUKLINSKY - SOBRAL, Júlia *et al.*. Isolation and characterization of soybean - associated bacteria and their potential for plant growth promotion. **Environmental Microbiology**, v. 6, n. 12, p. 1244-1251, 2004.

KUMAR, Ashwani; DUBEY, Anamika. Rhizosphere microbiome: Engineering bacterial competitiveness for enhancing crop production. **Journal of Advanced Research**, 2020.

KUZYAKOV, Yakov; RAZAVI, Bahar S. Rhizosphere size and shape: Temporal dynamics and spatial stationarity. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 135, p. 343-360, 2019.

LACERDA-JÚNIOR, Gileno V. *et al.*. Land use and seasonal effects on the soil microbiome of a Brazilian dry forest. **Frontiers in Microbiology**, v. 10, p. 648, 2019.

LAL, Rattan. Carbon sequestration in dryland ecosystems. **Environmental Management**, v. 33, p. 528-544, 2004.

LASUDEE, Krisana *et al.*. Actinobacteria associated with arbuscular mycorrhizal *Funneliformis mosseae* spores, taxonomic characterization and their beneficial traits to plants: Evidence obtained from mung bean (*Vigna radiata*) and Thai jasmine rice (*Oryza sativa*). **Frontiers in Microbiology**, v. 9, p. 1247, 2018.

LAW, Jodi Woan-Fei *et al.*. The rising of “Modern Actinobacteria” era. **Progress in Microbes & Molecular Biology**, v. 3, n. 1, 2020.

LAWRENCE, Diane *et al.*. Species interactions alter evolutionary responses to a novel environment. **PLoS Biology**, v. 10, n. 5, p. e1001330, 2012.

LIMA, José Vinícius Leite *et al.*. Characterization of actinobacteria from the semiarid region, and their antagonistic effect on strains of rhizobia. **African Journal of Biotechnology**, v. 16, n. 11, p. 499-507, 2017.

LING, Ning; WANG, Tingting; KUZYAKOV, Yakov. Rhizosphere bacteriome structure and functions. **Nature Communications**, v. 13, n. 1, p. 836, 2022.

LLADÓ, Salvador; LÓPEZ-MONDÉJAR, Rubén; BALDRIAN, Petr. Forest soil bacteria: diversity, involvement in ecosystem processes, and response to global change. **Microbiology and Molecular Biology Reviews**, v. 81, n. 2, p. e00063-16, 2017.

LOUCA, Stilianos *et al.*. Function and functional redundancy in microbial systems. **Nature Ecology & Evolution**, v. 2, n. 6, p. 936-943, 2018.

LU, Junkun *et al.*. Co-existence of rhizobia and diverse non-rhizobial bacteria in the rhizosphere and nodules of *Dalbergia odorifera* seedlings inoculated with *Bradyrhizobium elkanii*, *Rhizobium multihospitium* - like and *Burkholderia pyrrocinia* - like strains. **Frontiers in Microbiology**, v. 8, p. 2255, 2017.

- MABROUK, M. I.; SALEH, N. M. Molecular identification and characterization of antimicrobial active actinomycetes strains from some Egyptian soils. **DNA**, v. 11, p. 12, 2014.
- MAESTRE, Fernando T. *et al.*. Refining the stress - gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. **Journal of Ecology**, v. 97, n. 2, p. 199-205, 2009.
- MAESTRE, Fernando T. *et al.*. Increasing aridity reduces soil microbial diversity and abundance in global drylands. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 51, p. 15684-15689, 2015.
- MAHMOUD, Huda M.; KALENDAR, Aisha A. Coral-associated actinobacteria: diversity, abundance, and biotechnological potentials. **Frontiers in Microbiology**, v. 7, p. 204, 2016.
- MARASCO, Ramona *et al.*. Diamonds in the rough: Dryland microorganisms are ecological engineers to restore degraded land and mitigate desertification. **Microbial Biotechnology**, 2023.
- MARENGO, Jose A.; TORRES, Roger Rodrigues; ALVES, Lincoln Muniz. Drought in Northeast Brazil - past, present, and future. **Theoretical and Applied Climatology**, v. 129, p. 1189-1200, 2017.
- MARENGO, Jose A. *et al.*. Assessing drought in the drylands of northeast Brazil under regional warming exceeding 4°C. **Natural Hazards**, v. 103, p. 2589-2611, 2020.
- MARTINS, Claudia Miranda *et al.*. Rhizobial diversity from stem and root nodules of *Discolobium* and *Aeschynomene*. **Acta Scientiarum Agronomy**, v. 37, p. 163-170, 2015.
- MARTÍNEZ-ROMERO, Esperanza. Coevolution in Rhizobium-legume symbiosis?. **DNA and Cell Biology**, v. 28, n. 8, p. 361-370, 2009.
- MENDOZA-SUÁREZ, Marcela *et al.*. Competition, nodule occupancy, and persistence of inoculant strains: key factors in the *rhizobium*-legume symbioses. **Frontiers in Plant Science**, v. 12, p. 690567, 2021.
- MILLÁN-AGUIÑAGA, Natalie *et al.*. Awakening ancient polar Actinobacteria: diversity, evolution and specialized metabolite potential. **Microbiology**, v. 165, n. 11, p. 1169-1180, 2019.
- MIRANDA-SÁNCHEZ, Fabiola; RIVERA, Javier; VINUESA, Pablo. Diversity patterns of *Rhizobiaceae* communities inhabiting soils, root surfaces and nodules reveal a strong selection of rhizobial partners by legumes. **Environmental Microbiology**, v. 18, n. 8, p. 2375-2391, 2016.
- MOHAMMADIPANAH, Fatemeh; WINK, Joachim. Actinobacteria from arid and desert habitats: diversity and biological activity. **Frontiers in Microbiology**, v. 6, p. 1541, 2016.
- MOHANRAM, Saritha; KUMAR, Praveen. Rhizosphere microbiome: revisiting the synergy of plant-microbe interactions. **Annals of Microbiology**, v. 69, p. 307-320, 2019.

MOREIRA, Helena *et al.*. Phytomanagement of Cd-contaminated soils using maize (*Zea mays* L.) assisted by plant growth-promoting rhizobacteria. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 21, p. 9742-9753, 2014.

MORRIS, J. Jeffrey *et al.*. Facilitation of robust growth of *Prochlorococcus* colonies and dilute liquid cultures by “helper” heterotrophic bacteria. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 74, n. 14, p. 4530-4534, 2008.

MUKHTAR, Salma; MEHNAZ, Samina; MALIK, Kauser Abdulla. Microbial diversity in the rhizosphere of plants growing under extreme environments and its impact on crop improvement. **Environmental Sustainability**, v. 2, n. 3, p. 329-338, 2019.

NARDI, Pierfrancesco *et al.*. Biological nitrification inhibition in the rhizosphere: determining interactions and impact on microbially mediated processes and potential applications. **FEMS Microbiology Reviews**, v. 44, n. 6, p. 874-908, 2020.

NAYLOR, Dan; COLEMAN-DERR, Devin. Drought stress and root-associated bacterial communities. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p.1-16, jan. 2018.

OLANREWAJU, Oluwaseyi Samuel; GLICK, Bernard R.; BABALOLA, Olubukola Oluranti. Mechanisms of action of plant growth promoting bacteria. **World Journal of Microbiology and Biotechnology**, v. 33, p. 1-16, 2017.

ONISHCHUK, O. P.; VOROBYOV, N. I.; PROVOROV, N. A. Nodulation competitiveness of nodule bacteria: genetic control and adaptive significance. **Applied biochemistry and microbiology**, v. 53, p. 131-139, 2017.

PACHECO, Alan R.; MOEL, Mauricio; SEGRÈ, Daniel. Costless metabolic secretions as drivers of interspecies interactions in microbial ecosystems. **Nature Communications**, v. 10, n. 1, p. 103, 2019.

PANDE, Samay *et al.*. Fitness and stability of obligate cross-feeding interactions that emerge upon gene loss in bacteria. **The ISME Journal**, v. 8, n. 5, p. 953-962, 2014.

PASTERNAK, Zohar *et al.*. Spatial and temporal biogeography of soil microbial communities in arid and semiarid regions. **PLoS One**, v. 8, n. 7, p. e69705, 2013.

PATHALAM, Ganesan *et al.*. Isolation and molecular characterization of actinomycetes with antimicrobial and mosquito larvicidal properties. **Beni-Suef University Journal of Basic and Applied Sciences**, v. 6, n. 2, p. 209-217, 2017.

PEREIRA, Marsílvio G. *et al.*. Interações entre fungos micorrízicos arbusculares, rizóbio e actinomicetos na rizosfera de soja. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 17, p. 1249-1256, 2013.

PÉREZ-GUZMÁN, Lumarie *et al.*. Resilience of the microbial communities of semiarid agricultural soils during natural climatic variability events. **Applied Soil Ecology**, v. 149, p. 103487, 2020.

PICCARDI, Philippe; VESSMAN, Björn; MITRI, Sara. Toxicity drives facilitation between 4 bacterial species. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 116, n. 32, p. 15979-15984, 2019.

PONOMAROVA, Olga; PATIL, Kiran Raosaheb. Metabolic interactions in microbial communities: untangling the Gordian knot. **Current Opinion in Microbiology**, v. 27, p. 37-44, 2015.

PRIYADHARSINI, Palanisamy; DHANASEKARAN, Dharmadurai. Diversity of soil allelopathic Actinobacteria in Tiruchirappalli district, Tamilnadu, India. **Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences**, v. 14, n. 1, p. 54-60, 2015.

PUGNAIRE, Francisco I. *et al.*. Climate change effects on plant-soil feedbacks and consequences for biodiversity and functioning of terrestrial ecosystems. **Science Advances**, v. 5, n. 11, p. eaaz1834, 2019.

QIN, Sheng *et al.*. Actinobacteria in special and extreme habitats: diversity, function roles and environmental adaptations. **Frontiers in Microbiology**, v. 10, p. 944, 2019.

QUIZA, Liliana; ST-ARNAUD, Marc; YERGEAU, Etienne. Harnessing phytomicrobiome signaling for rhizosphere microbiome engineering. **Frontiers in Plant Science**, v. 6, p. 507, 2015.

RAJAGOPAL, Gobalakrishnan; KANNAN, Sivakumar. Systematic characterization of potential cellulolytic marine actinobacteria *Actinoalloteichus* sp. MHA15. **Biotechnology Reports**, v. 13, p. 30-36, 2017.

RAHMAN, M. *et al.*. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi, rhizobium and phosphorus on mungbean (*Vigna radiata*) in saline soil. **Bangladesh Journal of Agricultural Research**, v. 44, n. 1, p. 153-165, 2019.

RAINEY, Paul B.; QUISTAD, Steven D. Toward a dynamical understanding of microbial communities. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 375, n. 1798, p. 20190248, 2020.

RATHI, Sonam *et al.*. Selection of *Bradyrhizobium* or *Ensifer* symbionts by the native Indian caesalpinoid legume *Chamaecrista pumila* depends on soil pH and other edaphic and climatic factors. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 94, n. 11, p. fyy180, 2018.

SAHUR, Asmiaty *et al.*. Effect of seed inoculation with actinomycetes and rhizobium isolated from indigenous soybean and rhizosphere on nitrogen fixation, growth, and yield of soybean. **International Journal of Agronomy**, v. 2018, 2018.

SAIDI, Samira *et al.*. Improvement of *Medicago sativa* crops productivity by the co-inoculation of *Sinorhizobium meliloti* – actinobacteria under salt stress. **Current Microbiology**, v. 78, p. 1344-1357, 2021.

SANTOS, Adailson Feitoza Jesus *et al.*. Cacti-associated rhizobacteria from Brazilian Caatinga biome induce maize growth promotion and alleviate abiotic stress. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v. 15, n. 3, p. 1-10, 2020.

- SANTOYO, Gustavo *et al.*. Plant growth-promoting bacterial endophytes. **Microbiological Research**, v. 183, p. 92-99, 2016.
- SANTOYO, Gustavo *et al.*. The role of abiotic factors modulating the plant-microbe-soil interactions: toward sustainable agriculture. A review. **Spanish Journal of Agricultural Research**, v. 15, n. 1, p. 13, 2017.
- SATHYA, Arumugam; VIJAYABHARATHI, Rajendran; GOPALAKRISHNAN, Subramaniam. Plant growth-promoting actinobacteria: a new strategy for enhancing sustainable production and protection of grain legumes. **3 Biotech**, v. 7, p. 1-10, 2017.
- SELIM, Samy *et al.*. Actinobacterium isolated from a semi-arid environment improves the drought tolerance in maize (*Zea mays* L.). **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 142, p. 15-21, 2019.
- SILVA, Leandro *et al.*. Diversidade de rizóbio da unidade de conservação parque nacional de Ubajara no estado do Ceará. **Enciclopédia Biosfera**, v. 10, n. 19, 2014.
- SILVA, Valéria Maria Araújo *et al.*. Cross-Feeding Among Soil Bacterial Populations: Selection and Characterization of Potential Bio-inoculants. **Journal of Agricultural Science**, v. 11, n. 5, p.23-34, abr. 2019.
- SOUSA, Carla da Silva; SOARES, Ana Cristina Fermino; GARRIDO, Marlon da Silva. Characterization of streptomycetes with potential to promote plant growth and biocontrol. **Scientia Agricola**, v. 65, p. 50-55, 2008.
- TAILLEFUMIER, Thibaud *et al.*. Microbial consortia at steady supply. **Elife**, v. 6, p. e22644, 2017.
- TAKETANI, Rodrigo Gouvêa *et al.*. Dry season constrains bacterial phylogenetic diversity in a semi-arid rhizosphere system. **Microbial Ecology**, v. 73, p. 153-161, 2017.
- TRIVEDI, Pankaj *et al.*. Plant – microbiome interactions: from community assembly to plant health. **Nature Reviews Microbiology**, v. 18, n. 11, p. 607-621, 2020.
- TRIVEDI, Pankaj *et al.*. Plant – microbiome interactions under a changing world: Responses, consequences and perspectives. **New Phytologist**, v. 234, n. 6, p. 1951-1959, 2022.
- VAN BERGEIJK, Doris A. *et al.*. Ecology and genomics of Actinobacteria: new concepts for natural product discovery. **Nature Reviews Microbiology**, p. 1-13, 2020.
- VAN HOEK, Milan JA; MERKS, Roeland MH. Emergence of microbial diversity due to *cross-feeding* interactions in a spatial model of gut microbial metabolism. **BMC Systems Biology**, v. 11, n. 1, p. 1-18, 2017.
- VET, Stefan; GELENS, Lendert; GONZE, Didier. Mutualistic cross-feeding in microbial systems generates bistability via an Allee effect. **Scientific Reports**, v. 10, n. 1, p. 1-12, 2020.
- WALKER, Travis S. *et al.*. Root exudation and rhizosphere biology. **Plant Physiology**, v. 132, n. 1, p. 44-51, 2003.

WANG, Xinye *et al.*. Comparative analysis of rhizobial chromosomes and plasmids to estimate their evolutionary relationships. **Plasmid**, v. 96, p. 13-24, 2018.

WEST, Stuart A.; GRIFFIN, Ashleigh S.; GARDNER, Andy. Evolutionary explanations for cooperation. **Current Biology**, v. 17, n. 16, p. R661-R672, 2007.

ZAHRAN, Hamdi Hussein. Plasmids impact on rhizobia-legumes symbiosis in diverse environments. **Symbiosis**, v. 73, n. 2, p. 75-91, 2017.

ZELEZNIAK, Aleksej *et al.*. Metabolic dependencies drive species co-occurrence in diverse microbial communities. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 20, p. 6449-6454, 2015.

3. CAPÍTULO II: CARACTERIZAÇÃO BIOQUÍMICA E INFLUÊNCIA DE FATORES ABIÓTICOS NA ATIVIDADE METABÓLICA DE MICRO-ORGANISMOS DE REGIÃO SEMIÁRIDA

RESUMO

Os micro-organismos do solo, através do seu metabolismo, constituem os principais agentes de transformação da matéria orgânica. Nesse sistema, a disponibilidade de nutrientes, aliada às condições abióticas, são parâmetros essenciais para as reações metabólicas e o consequente crescimento das diferentes comunidades microbianas. Assim, sob a hipótese de que as condições ambientais afetam de forma diferente o metabolismo de micro-organismos rizosféricos, o presente trabalho objetivou avaliar a influência de fatores abióticos limitantes na atividade metabólica de bactérias de dois importantes grupos funcionais (actinobactérias e rizóbios), isolados de solo rizosférico de região semiárida. Vinte e sete cepas de actinobactérias e vinte e seis de rizóbios foram caracterizadas quanto aos aspectos bioquímicos: atividade xilanolítica, pectinolítica e solubilização de fosfato. Cepas com índices enzimáticos e de solubilização igual ou superior a 1.5 foram selecionadas para testar o efeito de condições abióticas limitantes sob as referidas atividades. Os dois grupos microbianos apresentaram homogeneidade no uso de diferentes fontes de carbono e de nitrogênio. Foi detectada uma variação significativa nas médias das atividades metabólicas em actinobactérias e rizóbios, mas entre os grupos não houve diferença significativa ($p > 0,05$). Somente uma cepa de actinobactéria foi capaz de degradar compostos xilanolíticos. A degradação de compostos pectinolíticos foi observada em 52 e 57% das cepas de actinobactérias e rizóbios, respectivamente. Enquanto apenas 22 e 19% das cepas de actinobactérias e rizóbios, nesta ordem, solubilizaram fosfato inorgânico. As variáveis abióticas com maior correlação com a atividade metabólica foram pH 7 e 9, NaCl 1% e a temperatura de 39°C. Alterações de temperatura não promoveram variações significativas, mas foram limitantes para a maioria das cepas dos dois grupos bacterianos. Mecanismos de solubilização de fosfato, capacidade de degradar compostos diversos e complexos, associados a características extremotolerantes de algumas cepas, constituíram aspectos relevantes na seleção de micro-organismos com potencial para promoção de crescimento vegetal em áreas semiáridas.

Palavras-chave: actinobactérias; rizóbios; solo; grupos microbianos; rizosfera.

ABSTRACT

Soil microorganisms, through their metabolism, constitute the main agents of transformation of organic matter. In this system, the availability of nutrients, combined with abiotic

conditions, are essential parameters for metabolic reactions and the consequent growth of different microbial communities. Thus, under the hypothesis that environmental conditions affect the metabolism of rhizospheric microorganisms differently, the present work aimed to evaluate the influence of limiting abiotic factors on the metabolic activity of bacteria from two important functional groups (actinobacteria and rhizobia), isolated of rhizospheric soil from a semi-arid region. Twenty-seven strains of actinobacteria and twenty-six of rhizobia were characterized in terms of biochemical aspects: xylanolytic, pectinolytic activity and phosphate solubilization. Strains with enzymatic and solubilization indices equal to or greater than 1.5 were selected to test the effect of limiting abiotic conditions on the aforementioned activities. The two microbial groups showed homogeneity in the use of different carbon and nitrogen sources. A significant variation was detected in the means of metabolic activities in actinobacteria and rhizobia, but between the groups there was no significant difference ($p > 0.05$). Only one strain of actinobacteria was able to degrade xylanolytic compounds. Degradation of pectinolytic compounds was observed in 52 and 57% of actinobacteria and rhizobia strains, respectively. While only 22 and 19% of actinobacteria and rhizobia strains, in that order, solubilized inorganic phosphate. The abiotic variables with the highest correlation with metabolic activity were pH 7 and 9, 1% NaCl and a temperature of 39° C. Temperature changes did not promote significant variations, but were limiting for the majority of strains from both bacterial groups. Phosphate solubilization mechanisms, the ability to degrade diverse and complex compounds, associated with the extreme tolerant characteristics of some strains, constituted relevant aspects in the selection of microorganisms with the potential to promote plant growth in semi-arid areas.

Keywords: actinobactéria; rhizobia; soil; microbial groups. rhizosphere.

3.1 INTRODUÇÃO

O solo é um sistema dinâmico onde diferentes fatores químicos, físicos e biológicos contribuem à formação de uma ampla gama de habitats para múltiplas formas de

vida, com destaque para a microbiana (KURAMAE *et al.*, 2011). Interações complexas entre fatores bióticos e abióticos podem interferir na atuação das assembleias microbianas, responsável pela transformação da matéria orgânica, mineralização, neutralização de toxinas e manutenção da estabilidade nutricional (YOU *et al.*, 2014; GRZADZIEL, 2017). Todos esses processos são mediados pela ação combinada de sistemas metabólicos eficientes que conectam a abundância de micro-organismos em determinado ambiente a seu papel funcional na manutenção da dinâmica natural (ALLISON; MARTINY, 2008; HALL *et al.*, 2018)

Os solos de regiões áridas e semiáridas caracterizam-se pela baixa umidade associada a elevadas temperaturas e evapotranspiração, pluviosidade irregular, além de baixa fertilidade (ALORI *et al.*, 2020). Esses fatores limitam o crescimento e a abundância de vários organismos vivos, sobretudo os micro-organismos (AYANBENRO; BABALOLA, 2020). Análises metagenômicas realizadas em nesses solos revelam redução da diversidade funcional microbiana, e sugerem que condições abióticas extremas são mais relevantes na composição de comunidades microbianas do que as competitivas (FIERER *et al.*, 2012). Assim, condições ambientais restritivas e/ou estressoras além de limitar a diversidade microbiana, reduzem aspectos funcionais dos ecossistemas (HALL *et al.*, 2018; SONG *et al.*, 2019).

O pH representa um fator abiótico que impacta a diversidade microbiana no solo (CHODAK *et al.*, 2015; MAESTRE *et al.*, 2015). Ainda que a salinidade, temperaturas extremas, umidade, quantidade e qualidade de recursos e mineralização de compostos inorgânicos, também influenciem a microbiota, este fator pode atuar de forma isolada ou conjunta, interferindo na dinâmica microbiana desse ambiente (FIERER *et al.*, 2012; LATZ *et al.*, 2016; FIERER, 2017; MALIK *et al.*, 2020).

A atividade enzimática é dependente de fatores abióticos, como a salinidade, variações de pH extracelulares, amplitudes térmicas elevadas e toxicidade no solo. Essas características comprometem as reações metabólicas e afetam as taxas de sobrevivência dos micro-organismos (CAMPBELL *et al.*, 2018; RAISE; SADEGHI, 2019). Para Baldrian (2017) o metabolismo microbiano é o principal agente transformador da matéria orgânica e compreender como esses processos metabólicos ocorrem se torna fundamental para o entendimento do papel desses organismos na manutenção de ambientes naturais.

Substratos orgânicos de estruturas variadas como amido, lignina, celulose, hemicelulose, pectina, quitina, além de compostos inorgânicos, como fósforo, de natureza pouco solúvel, constituem elementos essenciais que mantêm diversos organismos no solo (RAMANJANEYLU *et al.*, 2017). A manutenção dessa rede de interações requer a presença de metabólitos, principalmente enzimas extracelulares produzidas pela atividade microbiana,

capazes de decompor em frações menores ou mesmo facilitar a solubilização desses substratos (PUISSANT *et al.*, 2019).

Entre os grupos microbianos do solo atuantes nos principais serviços ecossistêmicos, se destacam as actinobactérias e os rizóbios (YEAGER *et al.*, 2017). A predominância desses micro-organismos em solo de áreas semiáridas é registrada por Meneses *et al.* (2016), Lacerda Júnior *et al.* (2017), Lima *et al.* (2017); Fernández-González *et al.* (2017), Dekak *et al.* (2018), Silva *et al.* (2019) e por Castañeda-Cisneros *et al.* (2020).

Estudos também indicam a participação desses micro-organismos como agentes da promoção de crescimento vegetal por mecanismos diversos, como a solubilização de fosfato, a produção de sideróforos e associação com outros micro-organismos (LE *et al.*, 2016; LASUDEE *et al.*, 2018), além do seu potencial em cultivares distintos, com o objetivo de favorecer o desenvolvimento e a produtividade (LONGATTI *et al.*, 2013; SCHMIDT *et al.*, 2019).

Nessa perspectiva, micro-organismos com capacidades metabólicas diferentes e com potencial para suportar variações abióticas são relevantes para ambientes semiáridos que possuem variações de climas com tendência a processos estressores. Esses organismos possibilitam maiores chances de manutenção da estabilidade funcional do ambiente, garantindo sua produtividade.

O presente estudo teve por objetivo avaliar *in vitro* a influência de fatores abióticos na atividade metabólica de cepas de actinobactérias e rizóbios isolados de solo rizosférico na região semiárida brasileira.

3.2 MATERIAL E MÉTODO

Este estudo foi aprovado pelo Instituto de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) de acordo com a legislação brasileira (Número de autorização: SISBIO38980-3).

3.2.1 Área de estudo

As cepas de actinobactérias e rizóbios foram isoladas de amostras de solo rizosférico obtidas no Parque Nacional de Ubajara (PNU), uma área de conservação federal de proteção integral administrada pelo Instituto Chico Mendes para conservação da biodiversidade. Localiza-se na serra da Ibiapaba, norte do Estado do Ceará, Brasil na latitude $3^{\circ}46'S$ e longitude $40^{\circ}54'W$ (Figura 1) em altitudes que variam de 800 a 1.100 m (CUNHA; ARAÚJO, 2014). A temperatura média oscila entre 20° a $22^{\circ}C$ no planalto da Ibiapaba e entre 24° a $26^{\circ}C$ na depressão periférica (IBAMA, 2006). Apresenta dois períodos climáticos distintos, sendo o primeiro semestre do ano mais chuvoso e com temperaturas mais amenas e o segundo semestre praticamente sem chuvas e temperaturas mais elevadas.

Figura 1 - Localização da área onde foram coletadas amostras de solo rizosférico.



Fonte: www.ipece.ce.gov.br

A análise química do solo foi realizada de acordo com Teixeira *et al.*, (2017). Os atributos do solo avaliados foram pH em água na proporção de 1: 2,5 (solo: água), e em KCl; Ca^{2+} , Mg^{2+} e Al^{3+} trocável extraídos com KCl 1 mol L^{-1} e analisados por titulação; acidez potencial (H + Al), usando acetato de cálcio; P, Na^+ e K^+ disponíveis, utilizando o extrator Mehlich 1, análises por colorimetria e fotometria de chama, respectivamente. O solo da área de amostragem é descrito como cambissolo háplico Tb distrófico típico, característico de relevos fortemente ondulados ou montanhosos. As características químicas e os atributos de fertilidade do solo encontram-se na tabela 1.

Tabela 1 – Características químicas do solo da área de amostragem.

pH	CO	MO	N	P	K	Na	Ca	Mg	Al	H	SB	CTC	Sat.B
H_2O	g kg^{-1}			mg kg^{-1}	cmolc kg^{-1}						%		
5,2	30,98	53,28	1,79	15,56	0,29	0,83	5,09	3,36	0,26	2,71	9,58	12,56	76,03

CO (Carbono Orgânico); MO (Matéria orgânica); CTC (Capacidade de troca de cátions); SB (Soma de bases); Sat.B (Saturação por bases).

Fonte: dados da pesquisa.

3.2.2 Actinobactérias e Rizóbios

Foram utilizadas 26 cepas de rizóbios e 27 de actinobactérias isoladas de amostras da rizosfera de 12 leguminosas (Fabaceae) (Tabela 2) coletadas na estação seca no período de 20 a 24 de agosto de 2012. Medidas de pH do solo variaram de 4,46 a 6,34 (C.V. 123%) com um valor médio de 5,2, típico de solos ácidos de acordo com Pacchioni *et al.* (2014). As cepas de rizóbios foram autenticadas e caracterizadas por Silva *et al.* (2014) e Feitoza *et al.* (2015) como *Bradyrhizobium* spp (L84, L85, L86, L87, L89, L90, L92, L93, L94, L95, L97, L99, L101, L102, L103, L104, L107, L108, L109) and *Burkholderia* spp (L91, L96, L105). As cepas L83, L98, L100 e L110 não foram identificadas. As cepas de actinobactérias foram caracterizadas macro e microscopicamente por Brito *et al.* (2015) e identificadas como: *Streptomyces* sp. (UB02, UB05, UB07, UB08, UB10, UB11, UB14, UB19, UB24, UB25, UB26, and UB27), *Terrabacter* sp. (UB16, UB17 and UB18), *Nocardia* sp. (UB01, UB04, UB09, UB12, UB13, UB15, UB20, UB21, UB22, UB23 e UB28) e *Micromonospora* sp. (UB03). Essas cepas estão mantidas no Laboratório de Microbiologia Ambiental (LAMAB) do Departamento de Biologia da Universidade Federal do Ceará.

Tabela 2 - Leguminosas (Fabaceae) selecionadas para coleta de amostras de solo rizosférico do Parque Nacional de Ubajara, no Estado do Ceará.

Amostras	Leguminosas	
	Nome científico	Nome vulgar
1	<i>Centrosema sagittatum</i> (Willd.) L.Riley	Centrosema
2	<i>Crataegus monogyna</i> Jacq. - Rosaceae	Espinheiro branco
3	<i>Acacia polyphylla</i> DC	Espinheiro preto
4	<i>Stryphnodendron puclcherrimum</i> (Willd.) Hochr	Camunze
5	<i>Hymenaea courbaril</i> L.	Jatobá
6	<i>Senna spectabilis</i> (DC) Irwin & Barneby	Besouro
7	<i>Inga</i> sp.	Ingá
8	<i>Libidibia ferrea</i> (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz	Jucá
9	<i>Bauhinia cheilantha</i> (Bong.) Steud.	Mororó
10	<i>Piptadenia stipulacea</i> (Benth.) Ducke	Jurema branca
11	<i>Anadenanthera macrocarpa</i> (Benth.) Brenan	Angico branco
12	<i>Mimosa caesalpiniiifolia</i> Benth.	Sabiá

Fonte: dados da pesquisa.

3.2.3 Assimilação de diferentes fontes de carbono

As cepas de actinobactérias e rizóbios foram inoculadas em triplicata, em placas de Petri contendo meio basal ágar sais minerais, composto de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ (2,4 g), KH_2PO_4 (2,38 g), $\text{K}_2\text{HPO}_4 \cdot 3\text{H}_2\text{O}$ (5,65 g), $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ (1 g), solução de minerais-traços (1 mL) com a seguinte composição para 100 mL ($\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ 0,64 g, $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 0,11 g, $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 0,79 g, $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 0,15 g), ágar (15 g), água destilada (1000 mL) e pH 6,8-7,0. Uma solução a 10% de cada fonte de carbono (L-arabinose, sacarose, D-xilose, D-manitol, D-frutose, inositol e ramnose), além de glicose (controle positivo) e água (controle negativo) foi preparada. As fontes foram esterilizadas em filtro de membrana millipore 0,45 μm . Após a esterilização do meio basal em autoclave a 121°C por 15 minutos, o meio foi resfriado até 60°C e em seguida feita a adição de 1% de cada fonte de carbono. As placas inoculadas foram incubadas em B.O.D. a 28°C por 7 a 10 dias. Posteriormente, os padrões de crescimento foram comparados com os controles positivos (+) e negativo (-) conforme Shirling e Gottlieb (1966).

3.2.3 Assimilação de diferentes fontes de nitrogênio

As cepas de actinobactérias e rizóbios foram avaliadas quanto à capacidade de crescer utilizando quatro substratos como única fonte de nitrogênio. Para esta análise as cepas foram inoculadas em meio basal com a seguinte composição por L: MgSO₄.7H₂O (0,05 g), NaCl (0,05 g), FeSO₄.7H₂O (0,001 g), K₂HPO₄ (0,1 g), ágar (15 g), suplementado com 0,1 g da fonte de nitrogênio e em meio basal sem a fonte de nitrogênio (controle negativo) e L-asparagina (controle positivo). Após 10 dias de incubação a 28°C em B.O.D., o crescimento das cepas foi avaliado através da comparação com os controles positivo e negativo conforme descrito por Willians *et al.* (1983). As fontes de nitrogênio utilizadas foram nitrato de potássio, L-histidina, arginina.

3.2.4 Atividade metabólica

3.2.4.1 Atividade xilanolítica

Para verificação da atividade xilanolítica as cepas de actinobactérias e rizóbios foram inoculados na forma de *spots* e em quadruplicata em meio de cultivo mínimo de sais com a seguinte composição por L: NaNO₃ (0,5 g), K₂HPO₄ (1 g), MgSO₄.7H₂O (0,5 g), FeSO₄.7H₂O (0,01 g), extrato de levedura (1 g), ágar (15 g) suplementado com 1 g de xilana e pH 6,0 conforme Kumar *et al.* (2012). As cepas foram incubadas em B.O.D. na temperatura de 28 ± 2°C durante 10 dias. Posterior a este período, foram acrescentados 10 mL de solução de vermelho congo em cada placa, deixando-o agir durante 15 minutos em temperatura ambiente. Depois desse intervalo, o excesso da solução foi descartado e adicionados 10 mL de solução de NaCl (2 M) em cada placa, reagida por cerca de 30 minutos em temperatura ambiente. Logo em seguida o excesso de solução salina foi removido e feita a observação e a medição das zonas de hidrólise ao redor das colônias (HANKIN; ANAGNOSTAKIS, 1977).

3.2.4.2 Atividade pectinolíticas

A atividade pectinolítica foi avaliada através da inoculação das cepas de actinobactérias e rizóbios em placas de Petri estéreis contendo meio TSA (Tryptona Soja Ágar) composto de: triptona (1,5g); peptona de soja (0,5g); NaCl (1,5g); ágar (15g), 1000 mL de água destilada e pH 7,3, suplementado com 1% de pectina cítrica. O meio foi autoclavado a

121°C por 15 minutos e logo após vertido em placas de Petri estéreis. As placas foram divididas em quatro quadrantes onde as cepas foram inoculadas e incubadas, conforme descrito no item 2.2.4.1. Para avaliação da atividade pectinolítica foi utilizado 10 mL de solução de lugol, o qual permitiu a visualização do halo de hidrólise ao redor das colônias (MINOTTO *et al.*, 2014).

3.2.4.3 Solubilização de fosfato

Para verificação da capacidade de solubilizar fosfato inorgânico, as cepas de actinobactérias e rizóbios foram inoculadas em quadruplicata em meio Pikovskaya's ágar (PVK) com a seguinte composição por L: glicose (10 g), $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ (5 g), extrato de levedura (0,5 g), $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ (0,5 g), KCL (0,2 g), NaCl (0,2 g), $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ (0,1 g), $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ (0,002g), $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ (0,002g), ágar (15 g), pH $7,0 \pm 0,2$ (PIKOVSKAYA, 1948). As cepas foram incubadas a 28°C em B.O.D. por 14 dias, após esse período foi verificado a presença de um halo claro ao redor da colônia indicativo da solubilização de fosfato (FRANCO-CORREA *et al.*, 2010).

3.2.4.4 Determinação da atividade metabólica

A atividade metabólica foi avaliada através da determinação do índice enzimático (IE) e do índice de solubilização (IS) de fosfato (FLORENCIO; COURI; FARINAS, 2012; PAUL; SINHA, 2017). Esses índices foram medidos em mm com o auxílio de um paquímetro digital e determinados através da razão entre o diâmetro do halo (hidrólise/solubilização) e o diâmetro da colônia. Os ensaios aconteceram em quadruplicata com ao menos duas repetições.

3.2.5 Seleção de cepas para testes de pressões abióticas

As cepas de rizóbios e actinobactérias que apresentaram atividade metabólica ($\text{IE} \geq 1,5$ e $\text{IS} \geq 1,5$) foram selecionadas para verificar a influência de diversos fatores abióticos sobre a atividade. As cepas foram incubadas em B.O.D. nas temperaturas de 39°C, 41°C, 43°C e 45°C sob condições de pH e NaCl específicas para cada meio de cultivo (amido, celulose, pectina, xilana, trifosfato de cálcio). Quanto ao pH, as cepas foram inoculadas nos referidos meios com pHs ajustados para 4, 5, 7 e 9 a 28°C e sob concentrações específicas de NaCl de 1%, 2%, 3% e 4%, ajustados para cada meio e mantidas as condições de pH e

temperatura de 28°C já estabelecidas para cada atividade metabólica anteriormente descrita. As cepas foram incubadas em B.O.D. por sete dias e logo após verificada a presença de atividade metabólica. As cepas tiveram os halos de hidrólise e de solubilização medidos com paquímetro digital. Foram realizados dois ensaios em quadruplicata.

3.2.6 Análise estatística

Os dados de assimilação de fontes de carbono e de nitrogênio foram submetidos ao teste de Levene ($p > 0,05$). As médias do IE e do IS das cepas de actinobactérias e rizóbios foram submetidas à análise de variância (ANOVA) e ao teste de Tukey a 95% de significância. A comparação das atividades metabólicas entre os grupos foi realizada a partir do teste t a 95% de significância. Para avaliar a ação dos fatores abióticos na atividade metabólica dos micro-organismos, análises multivariadas foram aplicadas usando o programa IBM SPSS Statistics 20 (IBM, New York, USA). A análise de correlação de Person's foi usada para inferir sobre a influência dos fatores abióticos na atividade metabólica dos micro-organismos. A análise de regressão linear foi utilizada para identificar quais condições abióticas são capazes de prever a atividade metabólica dos grupos microbianos.

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Caracterização bioquímica

As actinobactérias apresentaram homogeneidade quanto ao uso de carbono e de nitrogênio, uma vez que todas as fontes dos dois elementos foram utilizadas por mais de 90% das cepas avaliadas, confirmado pelo teste de Levene (Tabela 3). As fontes de carbono mais consumidas foram sacarose, inositol, L-arabinose, xilose e ramnose (<90%), conforme figura 2. Entre as fontes de nitrogênio o maior uso foi da arginina (92,6%) e da histidina por 74% das cepas (Figura 3).

Dentre as 27 cepas de actinobactérias, 12 (UB01, UB02, UB04, UB07, UB09, UB10, UB12, UB13, UB20, UB22, UB25, UB28) não apresentaram atividade em nenhum dos substratos avaliados (xilana, pectina e fosfato). A atividade xilanolítica e pectinolítica ocorreu entre 3,7% (1) e 52% (14) das cepas, respectivamente, enquanto a solubilização do fosfato em apenas 22% (6) das cepas.

Tabela 3 – Estatística descritiva e teste de Levene das características bioquímicas de cepas de actinobactérias do Parque Nacional de Ubajara-Ce.

Característica	N total	Estatística Descritiva				Soma	C. V.	Teste de Levene	
		Média	±	σ^2	F			p-value	
Sacarose	27	1	0	0	27	0	-	-	
Inositol	27	0,96296	0,19245	0,03704	26	0,19985	2,6463	0,11633	
L-Arabinose	27	0,88889	0,32026	0,10256	24	0,36029	2,22026	0,14872	
Xilose	27	0,92593	0,26688	0,07123	25	0,28823	2,34251	0,13844	
Manitol	27	0,85185	0,36201	0,13105	23	0,42497	0,21586	0,64623	
Frutose	27	0,85185	0,36201	0,13105	23	0,42497	2,69411	0,11324	
Rhamnose	27	0,92593	0,26688	0,07123	25	0,28823	1,50248	0,23171	
Galactose	27	0,88889	0,32026	0,10256	24	0,36029	1,68185	0,20652	
Histidina	27	0,92593	0,26688	0,07123	25	0,28823	1,16223	0,2913	
Arginina	27	0,96296	0,19245	0,03704	26	0,19985	2,5409	0,1235	
Nitrato	27	0,88889	0,32026	0,10256	24	0,36029	2,29437	0,14239	
Xilana	27	0,03704	0,19245	0,03704	1	5,19615	2,5409	0,1235	
Pectina	27	0,51852	0,50918	0,25926	14	0,98198	1,78585	0,19347	
Solubilização P.	27	0,22222	0,42366	0,17949	6	1,90647	0,54924	0,46553	

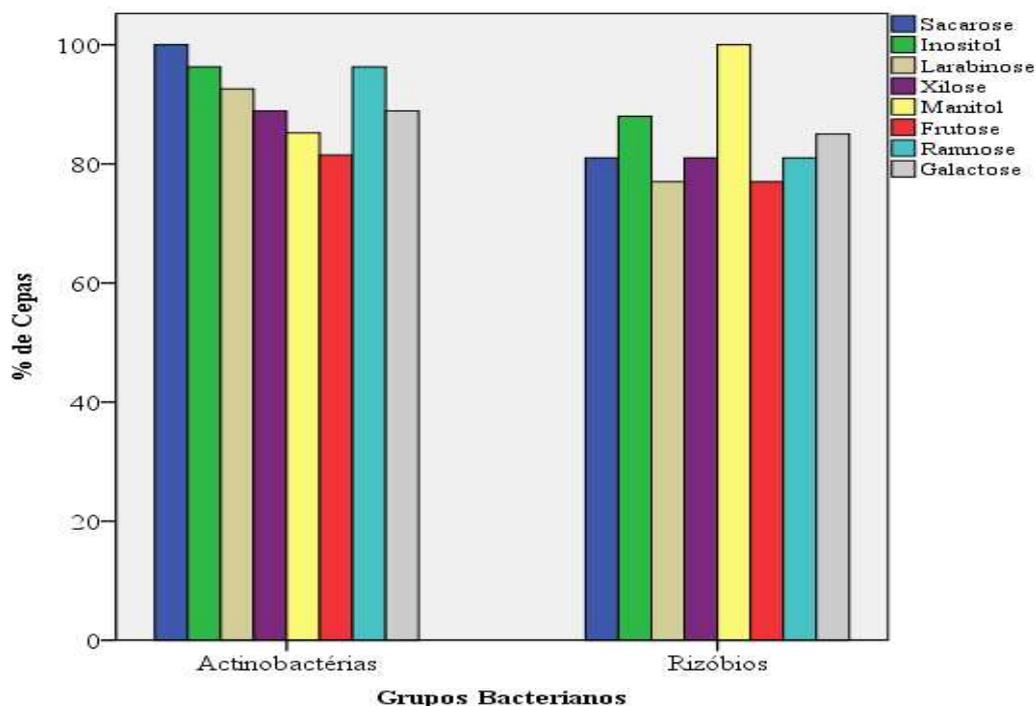
C.V. (Coeficiente de variação).

Fonte: dados da pesquisa.

Entre as cepas de rizóbios também se constatou utilização das diferentes fontes de carbono (Tabela 4), sendo que as mais usadas foram manitol, sacarose, inositol, xilose, ramnose e galactose, consumidas por mais de 80% das cepas (Figura 2). Os rizóbios também apresentaram homogeneidade (Levene $p > 0,05$) no consumo das fontes de carbono e nitrogênio, contudo a variância (σ^2) apresentada pelas cepas foi maior do que a observada nas actinobactérias (Tabela 3). Evidenciou-se que o manitol foi o único substrato consumido por todos os rizóbios. Com relação às fontes de nitrogênio, aproximadamente 80% das cepas utilizaram todas as fontes, com destaque para L-histidina (90%), figura 3.

Apenas uma cepa de rizóbio (L102 *Bradyrhizobium* sp.) não apresentou crescimento nos substratos contendo nitrogênio. As demais cepas apresentaram homogeneidade quanto ao uso das diferentes fontes de nitrogênio, sendo que todas as fontes foram utilizadas por mais de 84% das cepas (Figura 3).

Figura 2 – Comparação do uso de fontes de carbono entre cepas de actinobactérias e rizóbios do Parque Nacional de Ubajara – CE.



Fonte: acervo do autor.

Tabela 4 - Estatística descritiva e teste de Levene das características bioquímicas de cepas de rizóbios do Parque Nacional de Ubajara-Ce.

Característica	N total	Estatística descritiva					Teste de Levene	
		Média	±	σ^2	Soma	C. V.	F	p-value
Sacarose	26	0,80769	0,40192	0,16154	21	0,49761	2,76577	0,10931
Inositol	26	0,88462	0,32581	0,10615	23	0,36831	0,94028	0,34188
L-Arabinose	26	0,76923	0,42967	0,18462	20	0,55857	1,86724	0,18446
Xilose	26	0,80769	0,40192	0,16154	21	0,49761	1,02855	0,32062
Manitol	26	1	0	0	26	0	-	-
Frutose	26	0,76923	0,42967	0,18462	20	0,55857	0,43859	0,51411
Rhamnose	26	0,80769	0,40192	0,16154	21	0,49761	2,08798	0,16139
Galactose	26	0,84615	0,36795	0,13538	22	0,43485	0,47165	0,49881
Histidina	26	0,88462	0,32581	0,10615	23	0,36831	0,08627	0,7715
Arginina	26	0,88462	0,32581	0,10615	23	0,36831	0,16733	0,68613
Nitrato	26	0,88462	0,32581	0,10615	23	0,36831	3,42775	0,07645
Xilana	26	0	0	0	0	0	-	-
Pectina	26	0,57692	0,50383	0,25385	15	0,87331	0,85026	0,36566
Solubilização P.	26	0,19231	0,40192	0,16154	5	2,08998	0,34609	0,56183

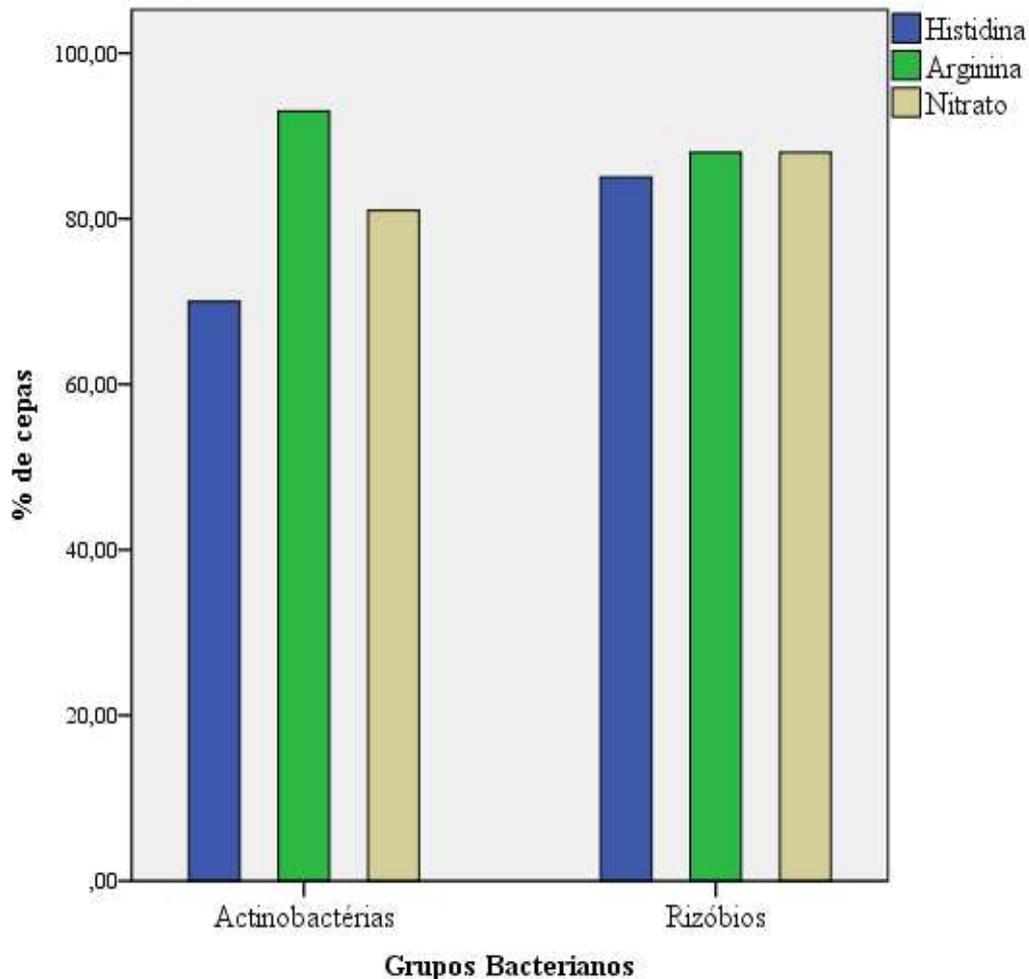
C.V. (Coeficiente de variação).

Fonte: dados da pesquisa.

Entre as 26 cepas de rizóbios, 14 (L83, L89, L91, L92, L94, L95, L96, L97, L98, L102, L105, L107, L108, L109) apresentaram atividade em pelo menos um dos substratos

(pectina e trifosfato de cálcio). A decomposição do substrato xilana não foi identificada em nenhuma cepa de rizóbio, enquanto a da pectina foi detectada em aproximadamente 58% (15) das cepas. A solubilização de fosfato foi observada em apenas 19% (5) dos rizóbios e apresentou maior variação (C.V. >2).

Figura 3 – Comparação do uso de fontes de nitrogênio entre cepas de actinobactérias e rizóbios do Parque Nacional de Ubajara – CE.



Fonte: acervo do autor.

Os testes bioquímicos apresentaram variações entre as fontes de carbono consumidas por actinobactérias e rizóbios. O teste t revelou que houve diferenças significativas ($p < 0,05$) nas fontes inositol, xilose, frutose e galactose, enquanto para sacarose, L-arabinose, manitol e ramnose não houve diferenças ($p > 0,05$) entre os grupos. Nas fontes de nitrogênio o teste t demonstrou diferenças significativas ($p < 0,05$) no uso das fontes pelos grupos bacterianos. Em relação aos substratos, a análise de variância também apontou que não houve diferenças significativas ($p > 0,05$) na degradação de xilana, pectina e solubilização de fosfato inorgânico.

3.3.2 Atividade Metabólica

3.3.2.1 Atividade Xilanolítica

A atividade xilanolítica foi observada apenas na cepa UB03 que apresentou IE de 2,68 ($\pm 0,32$) (Figura 4). As demais cepas de actinobactérias e nenhuma das cepas de rizóbios apresentou capacidade de degradação de substrato contendo xilana. Apesar de uma única cepa ter apresentado enzimas extracelulares xilanolíticas, a cepa UB03, identificada como *Micromonospora* sp., foi considerada fortemente produtora, $IE > 2$ (SILVA *et al.*, 2015).

Figura 4 – Atividade xilanolítica da actinobactéria UB03. As regiões claras identificam as zonas de hidrólise (seta).



Fonte: acervo do autor.

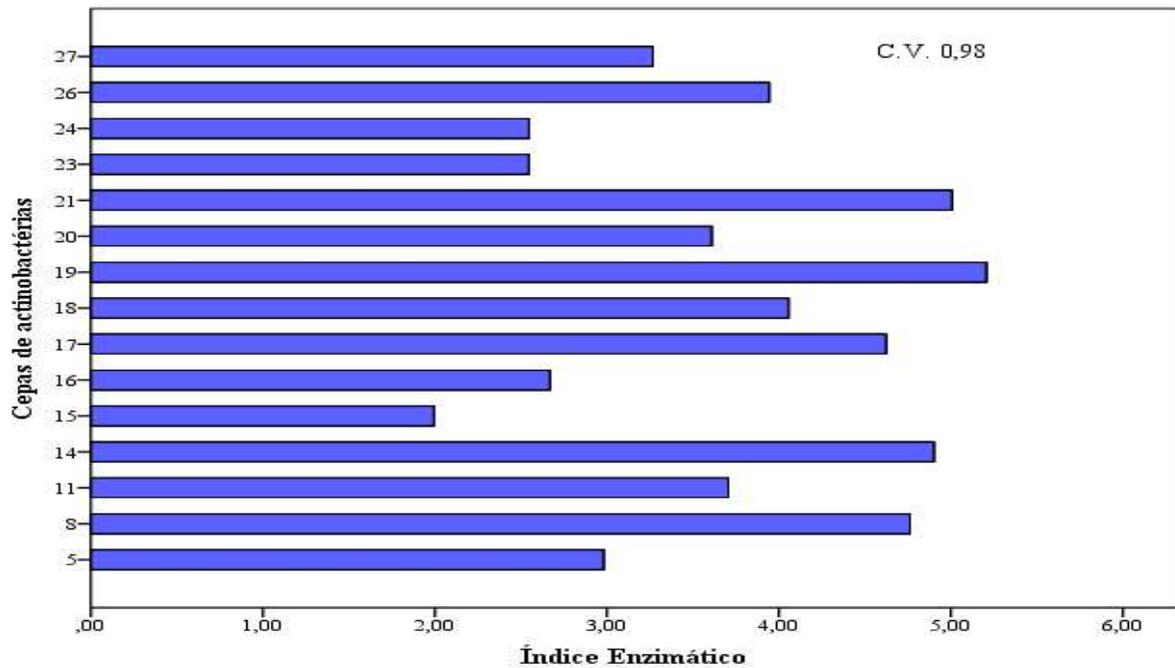
3.3.2.2 Atividade Pectinolítica

A capacidade de degradar compostos pectinolíticos foi detectada em 55% (15) das cepas de actinobactérias, sendo que o IE variou de 2,14 ($\pm 0,21$) para a cepa UB15 a 5,20 ($\pm 0,91$) para a cepa UB19 (Figura 5), $\sigma^2 = 4,12$. As cepas decompositoras foram identificadas como fortemente produtoras, $IE > 2$ (SILVA *et al.*, 2015). Estes resultados evidenciam a capacidade desses organismos na decomposição de materiais recalcitrantes no solo. As cepas UB01, UB02, UB03, UB04, UB07, UB09, UB10, UB12, UB13, UB22, UB25 e UB28 não apresentaram atividade pectinolítica.

A maior parte das cepas de rizóbios (57%) foi capaz de degradar compostos contendo pectina, sendo que o IE variou de 2,15 ($\pm 0,41$) para a cepa L102 a 5,11 ($\pm 1,61$) para a cepa L83 (Figura 6), $\sigma^2 = 3,53$, sendo classificadas como fortemente produtoras ($IE > 2$),

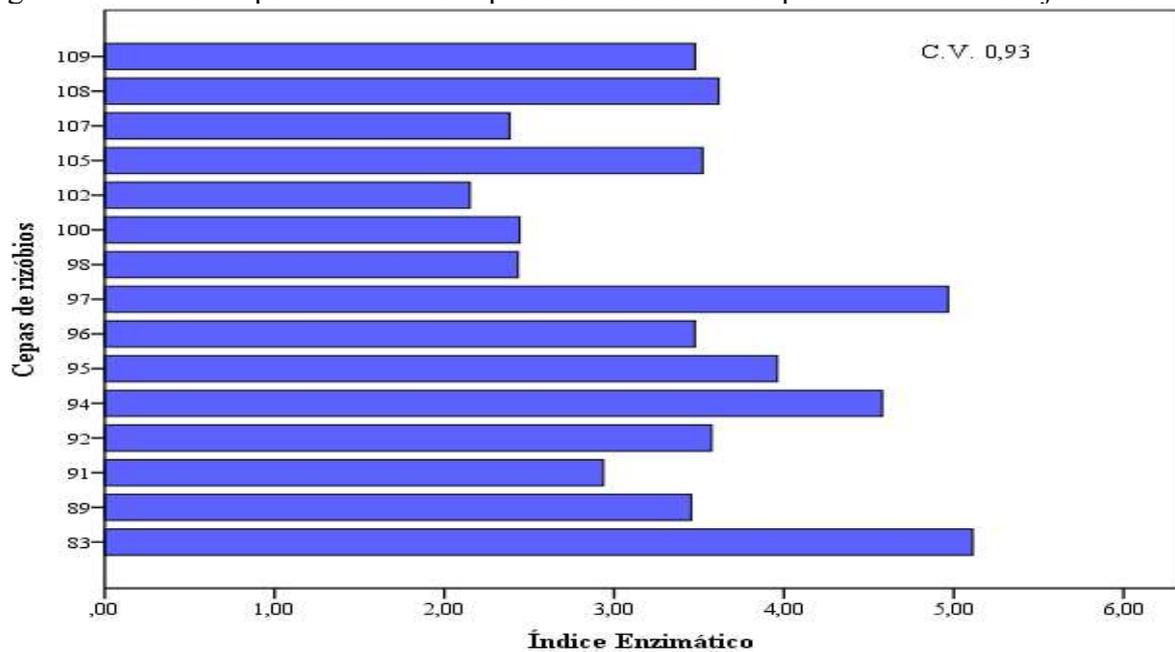
enquanto as cepas L84, L85, L86, L87, L90, L93, L99, L101, L103, L104 e L110 não apresentaram enzimas pectinolíticas.

Figura 5 – Atividade pectinolítica de cepas de actinobactérias do Parque Nacional de Ubajara – CE.



Fonte: elaborado pelo autor.

Figura 6 – Atividade pectinolítica de cepas de rizóbios do Parque Nacional de Ubajara – CE.



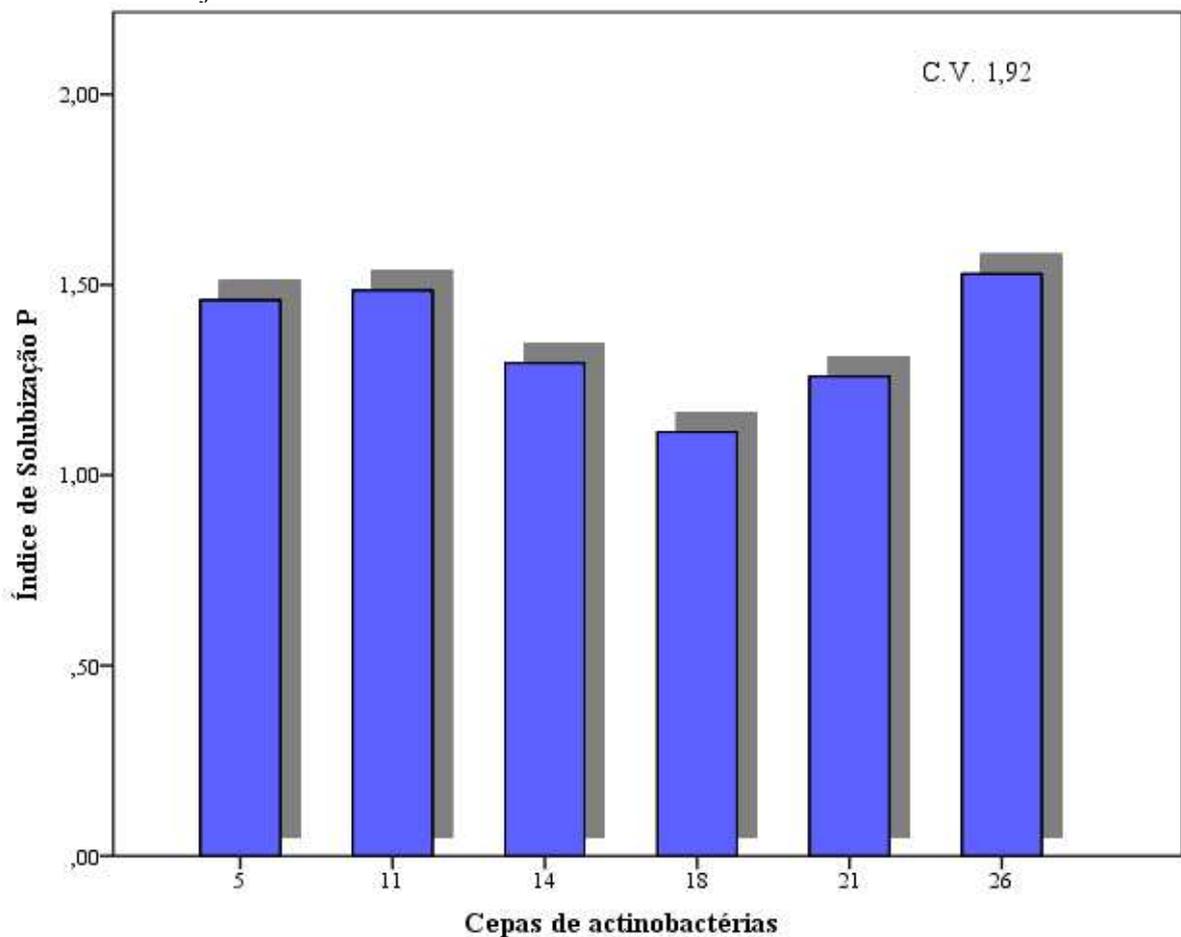
Fonte: elaborado pelo autor.

Os dois grupos microbianos apresentaram perfis semelhantes quanto a capacidade de decompor substratos pectinolíticos, não havendo diferenças significativas ($p > 0,05$).

3.3.2.3 Solubilização de Fosfato

A solubilização de fosfato foi observada em seis (22%) cepas de actinobactérias, sendo que a variação entre o IS foi pequena (σ^2 0,33), de 1,11 ($\pm 0,05$) na cepa UB18 (*Terrabacter* sp) a 1,52 ($\pm 0,39$) na cepa UB26 (*Streptomyces* sp) (Figura 7). As cepas de actinobactérias solubilizadoras de fosfato foram classificadas de acordo com Hara e Oliveira (2004) como de baixa solubilização ($IS < 2$).

Figura 7 – Atividade de solubilização de fosfato por cepas de actinobactérias do Parque Nacional de Ubajara-CE.

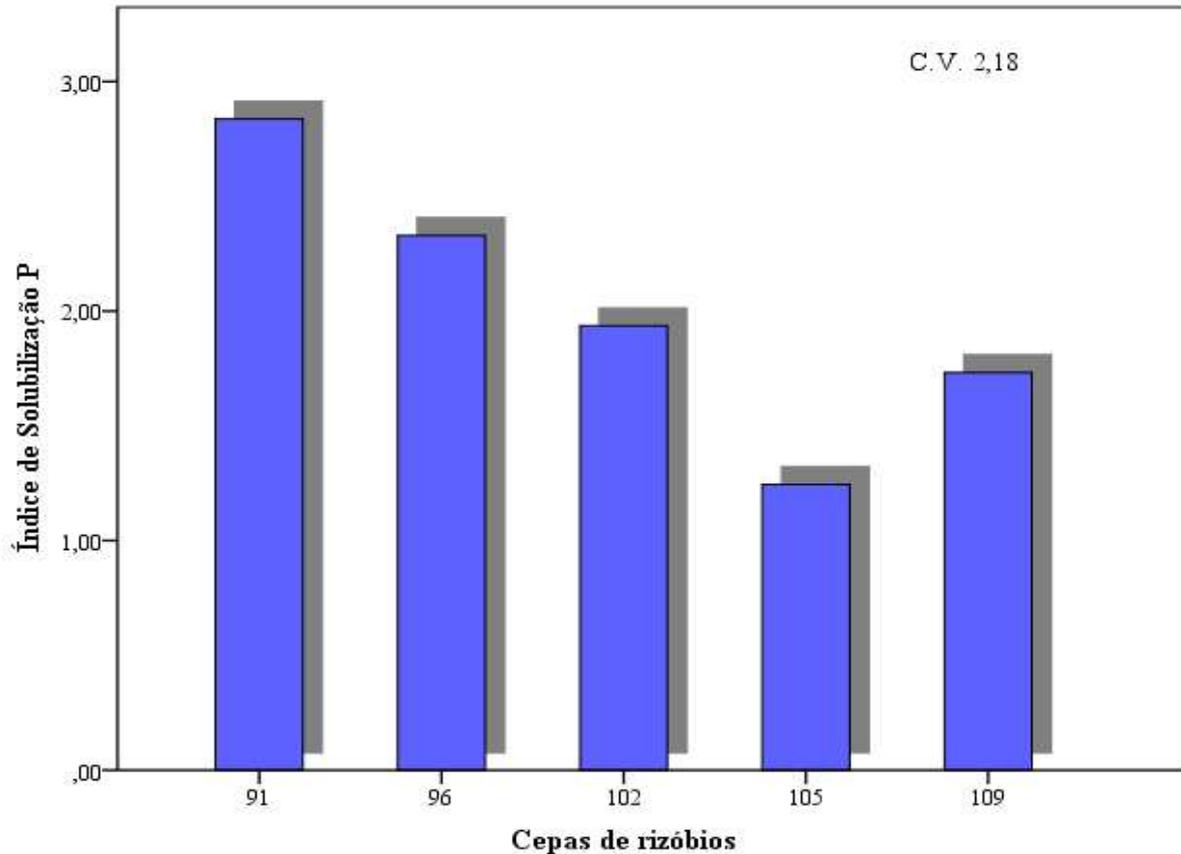


Fonte: elaborado pelo autor.

Entre as cepas de rizóbios, cinco (19%) conseguiram solubilizar fosfato inorgânico (Figura 8). No entanto, os IS foram maiores do que os registrados entre as

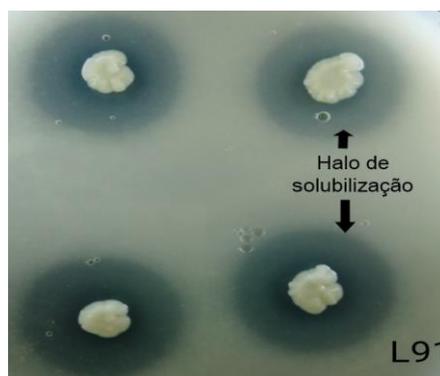
actinobactérias. Entre os rizóbios o IS variou de 2,83 ($\pm 0,34$) para cepa L91 (*Burkholderia* sp), (Figura 9) a 1,24 ($\pm 0,12$) para cepa L105 (*Bradyrhizobium* sp). Esses resultados sugerem que apesar do número menor de cepas solubilizadoras de fosfato, os rizóbios podem ser mais eficientes neste processo do que as actinobactérias.

Figura 8 – Atividade de solubilização de fosfato por cepas de rizóbios do Parque Nacional de Ubajara-CE.



Fonte: elaborado pelo autor.

Figura 9 – Solubilização de fosfato pela cepa de rizóbio L91. As setas indicam os halos de solubilização.

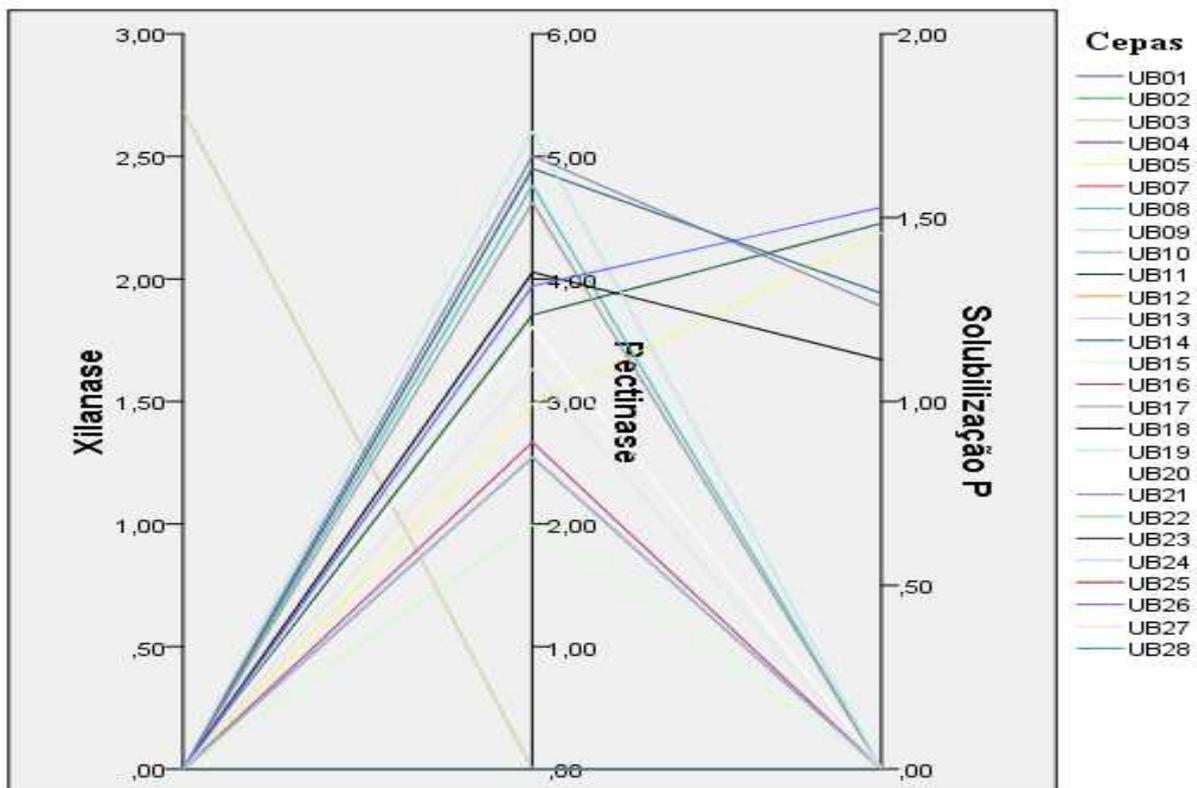


Fonte: acervo do autor.

3.3.3.4 Comparação de atividades metabólicas

As médias das atividades metabólicas das cepas de actinobactérias variaram significativamente ($p < 0,05$). A atividade pectinolítica ocorreu em 57% (15) das cepas, enquanto a solubilização do fosfato em apenas 22% (6) das cepas. O teste t apontou que a média da atividade metabólica, variou entre as cepas de actinobactérias ($p < 0,05$), sendo observada maior variação para solubilização de fosfato, C.V. 192% (Figura 10). A atividade xilanolítica não foi significativamente diferente ($p > 0,05$), uma vez que apenas uma cepa foi capaz de degradar compostos xilanolíticos. Cabe destacar que as actinobactérias solubilizadoras de fosfato foram todas produtoras de pectinases.

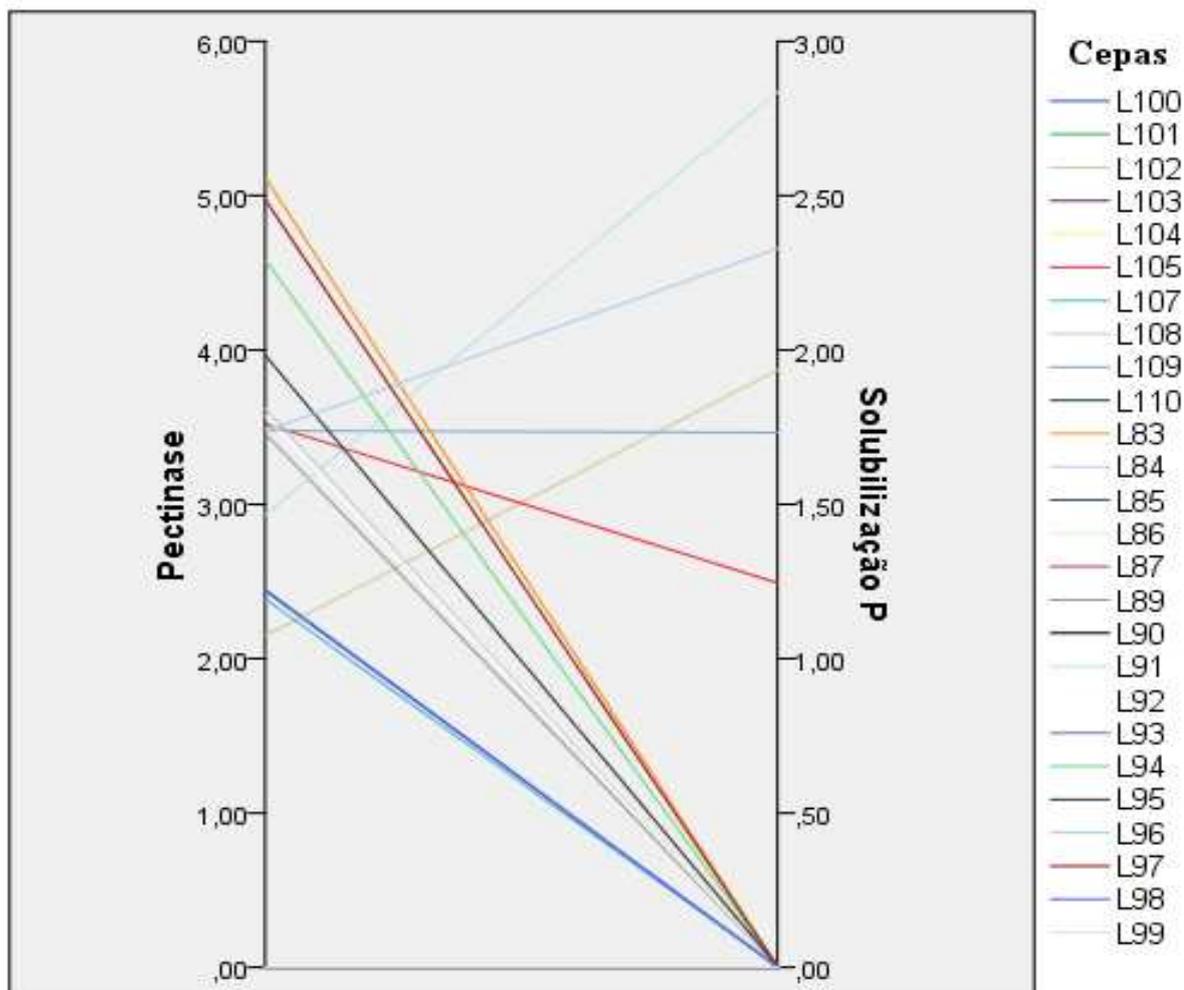
Figura 10 – Comparação da média das atividades metabólicas de cepas de actinobactérias do Parque Nacional de Ubajara – CE.



Fonte: elaborado pelo autor.

As cepas de rizóbios só apresentaram atividade metabólica quanto à produção de pectinases e à solubilização de fosfato, dessa forma a comparação entre as médias das duas atividades foi realizada através do teste t de Student, que apontou diferenças significativas ($p < 0,05$) entre as duas atividades (Figura 11).

Figura 11 – Comparação da média da atividade metabólica das cepas de rizóbios do Parque Nacional de Ubajara – CE.



Fonte: elaborado pelo autor.

A análise de variância entre os grupos microbianos mostrou que não houve diferença significativa ($p > 0,05$) em relação às atividades xilanolítica $F(1,51) = 0,962$, pectinolítica $F(1,51) = 0,014$ e de solubilização de fosfato $F(1,51) = 0,189$. Como evidenciado nas cepas de actinobactérias, os rizóbios solubilizadores de fosfato também foram produtores de pectinases.

3.3.3.5 Atividade metabólica sob pressões abióticas

A atividade metabólica das cepas de actinobactérias e rizóbios apresentou variações diante dos fatores abióticos avaliados. A análise de regressão ($R^2 = 0,459$) com $F(12,76) = 5,364$ e $p < 0,05$ apontou que o modelo é significativo e 45,9% da variação da atividade metabólica é explicada pela ação dos fatores abióticos (pH, NaCl e temperatura).

Dentre as variáveis analisadas, as variações de pH 7 e 9, de NaCl (1%, 2%, 3% e 4%) e a temperatura de 39°C apresentaram correlação (r) significativa $p < 0,05$ com a atividade metabólica dos grupos microbianos (Tabela 5). A variável preditora pH 9 ($\beta = 0,490$; $t = 3,489$; $p < 0,05$) foi considerada a melhor previsora da atividade metabólica segundo o modelo de regressão citado anteriormente.

Tabela 5 – Coeficiente de correlação de Pearson's e R^2 da atividade metabólica sob diferentes pressões abióticas de cepas de rizóbios e actinobactérias do Parque Nacional de Ubajara – CE.

	pH				NaCl				T			
	4	5	7	9	1%	2%	3%	4%	39°C	41°C	43°C	45°C
Pearson's r	-0,13	-0,01	0,52	0,61	0,42	0,32	0,27	0,37	0,42	0,03	-0,02	-0,03
Sig.	0,10	0,450	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,38	0,39	0,37
R^2	0,01	1,73E-04	0,28	0,37	0,18	0,10	0,07	0,14	0,18	0,00	8,61E-04	0,00
Sig.	0,21	0,902	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,76	0,78	0,75

r (Coeficiente de correlação de Pearson's); R^2 (Coeficiente de determinação); Sig (Significância).
Fonte: dados da pesquisa.

Observando esses atributos separadamente para os dois grupos microbianos constatou-se diferenças. O modelo de regressão (R^2 0,580) para actinobactérias foi significativo ($p < 0,05$) com $F(12,36) = 4,137$, demonstrando que 58% da variação da atividade metabólica no grupo é explicado pela ação dos fatores abióticos. Houve correlação (r) significativa $p < 0,05$ da atividade metabólica das actinobactérias no pH 9, na temperatura de 39°C e na concentração de NaCl 1%, nesta ordem, conforme tabela 6. A variável com maior poder preditor da atividade metabólica das cepas de actinobactérias foi o pH 9 ($\beta = 0,832$; $t = 3,247$; $p < 0,05$).

Tabela 6 – Coeficiente de correlação de Pearson's e R^2 da atividade metabólica sob diferentes pressões abióticas de cepas de actinobactérias do Parque Nacional de Ubajara – CE.

	pH				NaCl				T			
	4	5	7	9	1%	2%	3%	4%	39°C	41°C	43°C	45°C
Pearson's r	0,07	0,04	0,46	0,64	0,57	0,42	0,35	0,35	0,59	0,10	-0,08	-0,007
Sig.	0,30	0,36	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,23	0,28	0,483
R^2	0,00	0,00	0,21	0,42	0,33	0,18	0,12	0,12	0,35	0,01	0,00	4,96E-05
Sig.	0,60	0,75	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,01	0,00	0,48	0,55	0,962

r (Coeficiente de correlação de Pearson's); R^2 (Coeficiente de determinação); Sig (Significância).
Fonte: dados da pesquisa.

A análise de regressão (R^2 0,721) nas cepas de rizóbios foi significativa ($p < 0,005$) com $F(12,27) = 5,800$, indicando que aproximadamente 72% da variação da atividade metabólica foi influenciada pela ação de fatores abióticos. Todavia, entre as cepas de rizóbios a correlação (r) foi significativa e positiva nas variáveis pH 9 e 7 e negativa na temperatura de 41°C (Tabela 7). Diferentemente das cepas de actinobactérias, a temperatura de 41°C foi a variável com maior poder preditor ($\beta = -0,661$; $t = -3,600$; $p < 0,05$) da atividade metabólica nas cepas de rizóbios.

Tabela 7 – Coeficiente de correlação de Pearson's e R^2 da atividade metabólica sob diferentes pressões abióticas de cepas de rizóbios do Parque Nacional de Ubajara – CE.

	pH				NaCl				T			
	4	5	7	9	1%	2%	3%	4%	39°C	41°C	43°C	45°C
Pearson's r	-0,15	-0,11	0,53	0,60	0,18	0,13	0,04	0,24	0,11	-0,35	0,09	-0,07
Sig.	0,17	0,23	0,00	0,00	0,12	0,19	0,38	0,06	0,24	0,01	0,28	0,33
R^2	0,02	0,01	0,28	0,36	0,03	0,01	0,002	0,05	0,01	0,12	0,008	0,005
Sig.	0,35	0,46	0,00	0,00	0,24	0,38	0,77	0,12	0,48	0,02	0,57	0,66

r (Coeficiente de correlação de Pearson's); R^2 (Coeficiente de determinação); Sig (Significância).
Fonte: dados da pesquisa.

Os valores de pH 4 e 5, bem como as temperaturas mais elevadas (43°C e 45°C) e concentrações salinas maiores (3% e 4%), foram mais limitantes para a atividade metabólica para ambos os grupos bacterianos.

3.4 DISCUSSÃO

As cepas de actinobactérias e rizóbios apresentaram diversificada utilização de fontes de carbono e nitrogênio, esse potencial é um fator que contribui para a disseminação dos micro-organismos em diversos habitats, sugerindo a presença de características adaptativas das assembleias microbianas a diferentes condições ambientais de nutrientes (Nunes *et al.*, 2018). Um estudo realizado por Lima *et al.* (2017) com actinobactérias de solo rizosférico de região semiárida, evidenciou que entre dez fontes de carbono avaliadas somente sacarose, manitol e celulose não foram consumidas por todas as cepas. Das, Solanki e Khanna (2014) também relataram diversificação quanto à utilização de carboidratos entre cepas de actinobactérias isoladas de diferentes ambientes.

Em outra região semiárida brasileira estudos com rizóbios apontaram o uso de diferentes fontes de carbono e nitrogênio por esses micro-organismos, sendo que nem todas as cepas avaliadas também foram capazes de utilizar as fontes testadas (DA COSTA *et al.*, 2020). Embora a diversidade morfológica e funcional da comunidade microbiana nos solos sofra forte influência do tipo de solo e dos fatores ambientais, a diversificação dos parâmetros físico-químicos e a disponibilidade de carbono lábil, são considerados direcionadores importantes de comunidades microbianas em ambientes áridos e semiáridos (MOHAMMADIPANAH; WINK, 2016; NAYLOR; COLEMAN-DER, 2018).

Pesquisas reforçam ainda que a manutenção de comunidades microbianas está vinculada ao fornecimento de nutrientes em ambientes secos (LACERDA JÚNIOR, 2019). Assim, a versatilidade bioquímica no uso das fontes de carbono e nitrogênio observada nas cepas desses dois importantes grupos microbianos se faz relevante nesse tipo de ambiente, que tende a ser oligotrófico e no qual o carbono lábil é escasso (NAYLOR; COLEMAN-DER, 2018).

O único micro-organismo no presente estudo a ser capaz de hidrolisar compostos xilanolíticos foi a actinobactéria UB03 (*Micromonospora* sp), evidenciando, pois, a natureza complexa desse carboidrato. O potencial catalítico de actinobactérias em compostos de difícil decomposição já é descrito por estudos (YEAGER *et al.*, 2017) e pesquisas revelam o potencial de representantes do gênero *Micromonospora* na degradação de compostos contendo xilana (TALAMANTES *et al.*, 2016; YEAGER *et al.*, 2017; SAMPAIO *et al.*, 2018; CHEN *et al.*, 2020), sugerindo, portanto, ser um fator comum a essas bactérias.

Assim como observado sobre a atividade pectinolítica de actinobactérias do presente estudo, em outras áreas semiáridas também foi identificado a presença de representantes desse grupo microbiano na decomposição de substratos pectinolíticos, indicando, pois, ser uma característica comum em solos secos, onde a abundância de materiais recalcitrantes é maior em decorrência da natureza dos compostos orgânicos predominantes nestes ambientes (YEAGER *et al.*, 2017).

A solubilização de fosfato não foi significativamente diferente entre as cepas de actinobactérias e entre as de rizóbios, apesar do número reduzido de cepas que solubilizaram P. Contudo, é importante ressaltar que regiões semiáridas são reconhecidas por apresentarem reduzidas populações de bactérias solubilizadoras de fosfato (BSF), consequência das elevadas temperaturas e da baixa concentração de matéria orgânica (FLORES-GALLEGOS; NAVA-REYNA, 2019), como apontado também no presente estudo.

Apesar dessas restrições, as bactérias constituem os principais micro-organismos (1-50%) solubilizadores de fosfato nos solos (SHARMA *et al.*, 2013) e a presença de cepas de actinobactérias (6) dos gêneros *Streptomyces*, *Terrabacter* e *Nocardia*, e de rizóbios (5) dos gêneros *Burkholderia* e *Bradyrhizobium* positivos para solubilização de fosfato inorgânico em ambiente semiárido, é relevante, haja visto que as BSF são reconhecidas como promotoras de crescimento vegetal, e, assim, favorecem o desenvolvimento de várias outras comunidades vivas que regulam e mantêm processos vitais na natureza (GHOSH *et al.*, 2016; OUFDOU *et al.*, 2016).

Actinobactérias e rizóbios apresentaram em comum a capacidade de solubilizar fosfato inorgânico e decompor compostos pectinolíticos, isso sugere que o potencial associado dessas duas características pode representar um fator adaptativo desses micro-organismos para ambientes com baixa disponibilidade de recursos ou mesmo com fatores físicos restritivos.

A temperatura e o pH representaram os fatores de maior impacto na atividade microbiana dos grupos estudados. Mesmo sabendo que enzimas extracelulares microbianas sejam fundamentais na ciclagem de carbono e nutrientes, os fatores abióticos regulam a atividade enzimática (ARNOSTI *et al.*, 2013), afetando criticamente a cinética das enzimas microbianas (PUSSAINT *et al.*, 2019). Fierer (2017) reforça ainda, que a variedade e abundância de micro-organismos no solo é determinada pela ação combinada de fatores como pH, disponibilidade de N e carbono orgânico e pela temperatura.

A presença de micro-organismos, como os do presente estudo, com metabolismo ativo na degradação de substratos complexos sob condições de salinidade elevada, representa importância econômica e ecológica, haja vista que o potencial catabólico microbiano sob situações estressoras tende, em geral, a cessar ou diminuir (SHI *et al.*, 2019). Sudiana *et al.* (2020) destacam que rizobactérias solubilizadoras de fosfato e produtoras de IAA aumentam a adaptabilidade da planta sob situações de estresse salino, comprovando a ação eficiente das comunidades microbianas através do seu metabolismo, de sobreviver e de auxiliar outros organismos em seu ambiente natural. Não obstante, pesquisas indicam o aumento da biomassa vegetal sob condições de estresse salino após aplicação de consórcios microbianos envolvendo a participação de rizóbios e outras bactérias diazotróficas (KIM *et al.*, 2014; RAHAMN *et al.*, 2019) o que ressalta a importância de micro-organismos com características tolerantes a condições limitantes na manutenção de sistemas biológicos.

Apesar das temperaturas testadas terem demonstrado pouca capacidade de previsão da atividade microbiana, a temperatura constitui um fator limitante para o

metabolismo das bactérias, principalmente pela redução da atividade metabólica com o aumento de temperatura (NAUTIYAL *et al.*, 2000; MINOTTO *et al.*, 2014) o que foi confirmado pelos resultados obtidos no presente estudo, nos quais a atividade metabólica em temperaturas mais elevadas de 43° e 45°C foi observada em poucas cepas.

Sabe-se que a temperatura também afeta a simbiose, rizóbio-leguminosa (ALEXANDRE; OLIVEIRA, 2013), ainda assim, micro-organismos capazes de suportar temperaturas extremas apresentam taxas metabólicas intrínsecas e propriedades físicas que os beneficiam em variados ambientes (SHIVLATA; SATYNARAYANA, 2015). Dessa maneira, a presença de rizóbios, assim como actinobactérias, que apresentam atividade metabólica em temperaturas mais elevadas pode contribuir na interação micro-organismo/planta favorecendo a presença de simbioses.

Fatores bióticos e abióticos interagem na dinâmica microbiana dos solos acarretando mudanças funcionais que podem prejudicar a estabilidade natural de ecossistemas terrestres. Entretanto, a multifuncionalidade microbiana pode ser um fator reestruturador dessa dinâmica, mantendo sua estabilidade. Para tanto, a compreensão do metabolismo microbiano é fundamental.

Nessa perspectiva, pesquisas alertam sobre a aplicabilidade funcional individual ou conjunta de organismos com capacidades metabólicas distintas no melhoramento de condições ambientais desafiadoras, e comprovam que essas particularidades auxiliam na promoção do crescimento de plantas sob condições adversas (ETESAMI; BEATTIE, 2018, ETESAMI; MAHESHWARE, 2018a; RAHMAN *et al.*, 2019, SILVA *et al.*, 2019), sendo, portanto, elementos fundamentais na manutenção de processos biológicos nos ecossistemas.

3.5 CONCLUSÃO

A homogeneidade bioquímica e fisiológica de actinobactérias e rizóbios indica que condicionantes bioquímicos e fisiológicos podem constituir ajustes adaptativos a ambientes estressores, como de regiões semiáridas. A atividade metabólica de actinobactérias e rizóbios de solo semiárido é influenciada pela ação direta de fatores abióticos, como pH, NaCl e variações de temperatura, sendo que condições ácidas e temperaturas elevadas são mais limitantes. A presença de micro-organismos com perfis metabólicos sob situações de estresse natural ou antrópico constituem possíveis agentes de promoção de crescimento vegetal em áreas semiáridas.

REFERÊNCIAS

- ALEXANDRE, Ana; OLIVEIRA, Solange. Response to temperature stress in rhizobia. **Critical Reviews in Microbiology**, v. 39, n.3, p. 219–228, jun. 2013.
- ALLISON, Steven D.; MARTINY, Jennifer BH. Resistance, resilience, and redundancy in microbial communities. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 105, n. Supplement 1, p. 11512-11519, 2008.
- ALORI, Elizabeth Temitope *et al.*. Plant–archaea relationships: a potential means to improve crop production in arid and semi-arid regions. **World Journal of Microbiology and Biotechnology**, v. 36, n. 9, p. 1-10, 2020.
- ARNOSTI, Carol, *et al.*. Extracellular enzymes in terrestrial, freshwater, and marine environments: perspectives on system variability and common research needs. **Biogeochemistry**, v.117, n.1, p. 5-21, 2013.
- AYANGBENRO, Ayansina Segun; BABALOLA, Olubukola Oluranti. Reclamation of arid and semi-arid soils: The role of plant growth-promoting archaea and bacteria. **Current Plant Biology**, p. 100173, 2020.
- BALDRIAN, Petr. Forest microbiome: diversity, complexity and dynamics. **FEMS Microbiology Reviews**, v. 41, n. 2, p. 109-130, 2017.
- BRITO, Francisca Airline Esteves de *et al.*. Actinobacteria from rhizospheric soil in the Caatinga biome. **Enciclopédia Biosfera**, v. 11, n. 21, p. 1992-2005, 2015.
- CAMPBELL, Kate *et al.*. Biochemical principles enabling metabolic cooperativity and phenotypic heterogeneity at the single cell level. **Current Opinion in Systems Biology**, v. 8, p.97-108, 2018.
- CASTAÑEDA-CISNEROS, Y. E. *et al.*. Isolation and selection of *Streptomyces* species from semi-arid agricultural soils and their potential as producers of xylanases and cellulases. **Current Microbiology**, p. 1-13, 2020.
- CHEN, Sye Jinn *et al.*. Genome analysis of cellulose and hemicellulose degrading *Micromonospora* sp. CP22. **3 Biotech**, v. 10, n. 4, p. 1-10, 2020.
- CHODAK, Marcin *et al.*. Soil chemical properties affect the reaction of forest soil bacteria to drought and rewetting stress. **Annals of Microbiology**, v. 65, n. 3, p.1627-1637, nov. 2014.
- CUNHA, Bartolomeu Bueno; ARAÚJO, Rogério César Pereira. Avaliação das pressões e ameaças ambientais sobre o Parque Nacional de Ubajara-Ceará: Uma perspectiva da efetividade de gestão. **REDE-Revista Eletrônica do Prodemá**, v. 8, n.1, p. 46-66, 2014.
- DA COSTA, Elaine Martins *et al.*. Efficient nitrogen-fixing bacteria isolated from soybean nodules in the semi-arid region of Northeast Brazil are classified as *Bradyrhizobium brasilense* (*Symbiovar sojae*). **Current Microbiology**, v.77, n.8, p.1746-1755, 2020.

DAS, Payal; SOLANKI, Renu; KHANNA, Monisha. Isolation and screening of cellulolytic actinomycetes from diverse habitats. **International of Advanced Biotechnology and Research**, v.5, n.3, p. 438-451, 2014.

DEKAK, Ahmed *et al.*. Phenotypic characterization of rhizobia nodulating legumes *Genista microcephala* and *Argyrolobium uniflorum* growing under arid conditions. **Journal of Advanced Research**, v. 14, p.35-42, 2018.

ETESAMI, Hassan; BEATTIE, Gwyn A.. Mining halophytes for plant growth-promoting halotolerant bacteria to enhance the salinity tolerance of non-halophytic crops. **Frontiers in Microbiology**, v. 9, p.1-20, 2018.

ETESAMI, Hassan; MAHESHWARI, Dinesh K.. Use of plant growth promoting rhizobacteria (PGPRs) with multiple plant growth promoting traits in stress agriculture: Action mechanisms and future prospects. **Ecotoxicology And Environmental Safety**, v. 156, p.225-246, jul. 2018a.

FEITOZA, Rebeca Mendes *et al.*. Physiological and biochemistry diversity of *Rhizobium* strains from the semiarid. **Enciclopédia Biosfera**, v.11, n.21, p. 794-807, 2015.

FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, Antonio J. *et al.*. The rhizosphere microbiome of burned holm-oak: potential role of the genus *Arthrobacter* in the recovery of burned soils. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, p.1-12, jul. 2017.

FIERER, Noah. *et al.*. Cross-biome metagenomic analyses of soil microbial communities and their functional attributes. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 109, n. 52, p.21390-21395, 2012.

FIERER, Noah. Embracing the unknown: disentangling the complexities of the soil microbiome. **Nature Reviews Microbiology**, v. 15, n. 10, p.579-590, 2017.

FLORENCIO, Camila; COURI, Sonia; FARINAS, Cristiane Sanchez. Correlation between agar plate screening and solid-state fermentation for the prediction of cellulase production by *Trichoderma* strains. **Enzyme Research**, v. 2012, p.1-7, 2012.

FLORES-GALLEGOS, Adriana C.; NAVA-REYNA, Erika. Plant growth-promoting microbial enzymes. **Enzymes in Food Biotechnology**, p.521-534, 2019.

FRANCO-CORREA, Marcela *et al.*. Evaluation of actinomycete strains for key traits related with plant growth promotion and mycorrhiza helping activities. **Applied Soil Ecology**, v. 45, n. 3, p.209-217, 2010.

GHOSH, Ranjan *et al.*. Role of phosphate solubilizing *Burkholderia* spp. for successful colonization and growth promotion of *Lycopodium cernuum* L. (Lycopodiaceae) in lateritic belt of Birbhum district of West Bengal, India. **Microbiological Research**, v. 183, p.80-91, 2016.

GRZADZIEL, Jaroslaw. Functional redundancy of soil microbiota – does more always mean better?. **Polish Journal of Soil Science**, v.1, p. 75-81, 2017.

HALL, Ed K. *et al.*. Understanding how microbiomes influence the systems they inhabit. **Nature Microbiology**, v. 3, n. 9, p. 977-982, 2018.

HANKIN, L.; ANAGNOSTAKIS, S. L.. Solid media containing carboxymethylcellulose to detect cellulase activity of micro-organisms. **Journal of General Microbiology**, v. 98, n. 1, p.109-115, jan. 1977.

HARA, Francisco Adilson dos Santos; OLIVEIRA, Luiz Antônio de. Características fisiológicas e ecológicas de isolados de rizóbios oriundos de solos ácidos e alcalinos de Presidente Figueiredo, Amazonas. **Acta Amazônica**, v. 34, n. 2, 343-357, 2004.

IBAMA (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e Recursos Naturais Renováveis). **Plano operativo de prevenção e combate aos incêndios florestais do Parque Nacional de Ubajara**, 2006. Disponível em:
http://www.ibama.gov.br/phocadownload/prevfogo/planos_operativos/12-parque_nacional_de_ubajara-ce.pdf

KIM, Kangmin *et al.*. Alleviation of salt stress by *Enterobacter* sp. EJ01 in tomato and *Arabidopsis* is accompanied by Up-regulation of conserved salinity responsive factors in plants. **Molecules And Cells**, v. 37, n. 2, p.109-117, 2014.

KUMAR, Vijay *et al.*. Screening of actinomycetes from earthworm castings for their antimicrobial activity and industrial enzymes. **Brazilian Journal of Microbiology**, v. 43, n. 1, p. 205-214, 2012.

KURAMAE, Eiko E. *et al.*. Soil characteristics more strongly influence soil bacterial communities than land-use type. **Fems Microbiology Ecology**, v. 79, n. 1, p.12-24, set. 2011.

LACERDA JÚNIOR, Gileno V. *et al.*. Potential of semiarid soil from Caatinga biome as a novel source for mining lignocellulose-degrading enzymes. **Fems Microbiology Ecology**, v. 93, n. 2, p.1-15, 2017.

LACERDA JÚNIOR, Gileno V. *et al.*. Land use and seasonal effects on the soil microbiome of a Brazilian dry forest. **Frontiers in Microbiology**, v. 10, p. 648, 2019.

LASUDEE, Krisana *et al.*. Actinobacteria associated with arbuscular mycorrhizal *Funneliformis mosseae* spores, taxonomic characterization and their beneficial traits to plants: evidence obtained from mung bean (*Vigna radiata*) and thai jasmine rice (*Oryza sativa*). **Frontiers in Microbiology**, v. 9, p.1-18, 2018.

LATZ, Ellen *et al.*. Unravelling linkages between plant community composition and the pathogen-suppressive potential of soils. **Scientific Reports**, v. 6, n. 1, p.1-10, 2016.

LE, Xuyen H. *et al.*. Isolation and characterisation of endophytic actinobacteria and their effect on the early growth and nodulation of lucerne (*Medicago sativa* L.). **Plant and Soil**, v. 405, n. 1-2, p.13-24, 2016.

LIMA, José Vínicius Leite *et al.*. Characterization of actinobacteria from the semiarid region, and their antagonistic effect on strains of rhizobia. **African Journal of Biotechnology**, v. 16, n.11, p. 499-507, 2017.

- LONGATTI, Silvia Maria de Oliveira *et al.*. Evaluation of plant growth-promoting traits of *Burkholderia* and *Rhizobium* strains isolated from Amazon soils for their co-inoculation in common bean. **African Journal of Microbiology Research**, v. 7, n. 11, p.948-959, 2013.
- MAESTRE, Fernando T. *et al.*. Increasing aridity reduces soil microbial diversity and abundance in global drylands. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n.51, p.15684-15689, 2015.
- MALIK, Ashish A. *et al.*. Defining trait-based microbial strategies with consequences for soil carbon cycling under climate change. **The ISME Journal**, v. 14, n. 1, p. 1-9, 2020.
- MENESES, Ana Clarice Melo de Azevedo *et al.*. Profile rhizobia strains of enzyme isolated from a Ceará semiarid region. **Enciclopédia Biosfera**, v.13, n.24, p. 1223-1275, 2016.
- MINOTTO, Elisandra *et al.*. Enzyme characterization of endophytic actinobacteria isolated from tomato plants. **Journal of Advanced Scientific Research**, v. 5, n. 2, p. 16-13, 2014.
- MOHAMMADIPANAH, Fatemeh; WINK, Joachim. Actinobacteria from arid and desert habitats: diversity and biological activity. **Frontiers in Microbiology**, v. 6, p.1-10, 2016.
- NAYLOR, Dan; COLEMAN-DERR, Devin. Drought stress and root-associated bacterial communities. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p.1-16, 2018.
- NAUTIYAL, C. Shekhar *et al.*. Stress induced phosphate solubilization in bacteria isolated from alkaline soils. **FEMS Microbiology Letters**, v. 182, n. 2, p. 291-296, 2000.
- NUNES, Gêrsika Fakirra de Oliveira *et al.*. Polyphasic characterization of forage legumes root nodule bacteria isolated from semiarid region in Brazil. **Revista de Ciências Agrárias**, v. 41, n. 3, p. 612-624, 2018.
- OUFDOU, K. *et al.*. Symbiotic rhizobacteria for improving of the agronomic effectiveness of phosphate fertilizers. **Procedia Engineering**, v. 138, p. 325-331, 2016.
- PACCHIONI, Ralfo G. *et al.*. Taxonomic and functional profiles of soil samples from Atlantic forest and Caatinga biomes in northeastern Brazil. **Microbiologyopen**, v. 3, n. 3, p.299-315, 2014.
- PAUL, Dipak; SINHA, Sankar Narayan. Isolation and characterization of phosphate solubilizing bacterium *Pseudomonas aeruginosa* KUPSB12 with antibacterial potential from river Ganga, India. **Annals of Agrarian Science**, v. 15, n. 1, p.130-136, 2017.
- PIKOVSKAYA, R. I. Mobilization of phosphorus in soil in connection with vital activity of some microbial species. **Mikrobiologiya**, v. 17, p. 362-370, 1948.
- PUISSANT, Jérémy *et al.*. The pH optimum of soil exoenzymes adapt to long term changes in soil pH. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 138, p. 107601, 2019.
- RAHMAN, M. *et al.*. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi, rhizobium and phosphorus on mungbean (*Vigna radiata*) in saline soil. **Bangladesh Journal of Agricultural Research**, v. 44, n. 1, p. 153-165, 2019.

RAIESI, Fayeze; SADEGHI, Ellham. Interactive effect of salinity and cadmium toxicity on soil microbial properties and enzyme activities. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v. 168, p.221-229, 2019.

RAMANJANEYULU, G. *et al.*. Xylanase-producing microflora in Eastern Ghats of Andhra Pradesh, India. **Journal of Forestry Research**, v. 28, n. 2, p. 291-298, 2017.

SAMPAIO, C. R. *et al.*. Screening of a soil bacteria collection for the production of alkali thermostable xylanases. **Journal of Agricultural Science**, v. 10, n. 8, 2018.

SCHMIDT, Ruth *et al.*. Microbe-driven chemical ecology: past, present and future. **The ISME Journal**, v. 13, n. 11, p. 2656-2663, 2019.

SHARMA, Seema B. *et al.*. Phosphate solubilizing microbes: sustainable approach for managing phosphorus deficiency in agricultural soils. **SpringerPlus**, v. 2, n. 1, p. 587, 2013.

SHI, Shaohua *et al.*. Response of microbial communities and enzyme activities to amendments in saline-alkaline soils. **Applied Soil Ecology**, v. 135, p.16-24, 2019.

SHIRLING, EB T.; GOTTLIEB, D. Methods for characterization of *Streptomyces* species1. **International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology**, v. 16, n. 3, p. 313-340, 1966.

SHIVLATA, L.; SATYANARAYANA, Tulasi. Thermophilic and alkaliphilic Actinobacteria: biology and potential applications. **Frontiers in Microbiology**, v. 6, p.1-29, 2015.

SILVA, Valéria Maria Araujo *et al.*. Cross-feeding among soil bacterial populations: selection and characterization of potential bio-inoculants. **Journal of Agricultural Science**, v. 11, n. 5, p.23-34, 2019.

SILVA, Valéria Maria Araújo *et al.*. Atividade enzimática de actinobactérias do semiárido. **Revista Brasileira de Geografia Física**, v. 8, p. 560-572, 2015.

SILVA, Leandro Lopes *et al.*. Diversity of Rhizobium from conservation unity of National Ubajara Park in the state Ceará. **Enciclopédia Biosfera**, v.10, n.19, p. 2141-2157, 2014.

SONG, Ho-kyung *et al.*. Environmental filtering of bacterial functional diversity along an aridity gradient. **Scientific Reports**, v. 9, n. 1, p.1-10, 2019.

SUDIANA, I. Made *et al.*. Growth inhibition of *Fusarium solani* and *F. oxysporum* by *Streptomyces sasae* TG01, and its ability to solubilize insoluble phosphate. **Biodiversitas Journal of Biological Diversity**, v. 21, n. 2, 2020.

TALAMANTES, Darrian *et al.*. Natural diversity of cellulases, xylanases, and chitinases in bacteria. **Biotechnology for biofuels**, v. 9, n. 1, p. 133, 2016.

TEIXEIRA, P. C. *et al.*. Manual de métodos de análise de solo. 3ª edição revista e atualizada. Brasília, DF: **EMBRAPA**. 573, 2017.

WILLIAMS, S. T. *et al.*. A probability matrix for identification of some streptomycetes. **Microbiology**, v. 129, n. 6, p. 1815-1830, 1983.

YEAGER, Chris M. *et al.*. Polysaccharide degradation capability of actinomycetales soil isolates from a semiarid grassland of the Colorado Plateau. **Applied And Environmental Microbiology**, v. 83, n. 6, p.1-19, 2017.

YOU, Yeming *et al.*. Relating microbial community structure to functioning in forest soil organic carbon transformation and turnover. **Ecology and Evolution**, v. 4, n. 5, p.633-647, 2014.

4. CAPÍTULO III: FACILITAÇÃO MICROBIANA E SEUS EFEITOS NA PROMOÇÃO DO CRESCIMENTO VEGETAL DE FEIJÃO-CAUPI (*Vigna unguiculata* (L.)Walp.) - Fabaceae)

RESUMO

Os micro-organismos no solo estabelecem interações intra e interespecíficas a partir da produção e compartilhamento de metabólitos oriundos da desconstrução de biopolímeros complexos. A compreensão de como as trocas metabólicas influenciam os diferentes níveis de organização biológica e possibilitam a coexistência microbiana é importante ao entendimento da dinâmica e do funcionamento de diferentes ambientes. Partindo da hipótese de que grupos microbianos de actinobactérias e de rizóbios apresentam interações positivas de cooperação metabólica, o presente estudo objetivou avaliar a compatibilidade metabólica *in vitro* de cepas de actinobactérias e rizóbios e observar seus efeitos *in vivo* no desenvolvimento de plantas de feijão-caupi cv setentão (*Vigna unguiculata* (L.)Walp.) - Fabaceae). Vinte e seis cepas de rizóbios e 23 cepas de actinobactérias foram cocultivadas *in vitro* em meios contendo xilana, pectina e trifosfato de cálcio. As cepas de *Streptomyces* sp (UB05 e UB11) foram selecionadas para avaliar *in vivo* o efeito da coinoculação com oito cepas de rizóbios (*Bradyrhizobium* sp) no desenvolvimento do feijão-caupi. A compatibilidade entre as cepas de actinobactérias e rizóbios apresentou diferença significativa entre os substratos, sendo que a compatibilidade entre os grupos microbianos foi de 55,57%, 100% e 90,45% nos substratos pectina, xilana e trifosfato de cálcio, respectivamente. A coinoculação mostrou efeitos positivos na biomassa vegetal das plantas que receberam o tratamento com actinobactérias e rizóbios. Os tratamentos *Streptomyces* sp + *Bradyrhizobium* sp (L110UB05, L86UB05, L93UB11, L98UB11, L103UB11, L108UB11) exibiram padrões de desenvolvimento iguais ou superiores aos tratamentos com a cepa de referência e com nitrogênio. A associação de micro-organismos com capacidades metabólicas distintas mostrou ser um fator contribuinte para coexistência de bactérias.

PALAVRAS-CHAVE: actinobactérias; rizóbios; nutrição cruzada; adaptabilidade; semiárido.

ABSTRACT

Microorganisms in the soil establish intra and interspecific interactions through the production and sharing of metabolites arising from the deconstruction of complex biopolymers. Understanding how metabolic exchanges influence different levels of biological organization and enable microbial coexistence is important for understanding the dynamics and functioning of different environments. Based on the hypothesis that microbial groups of actinobacteria and rhizobia present positive metabolic cooperation interactions, the present study aimed to evaluate the in vitro metabolic compatibility of actinobacteria and rhizobia strains and observe their in vivo effects on the development of cowpea plants cv seventeenth (*Vigna unguiculata* (L.)Walp.) - Fabaceae). Twenty-six strains of rhizobia and 23 strains of actinobacteria were co-cultured in vitro in media containing xylan, pectin and calcium triphosphate. Strains of *Streptomyces* sp (UB05 and UB11) were selected to evaluate in vivo the effect of coinoculation with eight strains of rhizobia (*Bradyrhizobium* sp) on cowpea development. The compatibility between the strains of actinobacteria and rhizobia showed a significant difference between the substrates, with the compatibility between the microbial groups being 55.57%, 100% and 90.45% on the substrates pectin, xylan and calcium triphosphate, respectively. Coinoculation showed positive effects on the plant biomass of plants that received treatment with actinobacteria and rhizobia. The *Streptomyces* sp + *Bradyrhizobium* sp (L110UB05, L86UB05, L93UB11, L98UB11, L103UB11, L108UB11) treatments exhibited development patterns equal to or superior to treatments with the reference strain and nitrogen. The association of microorganisms with different metabolic capabilities proved to be a contributing factor to the coexistence of bacteria.

KEYWORDS: actinobacteria; rizophobium; *cross-feeding*; *fitness*; semiarid.

4.1 INTRODUÇÃO

A caatinga é um bioma presente na região semiárida brasileira que ocupa uma extensa área da região nordeste. A presença de um clima quente e seco, com precipitações pluviométricas baixas e concentradas em determinados períodos, somada a intensa radiação solar e altas temperaturas, torna esse ambiente restritivo para algumas espécies (SILVA *et al.*, 2020). Essas condições podem ser desfavoráveis para o desenvolvimento de micro-organismos no solo, reduzindo não apenas sua abundância, como também sua diversidade, implicando em variações significativas nas funções microbianas do solo e diminuição de sua estabilidade (GORLACH-LIRA; COUTINHO, 2007; ARAÚJO *et al.*, 2013; MAESTRE *et al.*, 2015).

Os recursos nutricionais no solo são provenientes principalmente da biomassa vegetal. Nesse cenário nutricional, diversos compostos de natureza pouco solúvel e de estrutura complexa, como celulose, pectina, hemiceluloses e lignina, compõem as principais fontes de C e de energia (HARINDINNTWALI; ZHOU; YU, 2020). A presença de enzimas microbianas extracelulares capazes de decompor esses compostos é fundamental à manutenção da cadeia de interações que movimenta o fluxo de nutrientes.

As diferentes relações estabelecidas entre os micro-organismos baseiam-se na disponibilidade de recursos, podendo ser positivas ou negativas (PASCUAL-GARCÍA; BONHOEFFER; BELL, 2020). Essas interações se dão, principalmente, através de atividades metabólicas nas quais processos de degradação, mineralização de compostos e ciclagem de nutrientes nos ecossistemas terrestres são mais prevalentes (BALDRIAN, 2017).

O compartilhamento ou a troca de recursos metabólicos entre micro-organismos tem sido descrito como bastante comum (ZELEZNIAK *et al.*, 2015; GERMERODT *et al.*, 2016; HOEK *et al.*, 2016; CAMPBELL *et al.*, 2018; PASCUAL-GARCÍA; BONHOEFFER; BELL, 2020). Nessa perspectiva, comportamentos cooperativos ganham destaque na dinâmica de interação e organização dos microbiomas (AMOR; BELLO, 2017).

As interações metabólicas de alimentação cruzada ou *cross feeding* podem ser uni ou bidirecionais e são impulsionadas por interações complexas que resultam em vantagens adaptativas (*fitness*) (D'Souza *et al.*, 2018). De acordo com Douglas (2020), a cooperação metabólica, como um mecanismo de facilitação, promove produção de biomassa e aumenta a diversidade taxonômica e funcional de comunidades microbianas. Embree *et al.*, (2015) ressaltam que relações positivas entre micro-organismos, como a cooperação, favorece a

heterogeneidade das espécies e ajuda a compreender a diversidade e a evolução de diferentes comunidades em seus ambientes.

Estudos tentaram avaliar em situações experimentais de laboratório e de campo, como a interação entre micro-organismos diferentes pode resultar em benefício para os participantes e quais os efeitos dessas associações em outros organismos (FREILICH *et al.*, 2011; SILVA *et al.*, 2019; GORTER; MANHART; ACKERMANN, 2020). Para isso, a utilização de consórcios microbianos tem se apresentado como ferramenta de pesquisa comum, ajudando a projetar e construir situações equivalentes ou aproximadas de ambientes naturais, permitindo, assim, a investigação da dinâmica de comunidades biológicas (KONG *et al.*, 2018).

Pesquisas entre grupos microbianos revelam que a ação combinada é capaz de prover benefícios para promoção do crescimento vegetal (SAHUR *et al.*, 2018; JU *et al.*, 2019). Entre esses grupos, actinobactérias e rizóbios são reconhecidos pela capacidade de melhorar o desenvolvimento de espécies de leguminosas quando em associação (SANTOS *et al.*, 2018).

Actinobactérias são bactérias Gram positivas, filamentosas e com potencial metabólico amplamente conhecido, sendo encontradas nos mais diversos ambientes (OLANREWAJU; BABALOLA, 2019). Os rizóbios representam um grupo de bactérias Gram negativas com aptidão para associar-se com raízes e caules de leguminosas, sendo responsáveis pela fixação biológica de nitrogênio (DICENZO *et al.*, 2019). Ambos os grupos estão presentes em ambiente semiárido e apresentam funções ecológicas importantes (PINHEIRO *et al.*, 2014; ALVES *et al.*, 2016).

As interações interespecíficas têm papel fundamental na dinâmica das comunidades microbianas (GORTER; MANHART; ACKERMANN, 2020), contudo existem inúmeras lacunas na compreensão de como essas interações, sobretudo as de cooperação a nível bacteriano, podem ser responsáveis pela coexistência de micro-organismos em ambientes naturais, e de como essas relações influenciam a dinâmica do ecossistema em nível macro. Assim, partindo da hipótese de que há interação metabólica positiva entre actinobactérias e rizóbios oriundos de mesma região semiárida, objetivou-se avaliar *in vitro* a presença de interações metabólicas entre actinobactérias e rizóbios e sua influência *in vivo* no desenvolvimento vegetal de plantas de feijão-caupi (*Vigna unguiculata*).

4.2 MATERIAL E MÉTODO

4.2.1 *Actinobactérias e rizóbios*

Foram utilizadas 26 cepas de rizóbios e 16 de actinobactérias isoladas de amostras da rizosfera de 12 leguminosas coletadas na estação seca no período de 20 a 24 de agosto de 2012. As cepas de rizóbios foram autenticadas e caracterizadas por Silva *et al.* (2014) e Feitoza *et al.* (2015) como *Bradyrhizobium* spp (L84, L85, L86, L87, L89, L90, L92, L93, L94, L95, L97, L99, L101, L102, L103, L104, L107, L108, L109) e *Burkholderia* spp (L91, L96, L105). As cepas L83, L98, L100 e L110 não foram identificadas. As cepas de actinobactérias foram caracterizadas macro e microscopicamente por Brito *et al.* (2015) e identificadas como: *Micromonospora* spp (UB03), *Streptomyces* spp (UB05, UB08, UB11, UB14, UB19, UB24, UB26 e UB27), *Terrabacter* spp (UB16, UB17, UB18) e *Nocardia* spp (UB15, UB20, UB21, UB23). Essas cepas estão mantidas no Laboratório de Microbiologia Ambiental (LAMAB) do Departamento de Biologia da Universidade Federal do Ceará.

4.2.2 *Seleção das cepas para o teste de interação metabólica in vitro*

As cepas de actinobactérias que apresentaram Índice Enzimático (IE) $\geq 1,5$ nos substratos xilana e pectina e Índice de solubilização (IS) $\geq 1,5$ no substrato inorgânico trifosfato de cálcio foram selecionadas para o teste de interação metabólica *in vitro* com as cepas de rizóbios que, nos mesmos testes as quais as actinobactérias foram submetidas, não apresentaram atividade metabólica em um dos substratos anteriormente citados. Os critérios mencionados foram selecionados como potencialmente facilitadores para interação microbiana.

4.2.3 *Teste de interação metabólica in vitro*

No delineamento experimental cada cepa de rizóbio deficiente na degradação de determinado substrato foi cultivada em consórcio com uma cepa de actinobactéria capaz de decompor o referido composto. As cepas de actinobactérias foram inoculadas nos meios de cultura com substratos específicos (xilana, pectina e trifosfato de cálcio) sob a forma de *spots* em quadruplicata. As placas foram incubadas a $28 \pm 2^\circ\text{C}$ durante 10 dias. Após esse período, um mililitro de cultura de cada cepa de rizóbio previamente cultivada em meio YM (levedura-

manitol) a 28°C por sete dias foi transferida para microtubos com capacidade de 1,5 mL. O material foi centrifugado (12.000 g durante 10 minutos) e o sedimento ressuspense por agitação em vortex em 100 µL de água destilada estéril. Este procedimento foi repetido duas vezes e em seguida, 3 µL de cada cultura de rizóbio purificada foi inoculada em torno de cada colônia de actinobactéria a uma distância de 0,5 a 2,0 cm. A distribuição do inóculo foi realizada em duplicata e a multiplicação de cepas de rizóbio em regiões mais próximas da colônia foi o parâmetro para diagnosticar a ocorrência de interação metabólica positiva (CUESTA *et al.*, 2012, modificado). O ensaio foi realizado em duplicata com duas repetições.

4.2.4 Seleção de cepas para teste de facilitação in vivo

Os pares de actinobactérias e rizóbios que apresentaram maiores valores de compatibilidade (facilitação) nos testes de interação *in vitro* foram selecionados para o teste *in vivo* de coinoculação e verificação de características de promoção de crescimento vegetal. Também foram analisados para seleção, as actinobactérias que apresentaram resultados promissores no metabolismo de substratos (amido, celulose, xilana e pectina) e na solubilização de trifosfato de cálcio. Ambas as análises foram submetidas a diferentes condições abióticas (pH, NaCl e temperatura).

4.2.5 Efeito da facilitação de actinobactérias e rizóbios no crescimento de plantas de feijão

O efeito da facilitação entre actinobactérias e rizóbios foi avaliado em experimento realizado em casa de vegetação. Sementes de feijão-caupi (*Vigna unguiculata*) foram desinfestadas por meio de imersão em soluções de álcool 96° GL por 30 segundos e, em seguida, imersas por dois minutos em hipoclorito de sódio 10%, seguidas de seis lavagens consecutivas com água destilada esterilizada. Posteriormente, foram semeadas em vasos contendo vermiculita e areia, na proporção de 2:1, esterilizados em autoclave por duas horas a 121°C e 1,5 atm. As actinobactérias foram inicialmente cultivadas em meio CD (Caseína-Dextrose) líquido e incubadas por sete dias em temperatura ambiente sob agitação orbital constante de 150 rpm. Para os tratamentos com actinobactérias, foram adicionados superficialmente, em cada vaso, 3 mL da suspensão contendo as cepas específicas no dia do plantio e após 14 dias (PEREIRA; NEVES; DROZDOWICZ, 1999).

As cepas de rizóbios selecionadas foram repicadas individualmente no meio YM líquido, e agitados em mesa agitadora orbital com velocidade de 150 rpm por sete dias. Em

seguida foram inoculadas na semente à razão de 3 mL/semente com 7 e 21 dias após a sementeira. O ensaio foi inteiramente casualizado com quatro tratamentos: controle (planta); T1 (planta + cepa padrão BR3301 (*Bradyrhizobium* sp)); T2 (planta + nitrogênio (80 kg/ha)), T3 (planta + actinobactéria1(UB05 (*Streptomyces* sp) + rizóbios) e T4 (planta + actinobactéria2(UB11 (*Streptomyces* sp) + rizóbios), com quatro repetições. O ensaio foi conduzido em casa de vegetação por 30 dias após o plantio e a umidade do solo mantida na capacidade de campo.

4.2.5.1 Avaliação das trocas gasosas foliares

As trocas gasosas foliares foram avaliadas durante a fase vegetativa, aos 28 dias, no período da manhã (8h às 10h), através do analisador de gás infravermelho (IRGA (modelo LCi ADC BioScientific, Inglaterra)), em sistema aberto sob luz saturante e condições ambientais. Foi determinado o índice SPAD por meio de um medidor portátil de clorofila SPAD-502 (Minolta Camera Co. Ltda). As variáveis analisadas foram: CO₂ ambiente (Cref), concentração interna de CO₂ (Ci), fotossíntese (A), condutância estomática (gs), taxa de transpiração (E), razão entre concentração interna e externa de CO₂ (Ci/Ca) e eficiência de carboxilação (A/Ci).

4.2.5.2 Avaliação do desenvolvimento vegetativo

Após os 30 dias, as plantas foram coletadas e o material foi posto em estufa com circulação de ar forçada a 65°C, por aproximadamente 72h até atingir massa constante. Posteriormente, o material foi pesado em balança de precisão. Os atributos de desenvolvimento vegetativo avaliados foram: número de nódulos por planta (NN), massa seca dos nódulos (MSN), massa seca da raiz (MSR), massa seca da parte aérea (MSA), massa seca das folhas (MSF), altura da planta (AP), número de folhas (NF), tamanho da raiz (TR) e área foliar (AF). A eficiência relativa (ER) da inoculação foi calculada pela razão entre a MSA e a MSA do tratamento 2 (planta + nitrogênio 80 Kg/ha de N), multiplicada por 100 (BERGERSEN *et al.*, 1971).

4.2.6 Análise Estatística

A compatibilidade de interações metabólicas entre actinobactérias e rizóbios foi analisada através da construção de uma rede de interações a partir de dados binários (0 para

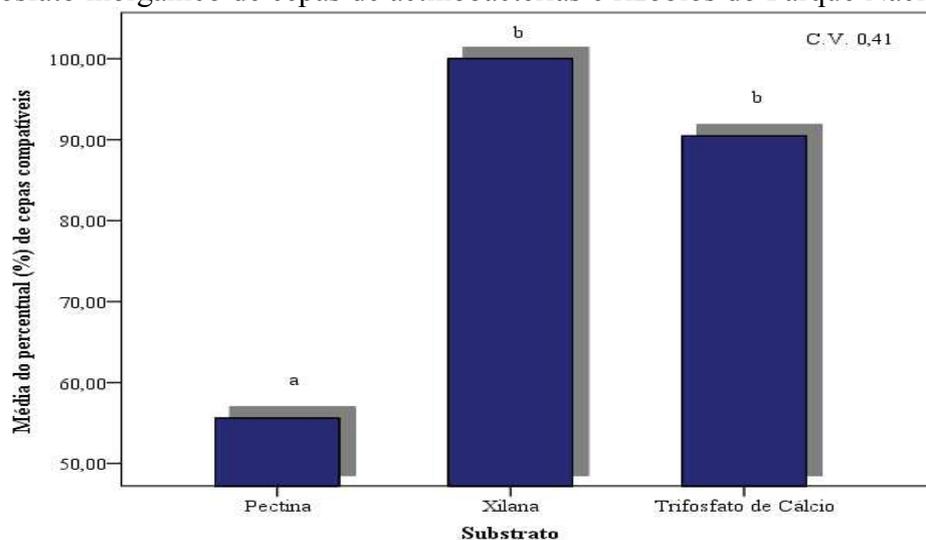
incompatibilidade e 1 para compatibilidade). O percentual de compatibilidade para cada par actinobactéria-rizóbio foi obtido da razão entre o número de pares compatíveis e o total de interações possíveis entre eles, multiplicado por 100. A média da compatibilidade para cada grupo e substrato foi avaliada através de análise de variância (ANOVA) com $p < 0,05$. Teste binomial foi usado para avaliar a probabilidade de interações positivas e negativas entre os pares microbianos nas interações metabólicas *in vitro*. Os dados coletados no experimento *in vivo* foram submetidos à análise de variância com nível de significância de 5% pelo teste F, e as médias dos tratamentos comparadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Foi calculado o coeficiente de correlação de Pearson's para medir o grau de relacionamento entre as variáveis de desenvolvimento vegetativo e de trocas gasosas foliares. As análises estatísticas foram realizadas no programa SPSS 20.0 (SPSS Inc, Chicago, USA).

4.3 RESULTADOS

4.3.1 Teste de interação metabólica *in vitro*

As cepas de actinobactérias e rizóbios apresentaram compatibilidade de 55,57%, 100% e 90,45% nos substratos pectina e xilana, e na solubilização de trifosfato de cálcio, respectivamente. Foi observado heterogeneidade (Levene $p < 0,05$) e diferenças significativas ($F(72,2) = 33,92$, $p < 0,05$) na compatibilidade entre os substratos (Figura 12).

Figura 12 – Compatibilidade de interações sobre diferentes substratos e na solubilização de fosfato inorgânico de cepas de actinobactérias e rizóbios do Parque Nacional de Ubajara – CE.



Médias com as mesmas letras não diferem pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

Fonte: elaborado pelo autor.

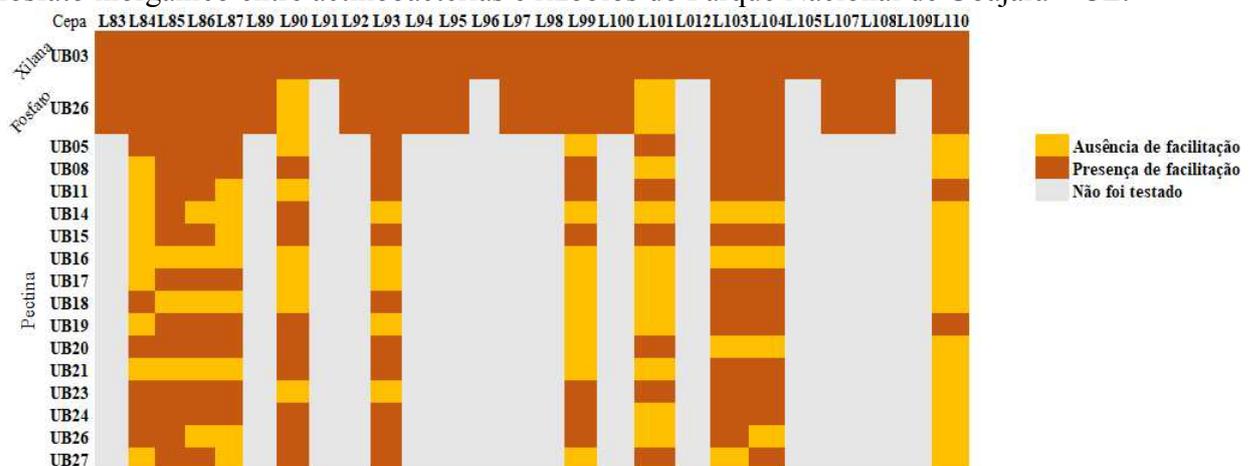
No substrato pectina, apenas a cepa UB16 (*Nocardia* sp) não apresentou compatibilidade com nenhuma das 11 cepas de rizóbios (L84, L85, L86, L87, L90, L93, L99, L101, L103, L104 e L110) avaliadas (Figura 13). Já as cepas *Streptomyces* sp (UB05, UB08, UB11, UB15, UB23 e UB26) e *Terrabacter* sp (UB24) foram compatíveis com mais de 70% dos rizóbios testados (Figura 13). Entre os rizóbios avaliados, as cepas de *Bradyrhizobium* sp (L85, L86, L93, L103 e L104) apresentaram compatibilidade com mais de 70% das actinobactérias analisadas.

As interações entre a actinobactéria UB03 (*Micromonospora* sp) e as 26 cepas de rizóbios (L83, L84, L85, L86, L87, L89, L90, L91, L92, L93, L94, L95, L96, L97, L98, L99, L100, L101, L102, L103, L104, L105, L107, L109, L110) no substrato xilana, foram todas positivas (Figura 13), apresentando 100% de compatibilidade.

Para a solubilização de trifosfato de cálcio, a cepa UB26 (*Streptomyces* sp) mostrou interação positiva com 90% (L83, L84, L85, L86, L87, L89, L92, L93, L94, L95, L97, L98, L99, L100, L103, L104, L107, L108, L110) das cepas de rizóbios avaliadas, não apresentando compatibilidade apenas com as cepas de *Bradyrhizobium* sp (L90 e L101) (Figura 13).

A cepa L85 (*Bradyrhizobium* sp) apresentou compatibilidade com 90% das actinobactérias no substrato pectina e 100% de compatibilidade com as cepas UB03 (*Micromonospora* sp) e UB26 (*Streptomyces* sp), indicando capacidade de interação com micro-organismos em variados substratos, como xilana e trifosfato de cálcio, respectivamente.

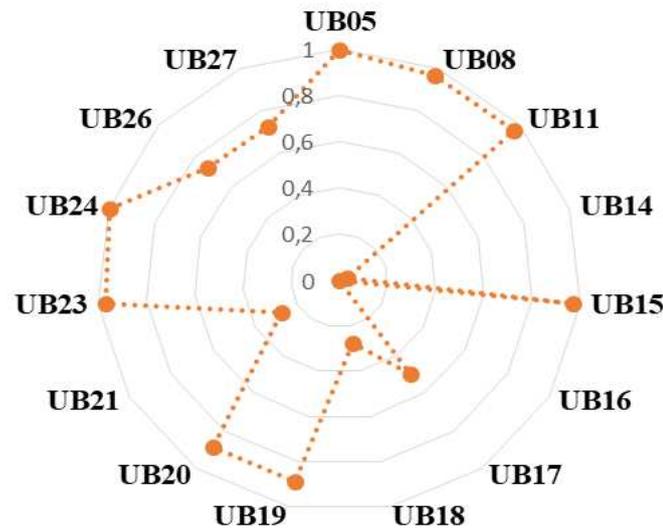
Figura 13 – Interações metabólicas nos substratos xilana e pectina e na solubilização de fosfato inorgânico entre actinobactérias e rizóbios do Parque Nacional de Ubajara – CE.



Fonte: elaborado pelo autor.

Das 165 interações testadas entre actinobactérias e rizóbios para o substrato pectina, o teste binomial revelou que não houve diferenças significativas ($p = 0,161$) entre as 92 (56%) interações positivas e 73 (44%) negativas observadas, entretanto foi possível identificar que das 15 cepas de actinobactérias, seis (UB05, UB08, UB11, UB15, UB23, UB24) exibiram proporções de compatibilidade próximas a 100% (Figura 14), demonstrando maiores chances de interações interespecíficas.

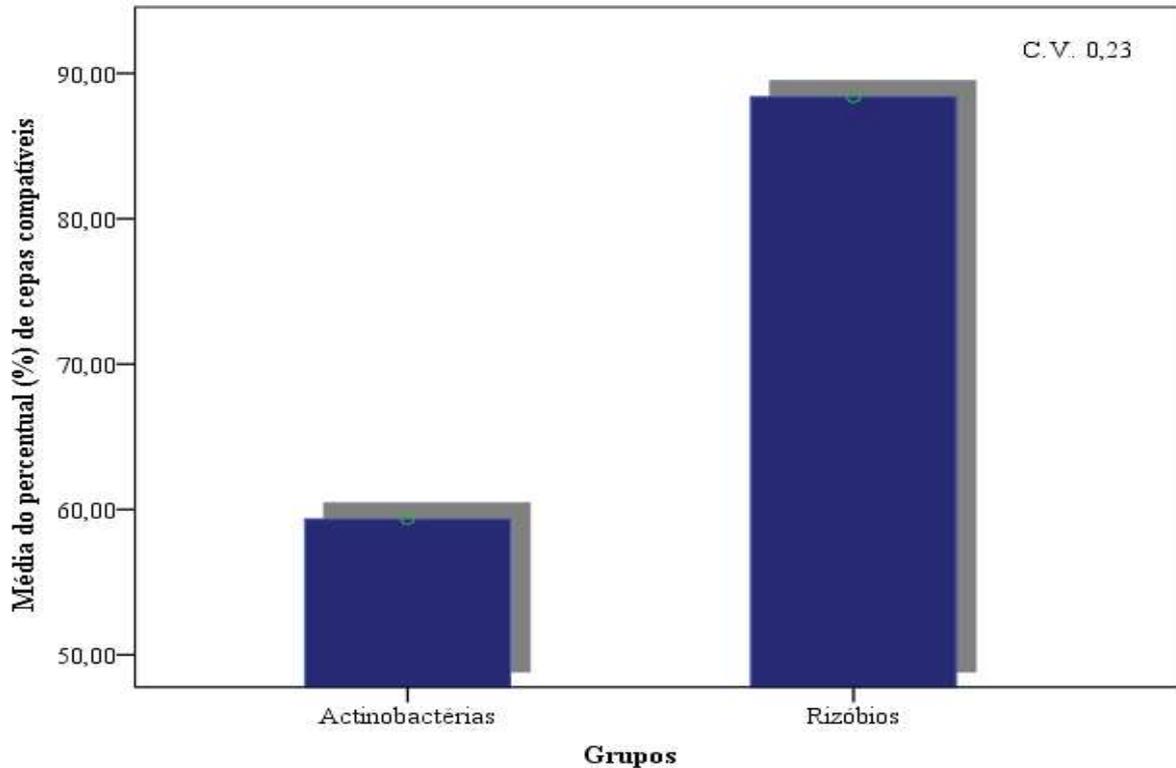
Figura 14 – Proporção de interações metabólicas positivas no substrato pectina de 15 cepas de actinobactérias do Parque Nacional de Ubajara – CE.



Fonte: elaborado pelo autor.

Entre os grupos microbianos foi possível identificar diferenças na média de compatibilidade nos três parâmetros analisados, variando de 88,37% para os rizóbios e 59,35% para as actinobactérias, com um coeficiente de variação de 23% (Figura 15). As médias do percentual de cepas compatíveis apresentaram diferenças significativas com $F(73,1) = 16,984$ e $p < 0,05$ entre os grupos bacterianos. Os resultados indicaram que as cepas de rizóbios mostraram mais indícios de interações positivas. Representando, pois, maiores chances de estabelecer trocas metabólicas com outros micro-organismos em ambiente natural, o que pode também resultar em maiores possibilidades de influência positiva nos mecanismos de nodulação entre rizóbios e leguminosas.

Figura 15 – Comparação da média do percentual de compatibilidade de cepas de actinobactérias e rizóbios do Parque Nacional de Ubajara – CE.



Fonte: elaborado pelo autor.

4.3.2 Seleção de cepas para teste de facilitação *in vivo*

Foram selecionadas para o teste de facilitação *in vivo* duas cepas de actinobactérias, classificadas a nível de gênero como *Streptomyces* spp (UB05 e UB11) e oito rizóbios, sendo sete classificados como do gênero *Bradyrhizobium* spp (L84, L86, L93, L98, L102, L103, L108) e uma cepa L110, sem classificação (SILVA *et al.*, 2014; BRITO *et al.*, 2015; FEITOSA *et al.*, 2015).

As cepas de actinobactérias foram selecionadas pelas seguintes características: capacidade de degradação de variados substratos e solubilização de fosfato inorgânico sob diferentes condições de pH, NaCl e temperatura e compatibilidade com diferentes micro-organismos em testes de interação metabólica *in vitro*.

Os rizóbios foram selecionados com base nas seguintes características: deficiência na degradação de variados substratos, ausência de solubilização de fosfato e capacidade de interagir metabolicamente com outros micro-organismos em testes *in vitro*.

4.3.3 Efeito da facilitação entre actinobactérias e rizóbios no crescimento de plantas de feijão

A análise multivariada dos dados coletados para o desenvolvimento vegetativo de plantas de feijão inoculadas com actinobactérias e rizóbios mostrou variação significativa ($p < 0,05$) de algumas variáveis submetidas a diferentes tratamentos. Das 10 variáveis relacionadas ao desenvolvimento vegetativo analisadas, sete (MSA, TR, MSR, MSF, MSN, AF, ER) apresentaram diferenças significativas ($p < 0,05$) entre os tratamentos submetidos, conforme tabela 8.

Apesar da diferença estatística observada na variável MSA, apenas o tratamento L86UB05 (*Bradyrhizobium* spp e *Streptomyces* spp) se aproximou da média dos tratamentos com a cepa de referência BR3301 (*Bradyrhizobium* spp) e nitrogênio. Quanto ao TR, todos os tratamentos com actinobactérias e rizóbios apresentaram médias maiores do que os nitrogenados ou com apenas um rizóbio (BR 3301) inoculado. Já em relação a MSR, sete dos 16 tratamentos coinoculados apresentaram valores superiores aos dos comparativos. Padrão semelhante foi observado nas variáveis NN e MSN, sendo que o tratamento L86UB05 exibiu aumento de aproximadamente 74% no número de nódulos quando comparado a referência (BR3301), o que demonstra o caráter promissor desses micro-organismos na promoção do crescimento vegetal.

Quanto a MSF, somente o tratamento L86UB05 apresentou valor médio próximo aos observados nos tratamentos com nitrogênio e com a cepa de referência. Na variável AF apenas a coinoculação L98UB11 (*Bradyrhizobium* spp e *Streptomyces* spp) apresentou valor médio (118,27) mais próximo ao tratamento com a BR3301 (148,09).

O parâmetro NF não diferiu significativamente ($p > 0,05$) entre os tratamentos, contudo, a coinoculação *Bradyrhizobium* spp e *Streptomyces* spp (L98UB11) exibiu valor maior do que os registrados nos tratamentos com nitrogênio e com uma única cepa de rizóbio (Tabela 8). Sobre a altura até o pecíolo, o tratamento com a cepa de referência apresentou maior média, todavia, quatro tratamentos de coinoculação actinobactérias e rizóbios (L98UB11, L86UB05, L110UB05, L84UB05), tiveram médias superiores ao observado no tratamento com nitrogênio, indicando, pois, a importância da ação combinada de micro-organismos no desenvolvimento vegetal (Tabela 8).

Tabela 8 – Efeito da co-inoculação na massa seca da parte área (MAS), tamanho da raiz (TR), massa seca da raiz (MSR), massa seca das folhas (MSF), massa seca dos nódulos (MSN), número de nódulos (NN), número de folhas (NF), altura até o pecíolo (AP), área foliar (AF) e eficiência relativa de inoculação (ER). Os dados são médias de quatro repetições.

TRATAMENTO	MSA g planta ⁻¹	TR cm planta ⁻¹	MSR g planta ⁻¹	MSF g planta ⁻¹	MSN g planta ⁻¹	NN	NF	AP cm planta ⁻¹	AF cm planta ⁻¹	ER (%)
L102UB05	0,44±0,10b	25,62±3,90a	0,36±0,01ab	0,30±0,06b	0,02±0,01b	6,5±7,18a	7,25±1,5a	9±0,40a	61,16±9,06b	30,15±6,91abc
L102UB11	0,45±0,08b	26,5±1,29a	0,63±0,17ab	0,29±0,06b	0,02±0,00b	4±2,30a	6,75±1,5a	9,62±1,79a	57,17±8,53b	24,45±4,48abc
L103UB05	0,53±0,07b	26,6±2,77a	0,51±0,14ab	0,36±0,07b	0,01±0,00b	8±3,55a	7,75±0,50a	9,5±0,40a	66,65±10,6b	35,60±4,14ab
L103UB11	0,54±0,14b	26,25±4,27a	0,67±0,16ab	0,37±0,11b	0,07±0,06ab	18,25±16,09a	9,5±3,8a	9,5±1,22a	90,70±30,2b	29,32±7,85abc
L108UB05	0,44±0,09b	25,77±2,85a	0,32±0,06b	0,28±0,09b	0,04±0,06b	25a±10,89	6,75±2,36a	8,25±2,37a	55,87±21,5b	29,98±6,48abc
L108UB11	0,40±0,25b	24±1,41ab	0,51±0,11ab	0,28±0,19b	0,06±0,03ab	16±3,16a	8,75±4,11a	9,87±1,93a	73,23±49,4b	22,02±13,8bc
L110UB05	0,52±0,25b	27,12±3,96a	0,48±0,20ab	0,37±0,15b	0,06±0,02ab	27±17,64a	9,25±3,59a	10,37±2,68a	67,75±33,7b	35,60±17ab
L110UB11	0,54±0,13b	26,5±2,38a	0,95±0,20 ^a	0,38±0,09b	0,15±0,04a	29,5±7,93a	8±2,44a	9,75±1,55a	80,1±27,6b	29,32±7,48abc
L84UB05	0,55±0,05b	26,25±1,50a	0,27±0,05b	0,37±0,05b	0,02±0,09b	18,75±14,68a	6,5±1,73a	10,12±0,25a	61,51±7,8b	37,47±3,69ab
L84UB11	0,33±0,15b	25,5±0,57a	0,33±0,11b	0,22±0,09b	0,01±0,01b	9,25±2,62a	5,5±1a	8,12±0,85a	38,14±13,6b	17,93±8,3bc
L86UB05	0,70±0,20b	28,37±3,40a	0,48±0,32ab	0,51±0,14ab	0,05±0,02ab	41,75±49,27a	9,5±3,87a	10,37±1,88a	95,45±47,3b	48,04±14,01ab
L86UB11	0,43±0,06b	26,25±3,20a	0,59±0,27ab	0,29±0,03b	0,03±0,04b	13±9,01a	7,5±2,64a	9±0,70a	59,67±12,0b	23,51±3,59abc
L93UB05	0,44±0,08b	27,12±2,83a	0,30,05b	0,31±0,07b	0,01±0,01b	17±13,9a	5±0a	9,75±1,04a	52,35±5,5b	29,98±5,91abc
L93UB11	0,67±0,24b	22,12±4,32b	0,59±0,35ab	0,46±0,16b	0,09±0,08ab	28,5±27,3a	9,25±3,20a	9,62±1,25a	90,7±54,5b	36,62±13,2ab
L98UB05	0,65±0,15b	25,5±1,35a	0,64±0,24ab	0,47±0,12b	0,03±0,03b	12,25±7,36a	8±2,44a	8,87±0,94a	78,52±20,5b	44,80±10,6ab
L98UB11	0,65±0,09b	22,62±1,60b	0,74±0,09ab	0,46±0,06b	0,09±0,05ab	26,25±12,8a	11,75±2,87a	10,75±2,06a	118,27±36,4ab	35,40±4,94ab
BR 3301	0,79±0,53ab	15,25±10,24b	0,57±0,41ab	0,55±0,37ab	0,06±0,04ab	24±16,3a	9,5±6,45a	9,87±6,71a	148,09±99,6ab	53,83±36,2a
NITROGÊNIO	1,46±0,83a	15,12b±3,83	0,58±0,48ab	1,0±0,57a	0b	1,25±2,5a	10,25±3,5a	12,12±3,9a	220,85±125,4a	0c
	p<0,05	p<0,05	p<0,05	p<0,05	p<0,05	p>0,05	p>0,05	p>0,05	p<0,05	p<0,05
CV (%)	58.48	22.57	72.23	59.48	109.2	101.6	39.68	27.37	69.71	51.78

Médias seguidas das mesmas letras na coluna não diferem pelo teste de Tukey 5% de significância.

CV: Coeficiente de variação.

Fonte: dados da pesquisa

A eficiência relativa da inoculação entre os tratamentos mostrou variação significativa ($p < 0,05$) com $F(17,54) = 3,88$. O tratamento com a cepa de referência BR3301 (*Bradyrhizobium* spp) apresentou maior ER (53,83%), sendo que os tratamentos L86UB05 (*Bradyrhizobium* spp e *Streptomyces* spp) e L98UB05 (*Bradyrhizobium* spp e *Streptomyces* spp) apresentaram ER de 48,04% e 44,8% respectivamente, se aproximando da média observada na BR3301.

Em relação ao desenvolvimento vegetativo, os tratamentos L86UB05 (*Bradyrhizobium* spp e *Streptomyces* spp) e L98UB11 (*Bradyrhizobium* spp e *Streptomyces* spp), apresentaram valores superiores ou iguais aos tratamentos apenas com o rizóbio e nitrogênio, destacando-se em relação aos demais.

Os dados relacionados as trocas gasosas foliares foram submetidos a análise multivariada. Apenas a variável SPAD, relacionada a concentração de clorofila, apresentou diferença significativa ($p < 0,05$) com $F(17,54) = 2,27$, as demais, apesar de estatisticamente não diferirem, apresentaram variações entre os tratamentos (Tabela 9).

Sobre a concentração de carbono ambiente, houve diferenças entre os tratamentos com nitrogênio e a cepa padrão, sendo que apenas o tratamento L84UB11 (*Bradyrhizobium* spp e *Streptomyces* spp) ficou um pouco abaixo da média registrada. Mesma condição foi observada na variável concentração interna de CO_2 (Tabela 9).

Com relação a transpiração o tratamento L103UB11 (*Bradyrhizobium* spp e *Streptomyces* spp) apresentou maior média, com um aumento de 40% em relação ao tratamento com BR3301. Quanto a fotossíntese apenas os tratamentos com a cepa BR3301 e com nitrogênio tiveram maiores médias, contudo três tratamentos com *Bradyrhizobium* spp e *Streptomyces* spp (L103UB11, L108UB11, L98UB11) e um com uma cepa de rizóbio (L110UB05) não identificada exibiram médias iguais ou maiores que o tratamento com nitrogênio.

A razão entre a concentração externa e interna de CO_2 não mostrou diferenças significativas ($p > 0,05$) entre os tratamentos, ainda assim, todos os tratamentos coinoculados com actinobactérias e rizóbios revelaram médias maiores do que as registradas nos tratamentos com a cepa padrão ou nitrogênio nesta variável.

A eficiência de carboxilação foi maior no tratamento com BR3301 (0,08), e apenas três (L98UB11, L86UB11, L108UB11) dos 16 tratamentos com actinobactérias e rizóbios, exibiram médias iguais ou superiores aos verificados no tratamento com nitrogênio (0,05), conforme tabela 9.

Tabela 9 – Efeito da co-inoculação no teor de clorofila (SPAD), concentração externa de CO₂ (Cref), concentração interna de CO₂ (Ci), transpiração (E), condutância estomática (gs), fotossíntese (A), razão entre a concentração externa e interna de CO₂ (Ci/Ca), eficiência de carboxilação (A/Ci). Os dados são médias de quatro repetições.

TRATAMENTO0	SPAD	Cref (ppm)	Ci (ppm)	E (mmol.m ⁻² .s ⁻¹)	gs (mmol.m ⁻² .s ⁻¹)	A (mmol.m ⁻² .s ⁻¹)	Ci/Ca	A/Ci
L102UB05	21,85±2,18ab	385±2,16a	263,75±11,2a	3,44±0,82a	0,09±0,02a	5,77±1,56a	0,68±0,02a	0,02±0,0a
L102UB11	18,4±2,44b	383±1,82a	277,25±36,3a	3,00±0,54a	0,08±0,02a	7,35±1,43a	0,72±0,09a	0,02±0,0a
L103UB05	21,57±5,19ab	382,5±2,38a	285,75±53,3a	3,29±0,75a	0,11±0,04a	6,57±2,7a	0,74±0,13a	0,02±0,01a
L103UB11	33,07±12,2ab	382±1,63a	278,5±15,1a	6,43±2,34a	0,36±0,29a	11,64±6,31a	0,72±0,04a	0,04±0,02a
L108UB05	26,5±14,7ab	380,75±1,5a	268,75±41,7a	3,30±1,33a	0,1±0,05a	7,29±1,62a	0,70±0,11a	0,02±0,00a
L108UB11	31,15±15,5ab	382±2a	249±58,4a	5,09±1,58a	0,20±0,08a	12,50±5,59a	0,65±0,15a	0,05±0,03a
L110UB05	31,15±10,7ab	383,25±1,5a	276,5±41,2a	6,06±2,82a	0,36±0,38a	11,01±9,4a	0,72±0,1a	0,0±0,034
L110UB11	26±8,52ab	382,5±2,08a	285,5±35,1a	5,19±1,20a	0,21±0,08a	7,72±1,85a	0,74±0,09a	0,02±0,00a
L84UB05	20,6±2,37ab	381,25±0,95a	264,5±56,2a	3,28±0,89a	0,09±0,03a	7,07±1,13a	0,69±0,14a	0,02±0,00a
L84UB11	20,15±7,41b	285,75±190a	175,75±122a	2,37±1,99a	0,07±0,07a	4,68±3,15a	0,46±0,32a	0,02±0,01a
L86UB05	28,77±16,5ab	382,250,95a	249±36,4a	4,64±1,88a	0,19±0,11a	11,85±5,5a	0,65±0,09a	0,05±0,02a
L86UB11	22,6±7,77ab	382,25±2,36a	267,75±35,1a	3,57±2,19a	0,14±0,15a	8,12±3,81a	0,70±0,08a	0,03±0,01a
L93UB05	20,1±16,5b	381,75±2,06a	261,25±50,3a	3,10±2,13a	0,11±0,13a	8,16±2,9a	0,68±0,13a	0,03±0,01a
L93UB11	29,07±7,7ab	383±1,82a	274,5±28,8a	4,24±2,08a	0,16±0,09a	8,15±2,85a	0,71±0,07a	0,03±0,01a
L98UB05	28,32±5,83ab	383,5±2,08a	242,5±18,5a	4,11±1,94a	0,14±0,09a	9,15±2,9a	0,63±0,05a	0,03±0,01a
L98UB11	43,27±13,5ab	382,25±2,21a	257,25±63,9a	5,92±1,72a	0,33±0,16a	14,02±10,9a	0,67±0,16a	0,06±0,07a
BR 3301	41,3±27,6ab	287±191a	155,25±106a	4,58±3,37a	0,32±0,41a	17,26±12,1a	0,40±0,27a	0,08±0,05a
NITROGÊNIO	51,15±6,05a	287±191a	172,5±117a	2,92±2,04a	0,09±0,06a	11,73±12,4a	0,45±0,3a	0,05±0,06a
	p<0,05	p>0,05	p>0,05	p>0,05	p>0,05	p>0,05	p>0,05	p>0,05
CV%	47.62	25.98	30.42	51.52	100.5	67.42	30.43	85.12

Médias seguidas das mesmas letras na coluna não diferem pelo teste de Tukey a 5% de significância.

CV: Coeficiente de variação.

Fonte: dados da pesquisa.

As variáveis relacionadas ao crescimento vegetativo e de trocas gasosas foliares das plantas de feijão foram submetidas à análise de correlação de Pearson's. Todas as variáveis biométricas apresentaram correlação significativa ($p < 0,05$) com as variáveis de trocas gasosas, sendo observada forte correlação entre o número de folhas e área foliar com as medidas de clorofila (SPAD), (Tabela 10).

A eficiência relativa apresentou correlação moderada com as variáveis vegetativas, massa seca da raiz, massa seca dos nódulos, número de nódulos, número de folhas e área foliar e com as variáveis de trocas gasosas, concentração externa de CO_2 , transpiração e fotossíntese (Tabela 10).

O número de nódulos mostrou correlação significativa ($p < 0,05$), positiva e moderada com as variáveis relacionadas à transpiração, condutância estomática e fotossíntese, fatores relevantes no desenvolvimento vegetativo da planta. O tamanho da raiz foi a variável com menor correlação com as demais variáveis, apresentando fraca correlação com a eficiência relativa e a massa seca da raiz (Tabela 10).

A altura da planta até o pecíolo exibiu forte correlação com o teor de clorofila nos tratamentos, e moderada correlação com as demais variáveis de trocas gasosas (Tabela 10). A área foliar revelou forte correlação com o teor de clorofila e moderada correlação com a transpiração, fotossíntese e eficiência de carboxilação.

Com base na relação entre o desempenho dos tratamentos com actinobactérias e rizóbios e os tratamentos comparativos com a cepa padrão BR3301 e o nitrogênio, foi realizado a análise de agrupamento para identificar a formação de grupos com características semelhantes.

A análise de cluster permitiu inferir sobre a formação de quatro grupos. Sendo que no primeiro grupo ficaram concentrados os tratamentos que mais se aproximaram dos valores apresentados pelo tratamento com a BR3301 (Figura 16) e no segundo ficou o tratamento com nitrogênio. O terceiro grupo foi formado por três tratamentos distintos (BR 3301, nitrogênio e rizóbios + actinobactérias). Enquanto no quarto grupo concentraram os tratamentos que apresentaram valores gerais nas variáveis menores do que os apresentados pelos tratamentos comparativos (BR3301 e nitrogênio).

Compondo o grupo 1 destacam-se os tratamentos L110UB05, L86UB05, L93UB11, L98UB11, L103UB11 e L108UB11, todos constituídos por rizóbios pertencentes ao gênero *Bradyrhizobium*, apresentando características fenotípicas distintas. Entre os seis tratamentos de actinobactérias e rizóbios no grupo um, quatro são constituídos pela cepa de actinobactéria UB11 (*Streptomyces* spp).

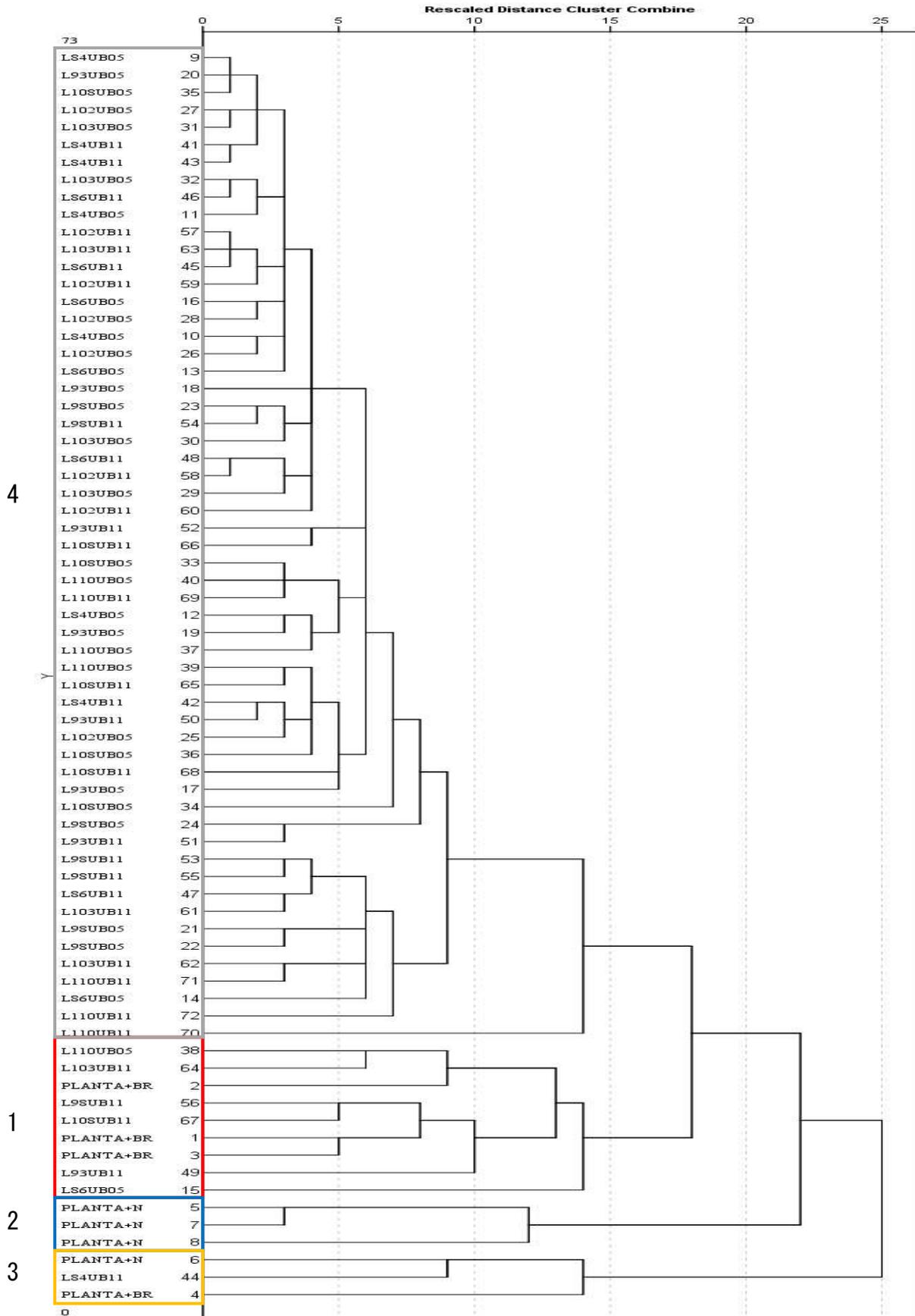
Tabela 10 – Coeficiente de correlação de Pearson entre as variáveis vegetativas, massa seca da parte aérea (MAS), tamanho da raiz (TR), massa seca da raiz (MSR), massa seca das folhas (MSF), massa seca dos nódulos (MSN), número de nódulos (NN), número de folhas (NF), altura até o pecíolo (AP), área foliar (AF) e eficiência relativa (ER), e de trocas gasosas foliares, clorofila (SPAD), concentração externa de CO₂ (Cref), concentração interna de CO₂ (Ci), transpiração (E), condutância estomática (gs), fotossíntese (A), razão entre a concentração externa e interna de CO₂ (Cref/Ci) e eficiência de carboxilação (A/Ci).

	MSA	TR	MSR	MSF	MSN	NN	NF	AP	AF	SPAD	Cref	Ci	E	gs	A	Ci/Cref	A/Ci	ER
MSA	1																	
TR	-0,02	1																
MSR	0,41*	0,18	1															
MSF	0,99*	-0,004	0,42*	1														
MSN	0,16	0,14	0,44*	0,19	1													
NN	0,19	0,17	0,04	0,21	0,55*	1												
NF	0,59*	0,15	0,45*	0,60*	0,41*	0,37*	1											
AP	0,70*	0,31*	0,26*	0,70*	0,34*	0,39*	0,57*	1										
AF	0,94*	-0,09	0,36*	0,94*	0,28*	0,28*	0,68*	0,72*	1									
SPAD	0,67*	-0,009	0,24*	0,68*	0,40*	0,40*	0,82*	0,62*	0,80*	1								
Cref	0,34*	0,64*	0,30*	0,35*	0,23*	0,23*	0,35*	0,63*	0,29*	0,25*	1							
Ci	0,16	0,64*	0,32*	0,17	0,22*	0,12	0,19	0,43*	0,09	0,07	0,85*	1						
E	0,29*	0,25*	0,26*	0,31*	0,57*	0,46*	0,61*	0,52*	0,40*	0,63*	0,50*	0,42*	1					
gs	0,24*	0,11	0,19	0,25*	0,51*	0,42*	0,53*	0,41*	0,36*	0,59*	0,26*	0,20	0,87*	1				
A	0,56*	0,07	0,22*	0,56*	0,36*	0,41*	0,66*	0,63*	0,68*	0,73*	0,38*	0,08	0,67*	0,69*	1			
Ci/Cref	0,16	0,64*	0,32	0,17	0,21*	0,12	0,19	0,43*	0,09	0,07	0,85*	0,99*	0,42*	0,19	0,08	1		
A/Ci	0,54*	0,003	0,17	0,54*	0,32*	0,38*	0,62*	0,60*	0,67*	0,70*	0,30*	-0,05	0,54*	0,56*	0,96*	-0,05	1	
ER	0,27*	0,38*	0,40*	0,30*	0,41*	0,50*	0,45*	0,43*	0,28*	0,33*	0,42*	0,30*	0,40*	0,38*	0,41*	0,30*	0,38*	1

*Correlação significativa, com $p < 0,05$.

Fonte: dados da pesquisa.

Figura 16 – Dendrograma dos 18 tratamentos.



Fonte: acervo do autor.

Os tratamentos do grupo 1 exibiram valores maiores ou próximos aos tratamentos com a BR3301 nas variáveis tamanho da raiz, massa seca da raiz, massa seca das folhas, massa seca dos nódulos, área foliar e SPAD, o que demonstra o perfil promissor desses micro-organismos na promoção de crescimento vegetal, em especial, nas condições naturais de interação em solo de áreas semiáridas das quais são nativas.

4.4 DISCUSSÃO

A interação de todas as cepas de rizóbios (*Bradyrhizobium* sp) com a actinobactéria *Micromonospora* sp (UB03) em substrato contendo xilana chama a atenção, haja vista que por ser um composto de natureza complexa, a actinobactéria capaz de metabolizar o substrato pode facilitar o acesso a recursos em outras situações não disponíveis, podendo, assim, conforme indicado por KALLENBACH *et al.* (2019), aumentar o *fitness* de ambas as espécies por meio de interações facilitadoras, como as de *cross-feeding* metabólico.

A ausência de enzimas pectinolíticas nas cepas de rizóbios testadas na coinoculação do presente estudo pode interferir no sucesso do processo de nodulação, uma vez que este mecanismo utiliza enzimas que destroem partes da parede celular vegetal e permitem a entrada e estabelecimento dos micro-organismos (ROBLEDO *et al.*, 2018; CARRO; MENÉNDEZ, 2020). A ação combinada de bactérias não simbióticas capazes de produzir enzimas extracelulares pectinolíticas com rizóbios incapazes de secretar essas enzimas, como os resultados apresentados aqui, pode representar uma característica adaptativa importante desses organismos favorecendo sua permanência em diferentes contextos nutricionais do solo.

O resultado desse estudo demonstrou a compatibilidade de actinobactérias solubilizadoras de fosfato com rizóbios incapazes de solubilizar este elemento em sua forma inorgânica. Esse fato sugere que essa interação em ambiente natural possa beneficiar o desenvolvimento de comunidades vegetais, colaborando na coexistência de diversos organismos vivos em ambiente natural onde haja limitação de compostos e substratos. Shade *et al.* (2012) salientam que a coocorrência positiva entre micro-organismos pode indicar condições ambientais comuns ou atividades cooperativas, como a facilitação por mecanismos metabólicos.

As características de compatibilidade entre espécies microbianas distintas apresentam-se como promissoras na construção de consórcios microbianos, seja pela capacidade de interação positiva ou pela soma de benefícios que podem proporcionar. Neste

sentido, Roell *et al.* (2019) afirmam que micro-organismos diferentes em consórcio devem crescer no mesmo ambiente e o crescimento de uma espécie não deve destruir os outros membros. Kumar e Dubey (2020) complementam que em ambiente natural essas interações devem potencializar a formação de associações com microbiomas circundantes, dada à magnitude e complexidade desses sistemas na natureza.

No presente trabalho, alguns atributos biométricos avaliados das plantas de feijão coinoculadas com cepas de actinobactérias e rizóbios, como tamanho da raiz, massa seca da raiz, número de nódulos e massa seca dos nódulos, mostraram indicadores maiores do que os registrados nas plantas inoculadas apenas com a cepa padrão BR3301. Em estudo realizado com coinoculação de *Bradyrhizobium elkani* e *Streptomyces griseoflavus* em plantas de soja, os autores também identificaram que o tratamento coinoculado produziu melhores resultados nos mesmos indicadores avaliados, quando comparados ao controle (HTWE *et al.*, 2018).

O processo de colonização microbiana pode ser facilitado pela ação combinada de actinobactérias e rizóbios em diferentes culturas vegetais (SAHUR *et al.*, 2018), essa observação foi identificada no presente estudo que indicou também que as trocas gasosas apresentaram forte relação positiva com os dados biométricos das plantas de feijão-caupi, haja vista que a atividade fotossintética das plantas, associada a fatores nutricionais do solo relaciona-se diretamente com o seu desenvolvimento vegetativo. Santana *et al.* (2020) observaram influência de bactérias promotoras de crescimento vegetal nas taxas de trocas gasosas de plantas de sorgo cultivadas no semiárido brasileiro em condição de estresse hídrico, resultado similar foi constatado com plantas de amendoim inoculadas com *Bradyrhizobium* (BARBOSA *et al.*, 2018).

Nossos resultados também fornecem evidências de que a inoculação e a coinoculação bacteriana influenciam positivamente as trocas gasosas e o desenvolvimento de plantas de feijão-caupi quando comparadas com o tratamento apenas com adição de nitrogênio.

Em outra pesquisa, Benito *et al.* (2017) ao avaliarem o processo de infecção de nódulos de leguminosas por cepas de *Micromonospora* sp em coinoculação com *Bradyrhizobium* sp, demonstraram que não houve inibição de crescimento das cepas de rizóbios pelas actinobactérias em cocultivo, o mesmo estudo mostrou ainda que a interação resultou em ganhos em atributos biométricos da planta. Esses resultados, assim como os apontados do presente estudo, confirmam que interações positivas entre micro-organismos, como a complementariedade no uso de recursos do meio em que se encontram, são

importantes para compreensão dos papéis que as comunidades microbianas desempenham no ambiente (EMBREE *et al.*, 2015).

Diante do exposto é válido salientar que como evidenciado por outras pesquisas, a utilização de consórcios microbianos para o estudo de interações metabólicas fortemente conectadas (PASCUAL-GÁRCIA; BONHOEFFER; BELL, 2020), se constitui como uma ferramenta importante, pois, ajuda a projetar e construir ecossistemas, permitindo investigar e compreender detalhes relevantes da dinâmica da comunidade (KONG *et al.*, 2018).

4.5 CONCLUSÃO

Cepas de rizóbios do gênero *Bradyrhizobium* foram capazes de crescer em cocultivo com cepas de actinobactérias dos gêneros *Streptomyces* e *Terrabacter*, demonstrando compatibilidade metabólica nos substratos pectina, xilana e trifosfato de cálcio. A coinoculação de actinobactérias do gênero *Streptomyces* e rizóbios do gênero *Bradyrhizobium* mostrou ser capaz de melhorar o desenvolvimento de atributos biométricos e de trocas gasosas em plantas de feijão-caupi. Foi observado que a associação microbiana de cepas com aptidões metabólicas diferentes permite a coexistência microbiana e facilita o desenvolvimento de comunidades circundantes.

REFERÊNCIAS

- ALVES, Daislany Andreia da Silva *et al.*. Produção de celulase e amilase por actinobactérias do semiárido brasileiro. **Revista Enciclopédia Biosfera**, v. 13, n. 24, p. 1303-1315, 2016.
- AMOR, Daniel Rodriguez; BELLO, Martina Dall. Bottom-up approaches to synthetic cooperation in microbial communities. **Life**, v. 9, n. 1, p. 22, 2019.
- ARAÚJO, Ademir Sérgio Ferreira *et al.*. Soil microbial properties and temporal stability in degraded and restored lands of Northeast Brazil. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 66, p. 175-181, 2013.
- BALDRIAN, Petr. Forest microbiome: diversity, complexity and dynamics. **FEMS Microbiology reviews**, v. 41, n. 2, p. 109-130, 2017.
- BARBOSA, D. D. *et al.*. Can *Bradyrhizobium* strains inoculation reduce water deficit effects on peanuts?. **World Journal of Microbiology and Biotechnology**, v. 34, n. 7, p. 87, 2018.
- BERGERSEN, F. J. *et al.*. Studies of natural populations and mutants of *Rhizobium* in the improvement of legume inoculants. **Plant and Soil**, v. 35, n. 1, p. 3-16, 1971.
- BRITO, Francisca Airlane Esteves de *et al.*. Actinobacteria from rhizospheric soil in the Caatinga biome. **Enciclopédia Biosfera**, v. 11, n. 21, p. 1992-2005, 2015.
- CAMPBELL, Kate *et al.*. Biochemical principles enabling metabolic cooperativity and phenotypic heterogeneity at the single cell level. **Current Opinion in Systems Biology**, v. 8, p. 97-108, 2018.
- CARRO, Lorena; MENÉNDEZ, Esther. Knock, knock-let the bacteria in: enzymatic potential of plant associated bacteria. In: **Molecular Aspects of Plant Beneficial Microbes in Agriculture**. Academic Press, p. 169-178, 2020.
- CUESTA, Gonzalo *et al.*. Isolation and identification of actinomycetes from a compost-amended soil with potential as biocontrol agents. **Journal of Environmental Management**, v. 95, p. S280-S284, 2012.
- DICENZO, George C. *et al.*. Multidisciplinary approaches for studying rhizobium–legume symbioses. **Canadian Journal of Microbiology**, v. 65, n. 1, p. 1-33, 2019.
- DOUGLAS, Angela E. The microbial exometabolome: ecological resource and architect of microbial communities. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 375, n. 1798, p. 20190250, 2020.
- D'SOUZA, Glen *et al.*. Ecology and evolution of metabolic cross-feeding interactions in bacteria. **Natural Product Reports**, v. 35, n. 5, p. 455-488, 2018.
- EMBREE, Mallory *et al.*. Networks of energetic and metabolic interactions define dynamics in microbial communities. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 50, p. 15450-15455, 2015.

FEITOZA, Rebeca Mendes *et al.*. Physiological and biochemistry diversity of Rhizobium strains from the semiarid. **Enciclopédia Biosfera**, v.11, n.21, p. 794-807, 2015.

FREILICH, Shiri *et al.*. Competitive and cooperative metabolic interactions in bacterial communities. **Nature Communications**, v. 2, n. 1, p. 1-7, 2011.

GERMERODT, Sebastian *et al.*. Pervasive selection for cooperative cross-feeding in bacterial communities. **PLoS Computational Biology**, v. 12, n. 6, p. e1004986, 2016.

GORLACH-LIRA, Krystyna; COUTINHO, Henrique DM. Population dynamics and extracellular enzymes activity of mesophilic and thermophilic bacteria isolated from semi-arid soil of northeastern Brazil. **Brazilian Journal of Microbiology**, v. 38, n. 1, p. 135-141, 2007.

GORTER, Florian A.; MANHART, Michael; ACKERMANN, Martin. Understanding the evolution of interspecies interactions in microbial communities. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 375, n. 1798, p. 20190256, 2020.

HARINDINTWALI, Jean Damascene; ZHOU, Jianli; YU, Xiaobin. Lignocellulosic crop residue composting by cellulolytic nitrogen-fixing bacteria: A novel tool for environmental sustainability. **Science of The Total Environment**, v. 715, p. 136912, 2020.

HOEK, Tim A. *et al.*. Resource availability modulates the cooperative and competitive nature of a microbial cross-feeding mutualism. **PLoS Biology**, v. 14, n. 8, p. e1002540, 2016.

HTWE, Aung Zaw *et al.*. Effects of co-inoculation of *Bradyrhizobium elkanii* BLY3-8 and *Streptomyces griseoflavus* P4 on Rj 4 soybean varieties. **Soil Science and Plant Nutrition**, v. 64, n. 4, p. 449-454, 2018.

JU, Wenliang *et al.*. Impact of co-inoculation with plant-growth-promoting rhizobacteria and rhizobium on the biochemical responses of alfalfa-soil system in copper contaminated soil. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v. 167, p. 218-226, 2019.

KALLENBACH, Cynthia M. *et al.*. Managing agroecosystems for soil microbial carbon use efficiency: ecological unknowns, potential outcomes, and a path forward. **Frontiers in Microbiology**, v. 10, p. 1146, 2019.

KONG, Wentao *et al.*. Designing microbial consortia with defined social interactions. **Nature Chemical Biology**, v. 14, n. 8, p. 821-829, 2018.

KUMAR, Ashwani; DUBEY, Anamika. Rhizosphere microbiome: Engineering bacterial competitiveness for enhancing crop production. **Journal of Advanced Research**, 2020.

MAESTRE, Fernando T. *et al.*. Increasing aridity reduces soil microbial diversity and abundance in global drylands. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 51, p. 15684-15689, 2015.

OLANREWaju, Oluwaseyi Samuel; BABALOLA, Olubukola Oluranti. *Streptomyces*: implications and interactions in plant growth promotion. **Applied Microbiology and Biotechnology**, v. 103, n. 3, p. 1179-1188, 2019.

- PASCUAL-GARCÍA, Alberto; BONHOEFFER, Sebastian; BELL, Thomas. Metabolically cohesive microbial consortia and ecosystem functioning. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 375, n. 1798, p. 20190245, 2020.
- PEREIRA, João Carlos; NEVES, Maria Cristina Prata; DROZDOWICZ, Adam. Influência da antibiose exercida por actinomicetos às estirpes de *Bradyrhizobium* spp., na nodulação da soja. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 34, n. 1, p. 99-108, 1999.
- PINHEIRO, M. S. *et al.*. Isolamento e seleção de estirpes de rizóbios nativas do semiárido tolerantes a estresses ambientais. **Enciclopédia Biosfera**, v. 10, n. 18, p. 2071-2082, 2014.
- ROBLEDO, Marta *et al.*. Heterologous expression of rhizobial CelC2 cellulase impairs symbiotic signaling and nodulation in *Medicago truncatula*. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, v. 31, n. 5, p. 568-575, 2018.
- ROELL, Garrett W. *et al.*. Engineering microbial consortia by division of labor. **Microbial Cell Factories**, v. 18, n. 1, p. 1-11, 2019.
- SAHUR, Asmiaty *et al.*. Effect of seed inoculation with actinomycetes and rhizobium isolated from indigenous soybean and rhizosphere on nitrogen fixation, growth, and yield of soybean. **International Journal of Agronomy**, v. 2018, 2018.
- SANTANA, Sheilla Rios Assis *et al.*. Inoculation of plant growth-promoting bacteria attenuates the negative effects of drought on sorghum. **Archives of Microbiology**, p. 1-10, 2020.
- SANTOS, Alexandra de Andrade *et al.*. Changes induced by co-inoculation in nitrogen-carbon metabolism in cowpea under salinity stress. **Brazilian Journal of Microbiology**, v. 49, n. 4, p. 685-694, 2018.
- SHADE, Ashley *et al.*. Fundamentals of microbial community resistance and resilience. **Frontiers in microbiology**, v. 3, p. 417, 2012.
- SILVA, Leandro Lopes *et al.*. Diversity of Rhizobium from conservation unity of National Ubajara Park in the state Ceará. **Enciclopédia Biosfera**, v.10, n.19, p. 2141-2157, 2014.
- SILVA, Valéria Maria Araújo *et al.*. Cross-feeding among soil bacterial populations: selection and characterization of potential bio-inoculants. **Journal of Agricultural Science**, v. 11, n. 5, p.23-34, 2019.
- SILVA, Jhon Lennon Bezerra *et al.*. Changes in the water resources, soil use and spatial dynamics of Caatinga vegetation cover over semiarid region of the Brazilian Northeast. **Remote Sensing Applications: Society and Environment**, v. 20, p. 100372, 2020.
- ZELEZNIAK, Aleksej *et al.*. Metabolic dependencies drive species co-occurrence in diverse microbial communities. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 20, p. 6449-6454, 2015.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

No presente estudo foi demonstrando que diferentes condições abióticas podem interferir no metabolismo microbiano de organismos coexistentes em ambiente natural de forma intrínseca ao substrato e ao micro-organismo.

A presença de compatibilidade metabólica entre actinobactérias e rizóbios evidencia a existência de processos cooperativos que podem favorecer a coexistência de micro-organismos em mesmo habitat, contribuindo para processos ecológicos importantes como a fixação biológica de nitrogênio, promoção de crescimento vegetal e ciclagem de nutrientes.

Este estudo apresenta caráter pioneiro ao investigar interações metabólicas positivas de facilitação entre micro-organismos oriundos de região semiárida brasileira.

REFERÊNCIAS

- AAMIR, Muhammad *et al.*. Co-inoculation with *Rhizobium* and plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) for inducing salinity tolerance in mung bean under field condition of semi-arid climate. **Asian Journal Agriculture and Biology**, v. 1, n. 1, p. 7-12, 2013.
- AHMAD, Maqshoof *et al.*. The combined application of rhizobial strains and plant growth promoting rhizobacteria improves growth and productivity of mung bean (*Vigna radiata* L.) under salt-stressed conditions. **Annals of Microbiology**, v. 62, p. 1321-1330, 2012.
- ALEXANDRE, Ana; OLIVEIRA, Solange. Response to temperature stress in rhizobia. **Critical Reviews in Microbiology**, v. 39, n.3, p. 219–228, 2013.
- ALLISON, Steven D.; MARTINY, Jennifer BH. Resistance, resilience, and redundancy in microbial communities. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 105, n. Supplement 1, p. 11512-11519, 2008.
- ALORI, Elizabeth Temitope *et al.*. Plant–archaea relationships: a potential means to improve crop production in arid and semi-arid regions. **World Journal of Microbiology and Biotechnology**, v. 36, n. 9, p. 1-10, 2020.
- ALVES, Daislany Andreia da Silva *et al.*. Produção de celulase e amilase por actinobactérias do semiárido brasileiro. **Revista Enciclopédia Biosfera**, v. 13, n. 24, p. 1303-1315, 2016.
- AMOR, Daniel Rodriguez; BELLO, Martina Dall. Bottom-up approaches to synthetic cooperation in microbial communities. **Life**, v. 9, n. 1, p. 22, 2019.
- ANWAR, Sumaira; ALI, Basharat; SAJID, Imran. Screening of rhizospheric actinomycetes for various *in-vitro* and *in-vivo* plant growth promoting (PGP) traits and for agroactive compounds. **Frontiers in Microbiology**, v. 7, p. 1334, 2016.
- ARAÚJO, Ademir Sérgio Ferreira *et al.*. Soil microbial properties and temporal stability in degraded and restored lands of Northeast Brazil. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 66, p. 175-181, 2013.
- ARNOSTI, Carol, *et al.*. Extracellular enzymes in terrestrial, freshwater, and marine environments: perspectives on system variability and common research needs. **Biogeochemistry**, v.117, n.1, p. 5-21, set. 2013.
- AYANGBENRO, Ayansina Segun; BABALOLA, Olubukola Oluranti. Reclamation of arid and semi-arid soils: The role of plant growth-promoting archaea and bacteria. **Current Plant Biology**, p. 100173, 2020.
- BALDRIAN, Petr. Forest microbiome: diversity, complexity and dynamics. **FEMS Microbiology reviews**, v. 41, n. 2, p. 109-130, 2017.
- BANDEIRA, Leonardo Lima *et al.*. Production of enzymes by actinobacteria from agricultural areas of the brazilian semi-arid region. **World Wide Journal of Multidisciplinary Research and Development**, p. 1.361, 2022.

- BARBERÁN, Albert *et al.*. Using network analysis to explore co-occurrence patterns in soil microbial communities. **The ISME Journal**, v. 6, n. 2, p. 343-351, 2012.
- BARBOSA, D. D. *et al.*. Can *Bradyrhizobium* strains inoculation reduce water deficit effects on peanuts?. **World Journal of Microbiology and Biotechnology**, v. 34, n. 7, p. 87, 2018.
- BARKA, Essaid Ait *et al.*. Taxonomy, physiology, and natural products of Actinobacteria. **Microbiology and Molecular Biology Reviews**, v. 80, n. 1, p. 1-43, 2016.
- BEDNARZ, Vanessa N. *et al.*. Diazotrophic community and associated dinitrogen fixation within the temperate coral *Oculina patagonica*. **Environmental Microbiology**, v. 21, n. 1, p. 480-495, 2019.
- BEHIE, Scott W. *et al.*. Molecules to ecosystems: Actinomycete natural products *in situ*. **Frontiers in Microbiology**, v. 7, p. 2149, 2017.
- BENHADJ, Mabrouka *et al.*. Screening of rare actinomycetes isolated from natural wetland ecosystem (Fetzara Lake, northeastern Algeria) for hydrolytic enzymes and antimicrobial activities. **Journal of King Saud University-Science**, v. 31, n. 4, p. 706-712, 2018.
- BENITO, Patricia *et al.*. Monitoring the colonization and infection of legume nodules by *Micromonospora* in co-inoculation experiments with rhizobia. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, p. 1, 2017.
- BERDUGO, Miguel *et al.*. Global ecosystem thresholds driven by aridity. **Science**, v. 367, n. 6479, p. 787-790, 2020.
- BERGERSEN, F. J. *et al.*. Studies of natural populations and mutants of *Rhizobium* in the improvement of legume inoculants. **Plant and Soil**, v. 35, n. 1, p. 3-16, 1971.
- BERRY, David; WIDDER, Stefanie. Deciphering microbial interactions and detecting keystone species with co-occurrence networks. **Frontiers in Microbiology**, v. 5, p. 219, 2014.
- BERTNESS, Mark D.; CALLAWAY, Ragan. Positive interactions in communities. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 9, n. 5, p. 191-193, 1994.
- BERTRAND, Annick *et al.*. Physiological and biochemical responses to salt stress of alfalfa populations selected for salinity tolerance and grown in symbiosis with salt-tolerant *Rhizobium*. **Agronomy**, v. 10, n. 4, p. 569, 2020.
- BHATTI, Asma Absar; HAQ, Shamsul; BHAT, Rouf Ahmad. Actinomycetes benefaction role in soil and plant health. **Microbial Pathogenesis**, v. 111, p. 458-467, 2017.
- BRAGA, Raíssa Mesquita; DOURADO, Manuella Nóbrega; ARAÚJO, Welington Luiz. Microbial interactions: ecology in a molecular perspective. **Brazilian Journal of Microbiology**, v. 47, p. 86-98, 2016.
- BRITO, Francisca Airline Esteves de *et al.*. Actinobacteria from rhizospheric soil in the Caatinga biome. **Enciclopédia Biosfera**, v. 11, n. 21, p. 1992-2005, 2015.

BRUNO, John F.; STACHOWICZ, John J.; BERTNESS, Mark D. Inclusion of facilitation into ecological theory. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 18, n. 3, p. 119-125, 2003.

CAMPBELL, Kate *et al.*. Biochemical principles enabling metabolic cooperativity and phenotypic heterogeneity at the single cell level. **Current Opinion in Systems Biology**, v. 8, p.97-108, 2018.

CARRO, Lorena; MENÉNDEZ, Esther. Knock, knock-let the bacteria in: enzymatic potential of plant associated bacteria. In: **Molecular Aspects of Plant Beneficial Microbes in Agriculture**. Academic Press, p. 169-178, 2020.

CASTAÑEDA-CISNEROS, Y. E. *et al.*. Isolation and selection of Streptomyces species from semi-arid agricultural soils and their potential as producers of xylanases and cellulases. **Current Microbiology**, p. 1-13, 2020.

CAVALIERE, Matteo *et al.*. Cooperation in microbial communities and their biotechnological applications. **Environmental Microbiology**, v. 19, n. 8, p. 2949-2963, 2017.

CHAURASIA, Anurag *et al.*. Actinomycetes: an unexplored microorganisms for plant growth promotion and biocontrol in vegetable crops. **World Journal of Microbiology and Biotechnology**, v. 34, p. 1-16, 2018.

CHEN, Sye Jinn *et al.*. Genome analysis of cellulose and hemicellulose degrading *Micromonospora* sp. CP22. **3 Biotech**, v. 10, n. 4, p. 1-10, 2020.

CHODAK, Marcin *et al.*. Soil chemical properties affect the reaction of forest soil bacteria to drought and rewetting stress. **Annals of Microbiology**, v. 65, n. 3, p.1627-1637, nov. 2014.

CLASSEN, Aimée T. *et al.*. Direct and indirect effects of climate change on soil microbial and soil microbial - plant interactions: What lies ahead?. **Ecosphere**, v. 6, n. 8, p. 1-21, 2015.

COMPANT, Stéphane *et al.*. A review on the plant microbiome: Ecology, functions, and emerging trends in microbial application. **Journal of Advanced Research**, v. 19, p. 29-37, 2019.

CREGGER, Melissa A. *et al.*. Response of the soil microbial community to changes in precipitation in a semiarid ecosystem. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 78, n. 24, p. 8587-8594, 2012.

CUESTA, Gonzalo *et al.*. Isolation and identification of actinomycetes from a compost-amended soil with potential as biocontrol agents. **Journal of Environmental Management**, v. 95, p. S280-S284, 2012.

CUNHA, Bartolomeu Bueno; ARAÚJO, Rogério César Pereira. Avaliação das pressões e ameaças ambientais sobre o Parque Nacional de Ubajara-Ceará: Uma perspectiva da efetividade de gestão. **REDE-Revista Eletrônica do Prodema**, v. 8, n.1, p. 46-66, 2014.

DA COSTA, Elaine Martins *et al.*. Efficient nitrogen-fixing bacteria isolated from soybean nodules in the semi-arid region of Northeast Brazil are classified as *Bradyrhizobium brasilense* (*Symbiovar sojae*). **Current Microbiology**, v. 77, n.8, p.1746-1755, 2020.

- DA SILVA, Jhon Lennon Bezerra *et al.*. Changes in the water resources, soil use and spatial dynamics of Caatinga vegetation cover over semiarid region of the Brazilian Northeast. **Remote Sensing Applications: Society and Environment**, v. 20, p. 100372, 2020.
- DANTAS, Jussara S. *et al.*. Interações entre grupos de microorganismos com a rizosfera. **Pesquisa Aplicada & Agrotecnologia**, v. 2, n. 2, p. 213-218. 2009.
- DAS, Payal; SOLANKI, Renu; KHANNA, Monisha. Isolation and screening of cellulolytic actinomycetes from diverse habitats. **International of Advanced Biotechnology and Research**, v.5, n.3, p. 438-451, 2014.
- DE ARAÚJO, Victor Lucas Vieira Prudêncio *et al.*. Bacteria from tropical semiarid temporary ponds promote maize growth under hydric stress. **Microbiological Research**, v. 240, p. 126564, 2020.
- DEKAK, Ahmed *et al.*. Phenotypic characterization of rhizobia nodulating legumes *Genista microcephala* and *Argyrolobium uniflorum* growing under arid conditions. **Journal of Advanced Research**, v. 14, p.35-42, 2018.
- DICENZO, George C. *et al.*. Multidisciplinary approaches for studying rhizobium–legume symbioses. **Canadian Journal of Microbiology**, v. 65, n. 1, p. 1-33, 2019.
- DONG, Rongshu *et al.*. High salt tolerance of a Bradyrhizobium strain and its promotion of the growth of *Stylosanthes guianensis*. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 18, n. 8, p. 1625, 2017.
- DOUGLAS, Angela E. The microbial exometabolome: ecological resource and architect of microbial communities. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 375, n. 1798, p. 20190250, 2020.
- D'SOUZA, Glen *et al.*. Ecology and evolution of metabolic cross-feeding interactions in bacteria. **Natural Product Reports**, v. 35, n. 5, p. 455-488, 2018.
- EISENHAUER, Nico *et al.*. Root biomass and exudates link plant diversity with soil bacterial and fungal biomass. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, p. 1-8, 2017.
- EMBREE, Mallory *et al.*. Networks of energetic and metabolic interactions define dynamics in microbial communities. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 50, p. 15450-15455, 2015.
- ERRAKHI, R.; LEBRIHI, A.; BARAKATE, M. *In vitro* and *in vivo* antagonism of actinomycetes isolated from Moroccan rhizospheric soils against *Sclerotium rolfsii*: a causal agent of root rot on sugar beet (*Beta vulgaris* L.). **Journal of Applied Microbiology**, v. 107, n. 2, p. 672-681, 2009.
- ETESAMI, Hassan; BEATTIE, Gwyn A.. Mining halophytes for plant growth-promoting halotolerant bacteria to enhance the salinity tolerance of non-halophytic crops. **Frontiers in Microbiology**, v. 9, p.1-20, 2018.

- ETESAMI, Hassan; MAHESHWARI, Dinesh K.. Use of plant growth promoting rhizobacteria (PGPRs) with multiple plant growth promoting traits in stress agriculture: Action mechanisms and future prospects. **Ecotoxicology And Environmental Safety**, v. 156, p.225-246, 2018.
- FEITOZA, Rebeca Mendes *et al.*. Physiological and biochemistry diversity of Rhizobium strains from the semiarid. **Enciclopédia Biosfera**, v.11, n.21, p. 794-807, 2015.
- FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, Antonio J. *et al.*. The rhizosphere microbiome of burned holm-oak: potential role of the genus *Arthrobacter* in the recovery of burned soils. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, p.1-12, 2017.
- FIERER, Noah. *et al.*. Cross-biome metagenomic analyses of soil microbial communities and their functional attributes. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 109, n. 52, p.21390-21395, dez. 2012.
- FIERER, Noah. Embracing the unknown: disentangling the complexities of the soil microbiome. **Nature Reviews Microbiology**, v. 15, n. 10, p.579-590, 2017.
- FIGUEIREDO, Marcia V. B. *et al.*. Alleviation of drought stress in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) by co-inoculation with *Paenibacillus polymyxa* and *Rhizobium tropici*. **Applied Soil Ecology**, v. 40, n. 1, p. 182-188, 2008.
- FLORENCIO, Camila; COURI, Sonia; FARINAS, Cristiane Sanchez. Correlation between agar plate screening and solid-state fermentation for the prediction of cellulase production by *Trichoderma* strains. **Enzyme Research**, v. 2012, p.1-7, 2012.
- FLORES-GALLEGOS, Adriana C.; NAVA-REYNA, Erika. Plant growth-promoting microbial enzymes. **Enzymes in Food Biotechnology**, p.521-534, 2019.
- FRANCO-CORREA, Marcela *et al.*. Evaluation of actinomycete strains for key traits related with plant growth promotion and mycorrhiza helping activities. **Applied Soil Ecology**, v. 45, n. 3, p.209-217, 2010.
- FREILICH, Shiri *et al.*. Competitive and cooperative metabolic interactions in bacterial communities. **Nature Communications**, v. 2, n. 1, p. 1-7, 2011.
- GALIBERT, Francis *et al.*. The composite genome of the legume symbiont *Sinorhizobium meliloti*. **Science**, v. 293, n. 5530, p. 668-672, 2001.
- GARBA, Ismail I.; BELL, Lindsay W.; WILLIAMS, Alwyn. Cover crop legacy impacts on soil water and nitrogen dynamics, and on subsequent crop yields in drylands: a meta-analysis. **Agronomy for Sustainable Development**, v. 42, n. 3, p. 34, 2022.
- GARCIA-FRANCO, Noelia *et al.*. Climate-smart soil management in semiarid regions. In: **Soil Management and Climate Change**. Academic Press, 2018. p. 349-368.
- GERMERODT, Sebastian *et al.*. Pervasive selection for cooperative cross-feeding in bacterial communities. **PLoS Computational Biology**, v. 12, n. 6, p. e1004986, 2016.

- GHOSH, Ranjan *et al.*. Role of phosphate solubilizing *Burkholderia* spp. for successful colonization and growth promotion of *Lycopodium cernuum* L. (Lycopodiaceae) in lateritic belt of Birbhum district of West Bengal, India. **Microbiological Research**, v. 183, p.80-91, 2016.
- GLICK, Bernard R. *et al.*. Plant growth-promoting bacteria: mechanisms and applications. **Scientifica**, v. 2012, 2012.
- GOLDFORD, Joshua E. *et al.*. Emergent simplicity in microbial community assembly. **Science**, v. 361, n. 6401, p. 469-474, 2018.
- GONDIM, Joaquim *et al.*. A seca atual no Semiárido nordestino - Impactos sobre os recursos hídricos. **Parcerias Estratégicas**, v. 22, n. 44, p. 277-300, 2017.
- GOPALAKRISHNAN, Subramaniam *et al.*. Evaluation of *Streptomyces* strains isolated from herbal vermicompost for their plant growth-promotion traits in rice. **Microbiological Research**, v. 169, n. 1, p. 40-48, 2014.
- GORLACH-LIRA, Krystyna; COUTINHO, Henrique DM. Population dynamics and extracellular enzymes activity of mesophilic and thermophilic bacteria isolated from semi-arid soil of northeastern Brazil. **Brazilian Journal of Microbiology**, v. 38, n. 1, p. 135-141, 2007.
- GORTER, Florian A.; MANHART, Michael; ACKERMANN, Martin. Understanding the evolution of interspecies interactions in microbial communities. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 375, n. 1798, p. 20190256, 2020.
- GRANGE, Luciana; HUNGRIA, Mariangela. Genetic diversity of indigenous common bean (*Phaseolus vulgaris*) rhizobia in two Brazilian ecosystems. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 36, n. 9, p. 1389-1398, 2004.
- GROVER, Minakshi *et al.*. Actinomycetes as mitigators of climate change and abiotic stress. **Plant growth promoting actinobacteria: A new avenue for enhancing the productivity and soil fertility of grain legumes**, p. 203-212, 2016.
- GRZADZIEL, Jaroslaw. Functional redundancy of soil microbiota – does more always mean better?. **Polish Journal of Soil Science**, v.1, p. 75-81, 2017.
- HAKIM, Sughra *et al.*. Rhizosphere engineering with plant growth-promoting microorganisms for agriculture and ecological sustainability. **Frontiers in Sustainable Food Systems**, v. 5, p. 617157, 2021.
- HALL, Ed. K. *et al.*. Understanding how microbiomes influence the systems they inhabit. **Nature Microbiology**, v. 3, n. 9, p. 977-982, 2018.
- HAMMARLUND, Sarah P.; HARCOTBE, William R. Refining the stress gradient hypothesis in a microbial community. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 116, n. 32, p. 15760-15762, 2019.

HANKIN, L.; ANAGNOSTAKIS, S. L.. Solid media containing carboxymethylcellulose to detect cellulase activity of micro-organisms. **Journal of General Microbiology**, v. 98, n. 1, p.109-115, 1977.

HARA, Francisco Adilson dos Santos; OLIVEIRA, Luiz Antônio de. Características fisiológicas e ecológicas de isolados de rizóbios oriundos de solos ácidos e álicos de Presidente Figueiredo, Amazonas. **Acta Amazônica**, v. 34, n. 2, 343-357, 2004.

HARINDINTWALI, Jean Damascene; ZHOU, Jianli; YU, Xiaobin. Lignocellulosic crop residue composting by cellulolytic nitrogen-fixing bacteria: A novel tool for environmental sustainability. **Science of The Total Environment**, v. 715, p. 136912, 2020.

HAYAT, Rifat *et al.*. Soil beneficial bacteria and their role in plant growth promotion: a review. **Annals of Microbiology**, v. 60, n. 4, p.579-598, 2010.

HERNANDEZ, Damian J. *et al.*. Environmental stress destabilizes microbial networks. **The ISME Journal**, v. 15, n. 6, p. 1722-1734, 2021.

HINSINGER, Philippe *et al.*. Rhizosphere: biophysics, biogeochemistry and ecological relevance. **Plant Soil**, v. 321, p.117-152, 2009.

HOEK, Tim A. *et al.*. Resource availability modulates the cooperative and competitive nature of a microbial cross-feeding mutualism. **PLoS Biology**, v. 14, n. 8, p. e1002540, 2016.

HTWE, Aung Zaw *et al.*. Effects of co-inoculation of *Bradyrhizobium elkanii* BLY3-8 and *Streptomyces griseoflavus* P4 on Rj 4 soybean varieties. **Soil Science and Plant Nutrition**, v. 64, n. 4, p. 449-454, 2018.

IBAMA (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e Recursos Naturais Renováveis). **Plano operativo de prevenção e combate aos incêndios florestais do Parque Nacional de Ubajara**, 2006. Disponível em:
http://www.ibama.gov.br/phocadownload/prevfogo/planos_operativos/12-parque_nacional_de_ubajara-ce.pdf

ILANGUMARAN, Gayathri; SMITH, Donald L. Plant growth promoting rhizobacteria in amelioration of salinity stress: a systems biology perspective. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p. 1768, 2017.

JU, Wenliang *et al.*. Impact of co-inoculation with plant-growth-promoting rhizobacteria and rhizobium on the biochemical responses of alfalfa-soil system in copper contaminated soil. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v. 167, p. 218-226, 2019.

JU, Wenliang *et al.*. Co-inoculation effect of plant-growth-promoting rhizobacteria and rhizobium on EDDS assisted phytoremediation of Cu contaminated soils. **Chemosphere**, v. 254, p. 126724, 2020.

KALLENBACH, Cynthia M. *et al.*. Managing agroecosystems for soil microbial carbon use efficiency: ecological unknowns, potential outcomes, and a path forward. **Frontiers in Microbiology**, v. 10, p. 1146, 2019.

KAUSHAL, Manoj; WANI, Suhas P. Rhizobacterial-plant interactions: strategies ensuring plant growth promotion under drought and salinity stress. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 231, p. 68-78, 2016.

KAVAMURA, Vanessa Nessner *et al.*. The role of species turnover in structuring bacterial communities in a local scale in the cactus rhizosphere. **Plant and Soil**, v. 425, n. 1-2, p. 101-112, 2018.

KIM, Kangmin *et al.*. Alleviation of salt stress by *Enterobacter* sp. EJ01 in tomato and *Arabidopsis* is accompanied by Up-regulation of conserved salinity responsive factors in plants. **Molecules And Cells**, v. 37, n. 2, p.109-117, 2014.

KONG, Wentao *et al.*. Designing microbial consortia with defined social interactions. **Nature Chemical Biology**, v. 14, n. 8, p. 821-829, 2018.

KONG, Zhaoyu; LIU, Hongguang. Modification of rhizosphere microbial communities: A possible mechanism of plant growth promoting rhizobacteria enhancing plant growth and fitness. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, p. 920813, 2022.

KUKLINSKY - SOBRAL, Júlia *et al.*. Isolation and characterization of soybean - associated bacteria and their potential for plant growth promotion. **Environmental Microbiology**, v. 6, n. 12, p. 1244-1251, 2004.

KUMAR, Ashwani; DUBEY, Anamika. Rhizosphere microbiome: Engineering bacterial competitiveness for enhancing crop production. **Journal of Advanced Research**, 2020.

KUMAR, Vijay *et al.*. Screening of actinomycetes from earthworm castings for their antimicrobial activity and industrial enzymes. **Brazilian Journal of Microbiology**, v. 43, n. 1, p. 205-214, 2012.

KURAMAE, Eiko E. *et al.*. Soil characteristics more strongly influence soil bacterial communities than land-use type. **Fems Microbiology Ecology**, v. 79, n. 1, p.12-24, 2011.

KUZYAKOV, Yakov; RAZAVI, Bahar S. Rhizosphere size and shape: Temporal dynamics and spatial stationarity. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 135, p. 343-360, 2019.

LACERDA JÚNIOR, Gileno V. *et al.*. Potential of semiarid soil from Caatinga biome as a novel source for mining lignocellulose-degrading enzymes. **Fems Microbiology Ecology**, v. 93, n. 2, p.1-15, 2017.

LACERDA-JÚNIOR, Gileno V. *et al.*. Land use and seasonal effects on the soil microbiome of a Brazilian dry forest. **Frontiers in Microbiology**, v. 10, p. 648, 2019.

LAL, Rattan. Carbon sequestration in dryland ecosystems. **Environmental Management**, v. 33, p. 528-544, 2004.

LASUDEE, Krisana *et al.*. Actinobacteria associated with arbuscular mycorrhizal *Funneliformis mosseae* spores, taxonomic characterization and their beneficial traits to plants: evidence obtained from mung bean (*Vigna radiata*) and thai jasmine rice (*Oryza sativa*). **Frontiers in Microbiology**, v. 9, p.1-18, 2018.

LATZ, Ellen *et al.*. Unravelling linkages between plant community composition and the pathogen-suppressive potential of soils. **Scientific Reports**, v. 6, n. 1, p.1-10, 2016.

LAW, Jodi Woan-Fei *et al.*. The rising of “Modern Actinobacteria” era. **Progress in Microbes & Molecular Biology**, v. 3, n. 1, 2020.

LAWRENCE, Diane *et al.*. Species interactions alter evolutionary responses to a novel environment. **PLoS Biology**, v. 10, n. 5, p. e1001330, 2012.

LE, Xuyen H. *et al.*. Isolation and characterisation of endophytic actinobacteria and their effect on the early growth and nodulation of lucerne (*Medicago sativa* L.). **Plant and Soil**, v. 405, n. 1-2, p.13-24, 2016.

LIMA, José Vínicius Leite *et al.*. Characterization of actinobacteria from the semiarid region, and their antagonistic effect on strains of rhizobia. **African Journal of Biotechnology**, v. 16, n.11, p. 499-507, 2017.

LING, Ning; WANG, Tingting; KUZYAKOV, Yakov. Rhizosphere bacteriome structure and functions. **Nature Communications**, v. 13, n. 1, p. 836, 2022.

LLADÓ, Salvador; LÓPEZ-MONDÉJAR, Rubén; BALDRIAN, Petr. Forest soil bacteria: diversity, involvement in ecosystem processes, and response to global change. **Microbiology and Molecular Biology Reviews**, v. 81, n. 2, p. e00063-16, 2017.

LONGATTI, Silvia Maria de Oliveira *et al.*. Evaluation of plant growth-promoting traits of *Burkholderia* and *Rhizobium* strains isolated from Amazon soils for their co-inoculation in common bean. **African Journal of Microbiology Research**, v. 7, n. 11, p.948-959, mar. 2013.

LOPES, Jessica *et al.*. Produção de enzimas hidrolíticas extracelulares por actinobactérias oriundas do solo e serrapilheira de região semiárida. **Enciclopédia Biosfera**, v. 15, n. 27, 2018.

LOUCA, Stilianos *et al.*. Function and functional redundancy in microbial systems. **Nature Ecology & Evolution**, v. 2, n. 6, p. 936-943, 2018.

LU, Junkun *et al.*. Co-existence of rhizobia and diverse non-rhizobial bacteria in the rhizosphere and nodules of *Dalbergia odorifera* seedlings inoculated with *Bradyrhizobium elkanii*, *Rhizobium multihospitium* - like and *Burkholderia pyrrocinia* - like strains. **Frontiers in Microbiology**, v. 8, p. 2255, 2017.

MABROUK, M. I.; SALEH, N. M. Molecular identification and characterization of antimicrobial active actinomycetes strains from some Egyptian soils. **DNA**, v. 11, p. 12, 2014.

MAESTRE, Fernando T. *et al.*. Refining the stress - gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. **Journal of Ecology**, v. 97, n. 2, p. 199-205, 2009.

MAESTRE, Fernando T.; SALGUERO-GÓMEZ, Roberto; QUERO, José L. It is getting hotter in here: determining and projecting the impacts of global environmental change on

drylands. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 367, n. 1606, p. 3062-3075, 2012.

MAESTRE, Fernando T. *et al.*. Increasing aridity reduces soil microbial diversity and abundance in global drylands. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 51, p. 15684-15689, 2015.

MAHMOUD, Huda M.; KALENDAR, Aisha A. Coral-associated actinobacteria: diversity, abundance, and biotechnological potentials. **Frontiers in Microbiology**, v. 7, p. 204, 2016.

MALIK, Ashish A. *et al.*. Defining trait-based microbial strategies with consequences for soil carbon cycling under climate change. **The ISME Journal**, v. 14, n. 1, p. 1-9, 2020.

MARASCO, Ramona *et al.*. Diamonds in the rough: Dryland microorganisms are ecological engineers to restore degraded land and mitigate desertification. **Microbial Biotechnology**, 2023.

MARENGO, Jose A.; TORRES, Roger Rodrigues; ALVES, Lincoln Muniz. Drought in Northeast Brazil - past, present, and future. **Theoretical and Applied Climatology**, v. 129, p. 1189-1200, 2017.

MARENGO, Jose A. *et al.*. Assessing drought in the drylands of northeast Brazil under regional warming exceeding 4°C. **Natural Hazards**, v. 103, p. 2589-2611, 2020.

MARTÍNEZ-ROMERO, Esperanza. Coevolution in Rhizobium-legume symbiosis?. **DNA and Cell Biology**, v. 28, n. 8, p. 361-370, 2009.

MARTINS, Claudia Miranda *et al.*. Rhizobial diversity from stem and root nodules of *Discolobium* and *Aeschynomene*. **Acta Scientiarum Agronomy**, v. 37, p. 163-170, 2015.

MENDOZA-SUÁREZ, Marcela *et al.*. Competition, nodule occupancy, and persistence of inoculant strains: key factors in the *rhizobium*-legume symbioses. **Frontiers in Plant Science**, v. 12, p. 690567, 2021.

MENESES, Ana Clarice Melo de Azevedo *et al.*. Profile rhizobia strains of enzyme isolated from a Ceará semiarid region. **Enciclopédia Biosfera**, v.13, n.24, p. 1223-1275, 2016.

MILLÁN-AGUIÑAGA, Natalie *et al.*. Awakening ancient polar Actinobacteria: diversity, evolution and specialized metabolite potential. **Microbiology**, v. 165, n. 11, p. 1169-1180, 2019.

MINOTTO, Elisandra *et al.*. Enzyme characterization of endophytic actinobacteria isolated from tomato plants. **Journal of Advanced Scientific Research**, v. 5, n. 2, p. 16-13, 2014.

MIRANDA - SÁNCHEZ, Fabiola; RIVERA, Javier; VINUESA, Pablo. Diversity patterns of *Rhizobiaceae* communities inhabiting soils, root surfaces and nodules reveal a strong selection of rhizobial partners by legumes. **Environmental Microbiology**, v. 18, n. 8, p. 2375-2391, 2016.

MOHAMMADIPANAH, Fatemeh; WINK, Joachim. Actinobacteria from arid and desert habitats: diversity and biological activity. **Frontiers in Microbiology**, v. 6, p.1-10, 2016.

MOHANRAM, Saritha; KUMAR, Praveen. Rhizosphere microbiome: revisiting the synergy of plant-microbe interactions. **Annals of Microbiology**, v. 69, p. 307-320, 2019.

MOREIRA, Helena *et al.*. Phytomanagement of Cd-contaminated soils using maize (*Zea mays* L.) assisted by plant growth-promoting rhizobacteria. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 21, p. 9742-9753, 2014.

MORRIS, J. Jeffrey *et al.*. Facilitation of robust growth of *Prochlorococcus* colonies and dilute liquid cultures by “helper” heterotrophic bacteria. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 74, n. 14, p. 4530-4534, 2008.

MUKHTAR, Salma; MEHNAZ, Samina; MALIK, Kauser Abdulla. Microbial diversity in the rhizosphere of plants growing under extreme environments and its impact on crop improvement. **Environmental Sustainability**, v. 2, n. 3, p. 329-338, 2019.

NARDI, Pierfrancesco *et al.*. Biological nitrification inhibition in the rhizosphere: determining interactions and impact on microbially mediated processes and potential applications. **FEMS Microbiology Reviews**, v. 44, n. 6, p. 874-908, 2020.

NAUTIYAL, C. Shekhar *et al.*. Stress induced phosphate solubilization in bacteria isolated from alkaline soils. **FEMS Microbiology Letters**, v. 182, n. 2, p. 291-296, 2000.

NAYLOR, Dan; COLEMAN-DERR, Devin. Drought stress and root-associated bacterial communities. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p.1-16, 2018.

NUNES, Gérsika Fakirra de Oliveira *et al.*. Polyphasic characterization of forage legumes root nodule bacteria isolated from semiarid region in Brazil. **Revista de Ciências Agrárias**, v. 41, n. 3, p. 612-624, 2018.

OLANREWaju, Oluwaseyi Samuel; GLICK, Bernard R.; BABALOLA, Olubukola Oluranti. Mechanisms of action of plant growth promoting bacteria. **World Journal of Microbiology and Biotechnology**, v. 33, p. 1-16, 2017.

OLANREWaju, Oluwaseyi Samuel; BABALOLA, Olubukola Oluranti. *Streptomyces*: implications and interactions in plant growth promotion. **Applied Microbiology and Biotechnology**, v. 103, n. 3, p. 1179-1188, 2019.

ONISHCHUK, O. P.; VOROBYOV, N. I.; PROVOROV, N. A. Nodulation competitiveness of nodule bacteria: genetic control and adaptive significance. **Applied biochemistry and microbiology**, v. 53, p. 131-139, 2017.

OUFDOU, K. *et al.*. Symbiotic rhizobacteria for improving of the agronomic effectiveness of phosphate fertilizers. **Procedia Engineering**, v. 138, p. 325-331, 2016.

PACCHIONI, Ralfo G. *et al.*. Taxonomic and functional profiles of soil samples from Atlantic forest and Caatinga biomes in northeastern Brazil. **Microbiologyopen**, v. 3, n. 3, p.299-315, 2014.

- PACHECO, Alan R.; MOEL, Mauricio; SEGRÈ, Daniel. Costless metabolic secretions as drivers of interspecies interactions in microbial ecosystems. **Nature Communications**, v. 10, n. 1, p. 103, 2019.
- PANDE, Samay *et al.*. Fitness and stability of obligate cross-feeding interactions that emerge upon gene loss in bacteria. **The ISME Journal**, v. 8, n. 5, p. 953-962, 2014.
- PASCUAL-GARCÍA, Alberto; BONHOEFFER, Sebastian; BELL, Thomas. Metabolically cohesive microbial consortia and ecosystem functioning. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 375, n. 1798, p. 20190245, 2020.
- PASTERNAK, Zohar *et al.*. Spatial and temporal biogeography of soil microbial communities in arid and semiarid regions. **PLoS One**, v. 8, n. 7, p. e69705, 2013.
- PATHALAM, Ganesan *et al.*. Isolation and molecular characterization of actinomycetes with antimicrobial and mosquito larvicidal properties. **Beni-Suef University Journal of Basic and Applied Sciences**, v. 6, n. 2, p. 209-217, 2017.
- PAUL, Dipak; SINHA, Sankar Narayan. Isolation and characterization of phosphate solubilizing bacterium *Pseudomonas aeruginosa* KUPSB12 with antibacterial potential from river Ganga, India. **Annals of Agrarian Science**, v. 15, n. 1, p.130-136, mar. 2017.
- PEREIRA, João Carlos; NEVES, Maria Cristina Prata; DROZDOWICZ, Adam. Influência da antibiose exercida por actinomicetos às estirpes de *Bradyrhizobium* spp., na nodulação da soja. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 34, n. 1, p. 99-108, 1999.
- PEREIRA, Marsílvio G. *et al.*. Interações entre fungos micorrízicos arbusculares, rizóbio e actinomicetos na rizosfera de soja. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 17, p. 1249-1256, 2013.
- PÉREZ-GUZMÁN, Lumarie *et al.*. Resilience of the microbial communities of semiarid agricultural soils during natural climatic variability events. **Applied Soil Ecology**, v. 149, p. 103487, 2020.
- PICCARDI, Philippe; VESSMAN, Björn; MITRI, Sara. Toxicity drives facilitation between 4 bacterial species. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 116, n. 32, p. 15979-15984, 2019.
- PIKOVSKAYA, R. I. Mobilization of phosphorus in soil in connection with vital activity of some microbial species. **Mikrobiologiya**, v. 17, p. 362-370, 1948.
- PINHEIRO, M. S. *et al.*. Isolamento e seleção de estirpes de rizóbios nativas do semiárido tolerantes a estresses ambientais. **Enciclopédia Biosfera**, v. 10, n. 18, p. 2071-2082, 2014.
- PONOMAROVA, Olga; PATIL, Kiran Raosaheb. Metabolic interactions in microbial communities: untangling the Gordian knot. **Current Opinion in Microbiology**, v. 27, p. 37-44, 2015.

PRIYADHARSINI, Palanisamy; DHANASEKARAN, Dharmadurai. Diversity of soil allelopathic Actinobacteria in Tiruchirappalli district, Tamilnadu, India. **Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences**, v. 14, n. 1, p. 54-60, 2015.

PUGNAIRE, Francisco I. *et al.*. Climate change effects on plant-soil feedbacks and consequences for biodiversity and functioning of terrestrial ecosystems. **Science Advances**, v. 5, n. 11, p. 1-11, 2019.

PUISSANT, Jérémy *et al.*. The pH optimum of soil exoenzymes adapt to long term changes in soil pH. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 138, n. 9, p. 107601, 2019.

QIN, Sheng *et al.*. Actinobacteria in special and extreme habitats: diversity, function roles and environmental adaptations. **Frontiers in Microbiology**, v. 10, p. 944, 2019.

QUIZA, Liliana; ST-ARNAUD, Marc; YERGEAU, Etienne. Harnessing phytomicrobiome signaling for rhizosphere microbiome engineering. **Frontiers in Plant Science**, v. 6, p. 507, 2015.

RAHMAN, M. *et al.*. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi, rhizobium and phosphorus on mungbean (*Vigna radiata*) in saline soil. **Bangladesh Journal of Agricultural Research**, v. 44, n. 1, p. 153-165, 2019.

RAIESI, Fayeze; SADEGHI, Ellham. Interactive effect of salinity and cadmium toxicity on soil microbial properties and enzyme activities. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v. 168, p.221-229, 2019.

RAINEY, Paul B.; QUISTAD, Steven D. Toward a dynamical understanding of microbial communities. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 375, n. 1798, p. 20190248, 2020.

RAJAGOPAL, Gobalakrishnan; KANNAN, Sivakumar. Systematic characterization of potential cellulolytic marine actinobacteria *Actinoalloteichus* sp. MHA15. **Biotechnology Reports**, v. 13, p. 30-36, 2017.

RAMANJANEYULU, G. *et al.*. Xylanase-producing microflora in Eastern Ghats of Andhra Pradesh, India. **Journal of Forestry Research**, v. 28, n. 2, p. 291-298, 2017.

RATHI, Sonam *et al.*. Selection of *Bradyrhizobium* or *Ensifer* symbionts by the native Indian caesalpinoid legume *Chamaecrista pumila* depends on soil pH and other edaphic and climatic factors. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 94, n. 11, p. fyy180, 2018.

REN, Chengjie *et al.*. Differential responses of soil microbial biomass and carbon-degrading enzyme activities to altered precipitation. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 115, p. 1-10, 2017.

ROBLEDO, Marta *et al.*. Heterologous expression of rhizobial CelC2 cellulase impairs symbiotic signaling and nodulation in *Medicago truncatula*. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, v. 31, n. 5, p. 568-575, 2018.

ROELL, Garrett W. *et al.*. Engineering microbial consortia by division of labor. **Microbial Cell Factories**, v. 18, n. 1, p. 1-11, 2019.

SAHUR, Asmiaty *et al.*. Effect of seed inoculation with actinomycetes and rhizobium isolated from indigenous soybean and rhizosphere on nitrogen fixation, growth, and yield of soybean. **International Journal of Agronomy**, v. 2018, 2018.

SAIDI, Samira *et al.*. Improvement of *Medicago sativa* crops productivity by the co-inoculation of *Sinorhizobium meliloti* – actinobacteria under salt stress. **Current Microbiology**, v. 78, p. 1344-1357, 2021.

SAMPAIO, C. R. *et al.*. Screening of a soil bacteria collection for the production of alkali thermostable xylanases. **Journal of Agricultural Science**, v. 10, n. 8, 2018.

SANTANA, Sheilla Rios Assis *et al.*. Inoculation of plant growth-promoting bacteria attenuates the negative effects of drought on sorghum. **Archives of Microbiology**, p. 1-10, 2020.

SANTOS, Adailson Feitoza Jesus *et al.*. Cacti-associated rhizobacteria from Brazilian Caatinga biome induce maize growth promotion and alleviate abiotic stress. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v. 15, n. 3, p. 1-10, 2020.

SANTOS, Alexandra de Andrade *et al.*. Changes induced by co-inoculation in nitrogen–carbon metabolism in cowpea under salinity stress. **Brazilian Journal of Microbiology**, v. 49, n. 4, p. 685-694, 2018.

SANTOYO, Gustavo *et al.*. Plant growth-promoting bacterial endophytes. **Microbiological Research**, v. 183, p. 92-99, 2016.

SANTOYO, Gustavo *et al.*. The role of abiotic factors modulating the plant-microbe-soil interactions: toward sustainable agriculture. A review. **Spanish Journal of Agricultural Research**, v. 15, n. 1, p. 13, 2017.

SATHYA, Arumugam; VIJAYABHARATHI, Rajendran; GOPALAKRISHNAN, Subramaniam. Plant growth-promoting actinobacteria: a new strategy for enhancing sustainable production and protection of grain legumes. **3 Biotech**, v. 7, p. 1-10, 2017.

SCHMIDT, Ruth *et al.*. Microbe-driven chemical ecology: past, present and future. **The ISME Journal**, v. 13, n. 11, p. 2656-2663, 2019.

SELIM, Samy *et al.*. Actinobacterium isolated from a semi-arid environment improves the drought tolerance in maize (*Zea mays* L.). **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 142, p. 15-21, 2019.

SENA, Pâmella Thalita Souza *et al.*. Molecular, physiological, and symbiotic characterization of cowpea rhizobia from soils under different agricultural systems in the semiarid region of Brazil. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, v. 20, p. 1178-1192, 2020.

SHADE, Ashley *et al.*. Fundamentals of microbial community resistance and resilience. **Frontiers in microbiology**, v. 3, p. 417, 2012.

- SHARMA, Seema B. *et al.*. Phosphate solubilizing microbes: sustainable approach for managing phosphorus deficiency in agricultural soils. **SpringerPlus**, v. 2, n. 1, p. 587, 2013.
- SHI, Shaohua *et al.*. Response of microbial communities and enzyme activities to amendments in saline-alkaline soils. **Applied Soil Ecology**, v. 135, p.16-24, 2019.
- SHIRLING, E.B.T.; GOTTLIEB, D. Methods for characterization of *Streptomyces* species1. **International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology**, v. 16, n. 3, p. 313-340, 1966.
- SHIVLATA, L.; SATYANARAYANA, Tulasi. Thermophilic and alkaliphilic Actinobacteria: biology and potential applications. **Frontiers in Microbiology**, v. 6, p.1-29, 2015.
- SILVA, Jhon Lennon Bezerra *et al.*. Changes in the water resources, soil use and spatial dynamics of Caatinga vegetation cover over semiarid region of the Brazilian Northeast. **Remote Sensing Applications: Society and Environment**, v. 20, p. 100372, 2020.
- SILVA, Leandro Lopes *et al.*. Diversity of Rhizobium from conservation unity of National Ubajara Park in the state Ceará. **Enciclopédia Biosfera**, v.10, n.19, p. 2141-2157, 2014.
- SILVA, Valéria Maria Araújo *et al.*. Atividade enzimática de actinobactérias do semiárido. **Revista Brasileira de Geografia Física**, v. 8, p. 560-572, 2015.
- SILVA, Valéria Maria Araujo *et al.*. Cross-Feeding Among Soil Bacterial Populations: Selection and Characterization of Potential Bio-inoculants. **Journal of Agricultural Science**, v. 11, n. 5, p.23-34, 2019.
- SMITH, Nick W. *et al.*. The classification and evolution of bacterial cross-feeding. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 7, p. 153, 2019.
- SONG, Ho-kyung *et al.*. Environmental filtering of bacterial functional diversity along an aridity gradient. **Scientific Reports**, v. 9, n. 1, p.1-10, 2019.
- SONG, Hyun-Seob *et al.*. Mathematical modeling of microbial community dynamics: a methodological review. **Processes**, v. 2, n. 4, p. 711-752, 2014.
- SONG, Zilin; LIU, Guobin; ZHANG, Chao. Response of rhizosphere microbial communities to plant succession along a grassland chronosequence in a semiarid area. **Journal of Soils and Sediments**, v. 19, n. 5, p. 2496-2508, 2019.
- SOUSA, Carla da Silva; SOARES, Ana Cristina Fermino; GARRIDO, Marlon da Silva. Characterization of streptomycetes with potential to promote plant growth and biocontrol. **Scientia Agricola**, v. 65, p. 50-55, 2008.
- SUDIANA, I. Made *et al.*. Growth inhibition of *Fusarium solani* and *F. oxysporum* by *Streptomyces sasae* TG01, and its ability to solubilize insoluble phosphate. **Biodiversitas Journal of Biological Diversity**, v. 21, n. 2, 2020.

- TAILLEFUMIER, Thibaud *et al.*. Microbial consortia at steady supply. **Elife**, v. 6, p. e22644, 2017.
- TAKETANI, Rodrigo Gouvêa *et al.*. Dry season constrains bacterial phylogenetic diversity in a semi-arid rhizosphere system. **Microbial Ecology**, v. 73, p. 153-161, 2017.
- TALAMANTES, Darrian *et al.*. Natural diversity of cellulases, xylanases, and chitinases in bacteria. **Biotechnology for biofuels**, v. 9, n. 1, p. 133, 2016.
- TEIXEIRA, P. C. *et al.*. Manual de métodos de análise de solo. 3ª edição revista e atualizada. Brasília, DF: **EMBRAPA**. 573, 2017.
- TRIVEDI, Pankaj *et al.*. Plant - microbiome interactions: from community assembly to plant health. **Nature Reviews Microbiology**, v. 18, n. 11, p. 607-621, 2020.
- TRIVEDI, Pankaj *et al.*. Plant - microbiome interactions under a changing world: Responses, consequences and perspectives. **New Phytologist**, v. 234, n. 6, p. 1951-1959, 2022.
- VAN BERGEIJK, Doris A. *et al.*. Ecology and genomics of Actinobacteria: new concepts for natural product discovery. **Nature Reviews Microbiology**, p. 1-13, 2020.
- VAN HOEK, Milan JA; MERKS, Roeland MH. Emergence of microbial diversity due to *cross-feeding* interactions in a spatial model of gut microbial metabolism. **BMC Systems Biology**, v. 11, n. 1, p. 1-18, 2017.
- VET, Stefan; GELENS, Lendert; GONZE, Didier. Mutualistic cross-feeding in microbial systems generates bistability via an Allee effect. **Scientific Reports**, v. 10, n. 1, p. 1-12, 2020.
- VUONG, Holly B.; THRALL, Peter H.; BARRETT, Luke G. Host species and environmental variation can influence rhizobial community composition. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 2, p. 540-548, 2017.
- WALKER, Travis S. *et al.*. Root exudation and rhizosphere biology. **Plant Physiology**, v. 132, n. 1, p. 44-51, 2003.
- WANG, Xinye *et al.*. Comparative analysis of rhizobial chromosomes and plasmids to estimate their evolutionary relationships. **Plasmid**, v. 96, p. 13-24, 2018.
- WEST, Stuart A.; GRIFFIN, Ashleigh S.; GARDNER, Andy. Evolutionary explanations for cooperation. **Current Biology**, v. 17, n. 16, p. R661-R672, 2007.
- WILLIAMS, S. T. *et al.*. A probability matrix for identification of some streptomycetes. **Microbiology**, v. 129, n. 6, p. 1815-1830, 1983.
- YEAGER, Chris M. *et al.*. Polysaccharide degradation capability of actinomycetales soil isolates from a semiarid grassland of the Colorado Plateau. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 83, n. 6, p.1-19, 2017.

YOU, Yeming *et al.*. Relating microbial community structure to functioning in forest soil organic carbon transformation and turnover. **Ecology and Evolution**, v. 4, n. 5, p.633-647, 2014.

ZAHRAN, Hamdi Hussein. Plasmids impact on rhizobia-legumes symbiosis in diverse environments. **Symbiosis**, v. 73, n. 2, p. 75-91, 2017.

ZELEZNIAK, Aleksej *et al.*. Metabolic dependencies drive species co-occurrence in diverse microbial communities. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 20, p. 6449-6454, 2015.