

**Universidade de São Paulo
Escola de Agricultura “Luiz de Queiroz”**

Avaliação funcional do microbioma da soja

Giovana Cunha

Dissertação apresentada para a obtenção do título
de Mestra em Ciências. Área de concentração:
Fisiologia e Bioquímica de Plantas

**Piracicaba
2023**

Giovana Cunha
Bacharel em Engenharia Agrônoma

Avaliação funcional do microbioma da soja

Orientador
Prof. Dr. **PAULO JOSÉ PEREIRA LIMA TEIXEIRA**

Dissertação apresentada para a obtenção do título de Mestra em Ciências. Área de concentração: Fisiologia e Bioquímica de Plantas

Piracicaba
2023

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA – DIBD/ESALQ/USP

Cunha, Giovana

Avaliação funcional do microbioma da soja / Giovana Cunha. - - Piracicaba, 2023.

94 p.

Dissertação (Mestrado) - - USP / Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz".

1. Agricultura sustentável 2. Bactérias promotoras de crescimento 3. Biofertilizantes 4. Microbioma 5. Soja I. Título

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus por ter me amparado nos momentos mais difíceis da minha vida. Toda honra e glória a ti, Senhor. Obrigada por não me deixar desistir diante das situações enfrentadas e por sempre colocar pessoas maravilhosas em minha vida.

Ao meu esposo maravilhoso, Gabriel Felipe, por todo amor e companheirismo. Não sei o que eu faria sem o seu apoio nesses 3 anos de estudo. Você é o meu porto seguro, te amo infinitamente.

Aos meus pais, Antônio e Elenice, que sempre me apoiaram e são os maiores fãs do meu trabalho. Ao meu irmão Moisés, que de longe é o melhor irmão do mundo. Essa vitória também é de vocês.

Ao professor Paulo Teixeira, meu orientador, por ter me acolhido tão bem em seu laboratório. Agradeço imensamente por toda a experiência profissional que tive no Laboratório de Genética e Imunologia de Plantas, LaGIP. Obrigada por tudo professor, você é uma inspiração.

À minha coorientadora e amiga, Letícia. Obrigada por ter me ensinado tudo sobre a minha pesquisa com tanto amor e carinho. Obrigada pelas horas que você dedicou a mim e ao meu trabalho. Você é um ser humano incrível.

À Carol e à Nati por todos os momentos divididos dentro e, principalmente, fora do laboratório. Obrigada pelos almoços e conversas, esses momentos ficaram marcados para sempre no meu coração. Vocês são um exemplo para mim.

Ao meu grande amigo e colega de profissão, João Pedro. Obrigada por todas as risadas e por todos os conselhos que você me deu, “a gente é tão igual”. Sou muito grata a Deus por ter te conhecido.

A todo o grupo do LaGIP, obrigada por todos que sempre me auxiliaram em todos os momentos em que eu precisei. Desejo tudo de melhor e mais maravilhoso na vida de cada um.

À Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, pelas oportunidades que tive na unidade, pelo ensino e por minha formação profissional.

Agradeço a todas as agências de fomento que apoiaram esse projeto. A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES), a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (Fapesp), a Associação Brasileira dos Produtores de Soja (Aprosoja), *International Centre for Genetic Engineering and Biotechnology* (ICGEB) e Instituto Serrapilheira.

EPÍGRAFE

Ebenézer: até aqui nos ajudou o Senhor.

- 1 Samuel 7:12

SUMÁRIO

RESUMO	7
ABSTRACT.....	9
1. INTRODUÇÃO	11
1.1. O microbioma vegetal	11
1.2. A plasticidade do microbioma vegetal.....	13
1.3. Funções do microbioma vegetal.....	16
1.3.1. Produção de fitohormônios.....	16
1.3.2. Produção de 1-aminociclopropano-1-carboxilato (ACC) deaminase	19
1.3.3. Solubilização de nutrientes inorgânicos.....	21
1.4. Resistência a estresse biótico.....	23
1.5. A cultura da soja.....	25
1.6. O projeto microbioma da soja.....	28
4 CONCLUSÃO	30
REFERÊNCIAS	31

RESUMO

Avaliação funcional do microbioma da soja

O Brasil é o maior produtor e exportador global de soja, a leguminosa mais consumida em todo mundo. Contudo, os métodos convencionais de cultivo dependem fortemente de fertilizantes químicos e pesticidas, acarretando custos elevados e potenciais riscos ao meio ambiente e à saúde humana. Nesse sentido, a grande diversidade de microrganismos que vivem em associação com as plantas (microbiomas) constitui uma alternativa promissora para a identificação e desenvolvimento de novas estratégias de promoção do crescimento vegetal. Assim, este estudo avaliou uma coleção de bactérias associadas à soja, a *Soybiome*, quanto a funções que podem influenciar o desenvolvimento vegetal: (I) produção de compostos indólicos, incluindo auxina, (II) degradação de ACC (1-aminociclopropano-1-carboxilato; o precursor do etileno) e (III) solubilização de nutrientes inorgânicos (fosfato e calcita). No total, avaliamos 613 bactérias em múltiplos *screenings* de larga escala, categorizando nossa coleção em grupos com base nas diferentes atividades detectadas. Notavelmente, a grande maioria das bactérias (80%) produziu compostos indólicos, seja de forma constitutiva ou induzida por triptofano, o precursor destes metabólitos. Entretanto, análises de Cromatografia Líquida de Alta Eficiência (HPLC) revelaram que a fração destes compostos que corresponde à auxina ácido indol-3-acético (IAA) é variável e que uma alta produção de compostos indólicos não necessariamente corresponde a uma alta produção de auxina. Por outro lado, apenas 48 (7,8%) bactérias foram capazes de crescer em meio de cultura contendo ACC como fonte de nitrogênio, indicando que a capacidade de degradar esta molécula é rara dentre os isolados da nossa coleção. Nos experimentos de solubilização de fosfato e calcita, encontramos 71 (11,6%) e 60 (9,8%) isolados, respectivamente, com capacidade de solubilizar esses nutrientes na sua forma inorgânica. Entre esses, 14 (2,3%) foram capazes de solubilizar ambos os nutrientes. Um destaque em nosso estudo foi a cepa *Cellulomonas* PR1447, única que apresentou resultado positivo em todos os ensaios. Os resultados deste trabalho sugerem que a coleção *Soybiome* pode ser uma fonte valiosa de bactérias com potencial para promover o crescimento vegetal, principalmente devido à diversidade de bactérias encontradas com múltiplas funções. Esta caracterização é o primeiro passo na avaliação sistemática da nossa coleção e embasará futuros testes *in planta* utilizando monoassociações e comunidades sintéticas. Desta forma, esperamos contribuir com o desenvolvimento de alternativas sustentáveis ao uso de fertilizantes químicos e agroquímicos no cultivo da soja.

Palavras-chave: Agricultura sustentável, Bactérias promotoras de crescimento, Biofertilizantes, Microbioma, Soja

ABSTRACT

Functional evaluation of soybean microbiome

Brazil is the largest global producer and exporter of soybeans, the most consumed legume grain in the world. However, conventional farming methods rely heavily on chemical fertilizers and pesticides, leading to high costs and potential risks to the environment and human health. In this sense, the great diversity of microorganisms that live in association with plants (microbiomes) constitutes a promising alternative for the identification and development of new strategies to promote plant growth. Thus, this study evaluated a collection of bacteria associated with soybeans, the Soybiome, for functions that may influence plant development: (I) production of indole compounds, including auxin, (II) manipulation of ACC (1-aminocyclopropane-1-carboxylate; the precursor of ethylene) and (III) solubilization of inorganic nutrients (phosphate and calcite). In total, we evaluated 613 bacteria in multiple large-scale screenings, categorizing our collection into groups based on the different detected activities. Notably, a large majority of bacteria (80%) produced indole compounds, either constitutively or caused by tryptophan, the precursor of these metabolites. However, High Performance Liquid Chromatography (HPLC) analyzes revealed that a fraction of these compounds that correspond to the auxin indole-3-acetic acid (IAA) is variable and that a high production of indole compounds does not necessarily correspond to a high production of auxin. On the other hand, only 48 (7.8%) bacteria were able to grow in culture medium containing ACC as a source of nitrogen, indicating that the ability to degrade this molecule is rare among the isolates in our collection. In the phosphate and calcite solubilization experiments, we found 71 (11.6%) and 60 (9.8%) isolates, respectively, with the capacity to solubilize these nutrients in their inorganic form. Among these, 14 (2.3%) were able to solubilize both nutrients. A highlight in our study was the *Cellulomonas* PR1447 strain, the only one that showed a positive result in all assays. The results of this work suggest that the Soybiome collection can be a valuable source of bacteria with the potential to promote plant growth, mainly due to the diversity of bacteria found with multiple functions. This characterization is the first step in the systematic evaluation of our collection and will provide the basis for future tests on the plant using monoassociations and synthetic communities. In this way, we hope to contribute to the development of sustainable alternatives to the use of chemical fertilizers and agrochemicals in soybean cultivation.

Keywords: Sustainable agriculture, Growth-promoting bacteria, Biofertilizers, Microbiome, Soybean

1. INTRODUÇÃO

1.1. O microbioma vegetal

O termo “microbioma” refere-se à comunidade de microrganismos, como bactérias, fungos, oomicetos e cianobactérias, que habitam um determinado ambiente ou organismo, como animais e plantas. As interações que ocorrem entre os microrganismos e seus hospedeiros são complexas e dinâmicas, impactando diretamente no crescimento e desenvolvimento de ambas as partes (Finkel et al., 2017; Teixeira et al., 2019; Vorholt, 2012). Essencialmente, todas as plantas mantêm associações com uma ampla diversidade de microrganismos, sendo bactérias e fungos os táxons mais predominantes. Em conjunto, a planta e seu microbioma são comumente denominados de holobionte (Vandenkoornhuyse et al., 2015; Hassini, 2018). Assim, reconhece-se que o sucesso da planta em termos de crescimento e sobrevivência resulta não apenas de suas funções físicas e fisiológicas, mas também dos efeitos do microbioma associado. No contexto do microbioma vegetal, os microrganismos epifíticos colonizam os tecidos superficiais do hospedeiro, distribuindo-se entre a rizosfera (parte subterrânea) e a filosfera (parte aérea). Por outro lado, os microrganismos endofíticos são aqueles capazes de colonizar os tecidos internos, formando a endosfera (Compant et al., 2010; R. Mendes et al., 2013; Haney et al., 2015; Dastogeer, 2020) (Fig. 1).

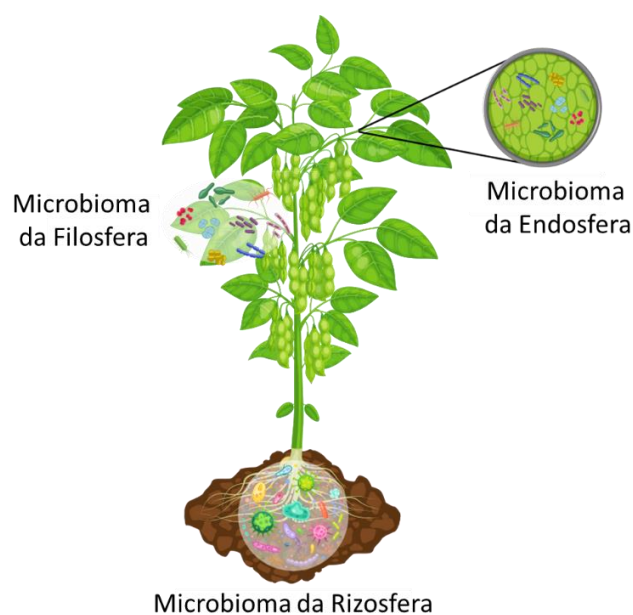


Figura 1. O microbioma vegetal. O microbioma vegetal consiste em microrganismos que colonizam os tecidos superficiais da planta, tanto na parte aérea (filosfera) quanto na parte subterrânea (rizosfera), além dos microrganismos que habitam o interior dos diferentes tecidos (endosfera).

Rizosfera. A rizosfera é descrita como uma camada estreita do solo, comumente entre 1 e 10 mm, que envolve as raízes das plantas. Esta região dinâmica e ativa é o palco de interações complexas entre as raízes da planta, o solo adjacente e a comunidade de microrganismos. O microbioma dessa região é diretamente influenciado pelos compostos orgânicos exsudados pelas raízes (Hartmann et al., 2008), que incluem principalmente ácidos orgânicos e açúcares, mas também aminoácidos, ácidos graxos, vitaminas, hormônios e compostos antimicrobianos (Bertin et al., 2003). Estes compostos quimicamente diversos podem tanto promover quanto inibir o crescimento de microrganismos. Desse modo, os exsudados radiculares desempenham um papel fundamental ao modular a comunidade microbiana circundante, funcionando como uma via de sinalização na interação entre a planta e os microrganismos presentes no solo (Xu et al., 2023).

Os exsudatos radiculares liberados pela planta são fundamentais para a modulação das bactérias associadas ao solo, que é a principal fonte de microrganismos da rizosfera (Pascale, 2020; Fu, 2021; Upadhyway, 2022; Pantigoso 2023). Esse fenômeno, denominado quimiotaxia bacteriana, ocorre quando os microrganismos respondem a variações nas concentrações de substâncias químicas específicas no ambiente, servindo como sinal de condições ambientais favoráveis desfavoráveis para sua colonização (J. Xu et al., 2018; Scharf, 2021). Após a colonização, uma série de processos na planta hospedeira entram em ação, incluindo o início das vias de sinalização da planta e respostas aos estímulos bióticos. Essa complexa interação entre o microbioma recrutado e a planta hospedeira possibilita o estabelecimento e manutenção da relação entre a planta e os microrganismos (Thomas et al., 2019).

Filosfera. A filosfera compreende a superfície dos órgãos aéreos, como caule, folha, flores e fruto (Ruinen, 1956). Nela, uma grande diversidade de microrganismos encontram abrigo, predominantemente bactérias, que alcançam uma população de $5,4 \times 10^6$ bactérias por cm^2 de superfície foliar e $1,5 \times 10^8$ bactérias por grama de peso fresco (Vorholt, 2012). A composição do microbioma da filosfera é sensivelmente afetada pelo genótipo da planta e por condições ambientais como temperatura, radiação solar, umidade e atividades agrícolas (Zhu et al., 2022). Aceita-se que a filosfera seja um ambiente relativamente desafiador para a vida microbiana, dada a forte influência de fatores ambientais altamente variáveis, como radiação UV e baixa umidade. Semelhante à rizosfera, as células vegetais podem liberar compostos na filosfera que impactam o desenvolvimento e colonização de microrganismos, como compostos

orgânicos voláteis, açúcares, nitratos, aminoácidos e vitaminas (Weibull et al., 1990; Mercier & Lindow, 2000). Tais compostos podem ser utilizados pelos microrganismos como fonte de carbono, nitrogênio ou cofatores em reações metabólicas.

Endosfera. Os microrganismos que colonizam a endosfera, por sua vez, estabelecem uma interação ainda mais estreita com as plantas hospedeiras, se beneficiando de um suprimento abundante de nutrientes. Entretanto, esta proximidade também implica em uma maior exposição ao sistema imune vegetal, o que talvez explique a menor diversidade de microrganismos encontrada na endosfera em comparação com a superfície da planta (Teixeira et al., 2019). Microrganismos endofíticos parecem derivar principalmente da rizosfera, por onde penetram no tecido vegetal e se disseminam sistemicamente pela planta. Essa colonização estende-se para as partes internas das raízes ou órgãos aéreos, podendo chegar a uma densidade populacional de até 9×10^{10} por cm^3 de tecido hospedeiro (Chi et al., 2005).

1.2. A plasticidade do microbioma vegetal

A composição do microbioma vegetal é determinada e influenciada por interações complexas entre o hospedeiro, os microrganismos e fatores ambientais, como clima, solo, temperatura e precipitação (Dastogeer, 2020). Não surpreendentemente, os mecanismos responsáveis por promover a colonização dos microrganismos que compõem o microbioma vegetal são ainda pouco compreendidos e têm sido objeto de estudo por múltiplos grupos de pesquisa em todo o mundo (Kumar et al., 2020; Knights, 2021). Em geral, tais estudos buscam estabelecer correlações entre a abundância de microrganismos específicos no microbioma vegetal e a função de genes potencialmente envolvidos no processo de colonização. Neste contexto, funções microbianas que parecem ser fundamentais para a adaptação de microrganismos às plantas incluem: (I) atenuação de estresses, (II) modulação dos níveis de hormônios vegetais, (III) mobilização de nutrientes e (IV) quimiotaxia (Levy et al., 2018). Notavelmente, genes essenciais para a colonização de plantas são compartilhados por bactérias de diferentes filos e encontrados até mesmo em eucariotos presentes no microbioma vegetal (Levy et al., 2018).

As plantas, por sua vez, possuem a habilidade de selecionar e recrutar ativamente microrganismos em resposta a diferentes condições ambientais (Akram et al., 2016). Estudos recentes demonstram que o remodelamento do microbioma possui importante papel biológico e pode auxiliar na adaptação das plantas ao ambiente. O

recrutamento de microrganismos específicos já foi bem descrito no contexto de estresse de seca (Williams e Vries, 2020), ataque de herbívoros (Adaikpoh et al., 2020), infecção por patógenos (Santoyo, 2022), exposição a metais tóxicos (Timm et al., 2018) e em situações de limitação de nutrientes (Liu et al., 2020). Por exemplo, um estudo realizado com 85 variedades de Curcubitacea avaliou a composição do microbioma das raízes de plantas sensíveis e resistentes a altas concentrações de sal em condições de solo com e sem salinidade (Li et al., 2021). Nesse trabalho, verificou-se que o desafio de salinidade nas raízes resultou no recrutamento de bactérias capazes de aprimorar a adaptação das plantas ao estresse (Li et al., 2021). Tal efeito benéfico foi observado tanto em plantas sensíveis quanto em plantas resistentes a altas salinidades (Li et al., 2021).

Em outro estudo, Berendsen e colaboradores (2018) relataram que a infecção de folhas de *Arabidopsis thaliana* pelo oomiceto *Hyaloperonospora arabidopsidis* (*Hpa*) levou ao recrutamento de um consórcio bacteriano formado por cepas de *Microbacterium*, *Stenotrophomonas* e *Xanthomonas* na rizosfera. Quando estas bactérias foram inoculadas em combinação no solo de novas plantas, a infecção por *Hpa* nas folhas foi mais branda, demonstrando o efeito protetivo do microbioma recrutado. Este recrutamento de microrganismos benéficos para ajudar a minimizar os danos de uma doença foi, desde então, descrito em outros sistemas e tem sido denominado de “*cry-for-help*” (Rizaludin et al., 2021; Bakker et al., 2018; Rolfe et al., 2019). Notavelmente, o recrutamento de microrganismos protetores parece ser a base do desenvolvimento dos “solos supressivos”, os quais têm baixa incidência de patógenos e se desenvolvem após uma longa exposição a doenças (Rolfe et al., 2019).

Finalmente, o genótipo do hospedeiro também é capaz de moldar a composição do seu microbioma. Um estudo realizado com plantas de milho mostrou que as comunidades bacterianas associadas a cada variedade da planta apresentam variações entre si. A análise taxonômica atestou que a distância genética entre as comunidades de rizobactérias correlacionou-se positivamente com a distância genética entre as variedades das plantas hospedeiras (Bouffaud et al., 2014). Outro trabalho, realizado por Malacrino et al (2022), comparou o microbioma das folhas, frutos e solo associados com dois genótipos de oliveira (Sinopolese e Ottobratica). Os resultados mostraram que a composição do microbioma é determinado principalmente pelo tecido vegetal (frutos, folhas, solo), mas também o genótipo da planta influenciou sua diversidade e composição, de forma que a comunidade microbiana dessas plantas

depende, principalmente, da interação compartimento × genótipo do hospedeiro (Mallacrinò et al., 2022).

A plasticidade apresentada pelo microbioma, ou seja, sua capacidade de ser modulado, seja por fatores ambientais ou pela própria planta, abre uma janela para o desenvolvimento de estratégias destinadas a promover associações mais eficientes com microrganismos e, dessa forma, desenvolver estratégias para otimizar a agricultura de maneira mais sustentável. Para isso, é fundamental entendermos as regras que governam a composição do microbioma vegetal em diferentes contextos (Russ et al., 2023).

1.3. Funções do microbioma vegetal

A relação ecológica planta-microrganismo pode ser neutra, benéfica ou patogênica para o vegetal. Enquanto interações neutras não resultam em fenótipo aparente no hospedeiro, interações benéficas podem promover o crescimento e desenvolvimento vegetal, além de auxiliar a interação da planta com o ambiente. Por outro lado, interações patogênicas trazem efeitos negativos para o hospedeiro, uma vez que os organismos responsáveis por ações desse tipo atacam os tecidos vegetais para extrair recursos durante seu desenvolvimento (Harman et al., 2021). Historicamente, o estudo de interações entre plantas e microrganismos se deu majoritariamente no contexto de interações com patógenos devido aos impactos socioeconômicos que doenças causam na agricultura mundial. Entretanto, a maioria dos microrganismos que interagem com as plantas não são patogênicos e os potenciais efeitos benéficos do microbioma vegetal ganham cada vez mais atenção da comunidade científica e do setor produtor (Bulgarelli et al., 2013; Trivedi et al., 2020).

O microbioma pode beneficiar as plantas por meio de diversos mecanismos, sendo os mais frequentemente descritos relacionados à mobilização e solubilização de nutrientes (Lazcano et al., 2021; Devi et al., 2022), à modulação da sinalização hormonal (Ravanbakhsh et al., 2018), à produção de antibióticos, incluindo metabólitos secundários e enzimas relacionadas a defesa (Helfrich et al., 2018), bem como à modulação do sistema imune vegetal (Teixeira et al., 2019; 2021, Chakraborty, 2023). Além disso, o microbioma também pode competir por espaço e nutrientes com fitopatógenos, impedindo, assim, o seu avanço. Adicionalmente, microrganismos benéficos podem ter a capacidade de promover a melhoria da estrutura do solo e a interação da planta com outros microrganismos, possibilitando uma melhor absorção de água e nutrientes (Hartmann et al., 2021; Sahu et al., 2020).

1.3.1. Produção de fitohormônios

Fitohormônios regulam todos os aspectos do desenvolvimento vegetal e da interação das plantas com o ambiente. Esses compostos pertencem a variadas classes de moléculas e atuam de maneira altamente complexa, já que participam de múltiplos processos biológicos e possuem efeitos sinérgicos ou antagônicos entre si (Santner & Estelle, 2009). Membros do microbioma vegetal podem produzir ou degradar

hormônios vegetais e, assim, interferir diretamente no desenvolvimento das plantas hospedeiras.

Entre os hormônios envolvidos no crescimento vegetal, as auxinas desempenham um papel majoritário no controle da divisão e expansão celular (Perrot-Rechenmann, 2010). Entre as auxinas, o ácido indol-3-acético (IAA) é um dos fitohormônios mais importantes. Este hormônio é um composto indólico (i.e., possui um anel do tipo indol em sua estrutura) e é sintetizado, majoritariamente, a partir do aminoácido triptofano (Fu et al., 2015). Em caules, a presença de IAA estimula o alongamento e crescimento dos ramos, inibindo também a proliferação de gemas laterais (Fu et al., 2015). Já em raízes, a presença de IAA está associada com a inibição do crescimento da raiz principal e estimulação do crescimento de raízes secundárias e pelos radiculares (Overvoorde et al., 2010). Como consequência, há aumento da área radicular, o que se correlaciona com uma melhor captação de água e nutrientes do solo pela planta (Liu et al., 2018).

Além das plantas, microrganismos também podem produzir IAA utilizando triptofano como precursor. Em particular, a produção de IAA é uma característica comum e bem documentada em rizobactérias, o que frequentemente se relaciona com a capacidade destas bactérias promoverem o crescimento vegetal (Lambrecht et al., 2000; Khalid, 2004; Jha e Saraf, 2015; Park, 2021; de Andrade et al., 2023). De fato, mutantes de microrganismos benéficos incapazes de produzir auxina normalmente perdem a capacidade de induzirem promoção de crescimento em seus hospedeiros. Rodrigues et al. (2016), por exemplo, inocularam arroz com a cepa selvagem de *Gluconacetobacter diazotrophicus* PAL5^T e duas cepas mutantes (*Gdiaa01* e *Gdiaa34*) incapazes de produzir IAA. Os resultados indicaram uma relação direta entre a produção de IAA e a alteração da morfologia radicular. Quando comparadas com plantas inoculadas com a bactéria selvagem, plantas inoculadas com os mutantes apresentaram menor desenvolvimento das raízes.

As rotas de biossíntese de IAA a partir do triptofano mais bem descritas para as bactérias são as vias indol-3-acetamida (IAM) e indol-3-piruvato (IPyA) (Fig. 2). Na via IAM, normalmente encontrada em bactérias fitopatogênicas, o triptofano é convertido em IAM por uma triptofano monooxigenase e, em seguida, o IAM é transformado em IAA através da ação da IAM hidrolase. Já na segunda via, observada principalmente em bactérias benéficas, o triptofano sofre uma reação de transaminação com posterior descarboxilação, via IPyA descarboxilase ou fenilpiruvato descarboxilase,

formando indol-3-acetaldeído. Esse composto é, então, oxidado com a ajuda de uma enzima aldeído oxidase/desidrogenase, em IAA (Persello-Cartieaux; Nussaume; Robaglia, 2003; Spaepen; Vanderleyden; Remans, 2007). Além das vias IAM e IPyA, outras três vias de síntese de IAA, por meio do triptofano, são conhecidas: a via do indol-3-acetonitrila (IAN), a via da triptamina (TAM) e a via da triptofano *side-chain oxidase* (TSCO) (Fig. 2) (Di et al., 2016).

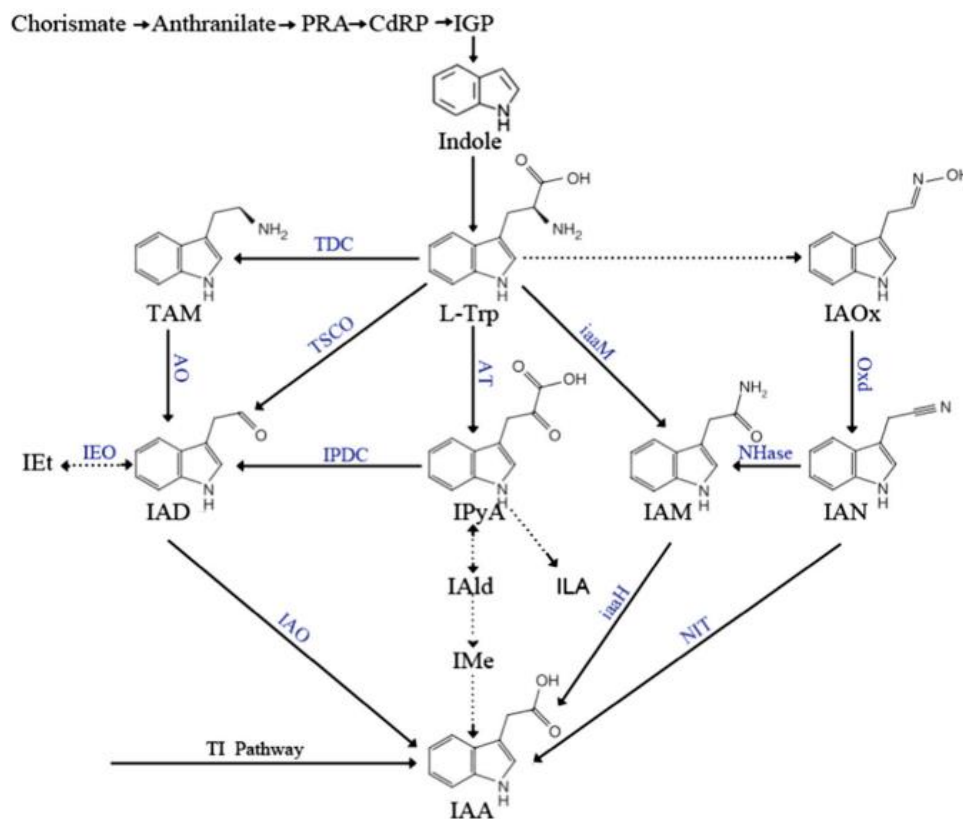


Figura 2. Principais vias de biossíntese de auxina a partir do aminoácido triptofano. As cinco vias de biossíntese de auxina dependentes de Trp em bactérias são mostradas: via do indol-3-acetamida (IAM), via do ácido indol-3-pirúvico (IPyA), via da triptamina (TAM), via do indol-3-acetonitrila (IAN) e via da oxidase de cadeia lateral Trp (TSCO). Uma via putativa independente de triptofano também é representada (TI *Pathway*). As enzimas envolvidas em cada transformação são representadas em azul. As linhas sólidas indicam processos os quais os genes foram identificados, enquanto as linhas tracejadas indicam processos para os quais os genes ainda não foram identificados. Retirado de Di et al. (2016).

A biossíntese de IAA em bactérias é influenciada por fatores ambientais como pH, salinidade, temperatura e concentrações de carbono e nitrogênio (F. Liu et al., 2019). Em *Azospirillum brasiliense*, a biossíntese de IAA e a expressão do gene *ipdC*, responsável pela síntese de uma indol-3-piruvato descarboxilase (fundamental para a produção de IAA nesse organismo), aumentam sob pH ácido (Broek et al., 2005).

Presumivelmente, o baixo pH da rizosfera deve servir como sinal para a produção de IAA pela bactéria, indicando que ela se encontra próxima às raízes. Moléculas produzidas por plantas também podem influenciar a produção de IAA em bactérias. Por exemplo, flavonoides exsudados por raízes estimulam a cepa NGR234 de *Rhizobium* sp. a produzir IAA por meio de uma cascata regulatória formada por NodD1, NodD2 e SyrM2 (Prinsen et al., 1991; Theunis et al., 2004; Spaepen et al., 2007).

A localização dos genes da biossíntese de auxinas no genoma bacteriano, seja em plasmídeos ou cromossomos, desempenha um papel crucial na modulação da produção de IAA. Os plasmídeos, que estão frequentemente presentes em múltiplas cópias, fornecem um número maior de genes de biossíntese de IAA para transcrição em comparação com genes cromossômicos, resultando em aumento da produção de IAA. O modo de expressão gênica, seja constitutivo ou induzido, varia entre as vias de biossíntese e as espécies bacterianas (Spaepen et al., 2007). Algumas bactérias, como *Agrobacterium*, expressam genes para síntese de IAA sob o controle de promotores constitutivos, o que resulta em altos níveis de IAA nos tecidos vegetais (Costacurta & Vanderleyden, 1995). Além disso, dois reguladores transcricionais, RpoS e o sistema de dois componentes GacS/GacA, interagem com a expressão do gene IAA. RpoS regula os genes IAA em resposta a condições de estresse, enquanto o sistema GacS/GacA regula negativamente a biossíntese de IAA dependente de triptofano em *Pseudomonas chlororaphis* (Brandl et al., 2001; Patten e Glick, 2002; Haas e Keel, 2003; Kang et al., 2006). No geral, os fatores genéticos que afetam a biossíntese do IAA são diversos e impactam a produção deste importante hormônio de várias maneiras em diferentes espécies bacterianas.

1.3.2. Produção de 1-aminociclopropano-1-carboxilato (ACC) deaminase

O etileno é um importante hormônio vegetal responsável por regular diversos processos fisiológicos das plantas, como a germinação de sementes, amadurecimento dos frutos, senescência de flores e folhas, além do seu envolvimento na sinalização de estresses bióticos e abióticos (van Loon et al., 2006; Abeles et al., 2012). Em resposta a condições adversas, plantas sintetizam grandes quantidades de etileno, chamado de “etileno do estresse”. Glick e colaboradores (2007) descreveram um modelo da síntese de “etileno do estresse” no qual o etileno é produzido em dois momentos. O primeiro pico de produção de etileno ocorre no início do estresse e tem como

objetivo iniciar a transcrição de genes responsáveis pela defesa das plantas. Para a produção dessa primeira onda de etileno, é provável que a planta utilize todo o ACC disponível em suas células (Robison et al., 2001; Glick et al., 2007). Após esse período, a via da biossíntese de ACC é ativada e mais moléculas de ACC são produzidas para alimentar o segundo pico de etileno, o qual possui uma extensão maior e pode ocorrer após alguns dias de estresse. Esse segundo pico de etileno é tão grande que inicia vários processos, como abscisão das folhas, clorose e senescência. Assim, as altas concentrações de ACC e, conseqüentemente, de etileno podem agravar os efeitos causados pelo estresse.

Alguns microrganismos associados às plantas têm a habilidade de atenuar o impacto de estresses abióticos através da diminuição da concentração de etileno por meio da atividade da ACC deaminase. Essa enzima converte o ACC da planta em amônia e α -cetobutirato (Glick, 2014), os quais servem como fonte de nitrogênio e carbono para o microrganismo. Por meio desse mecanismo, os microrganismos diminuem os níveis de ACC nas plantas, causando uma redução no acúmulo de etileno (Shekhawat et al., 2023). Para comprovar a importância da atividade da ACC deaminase em bactérias endofíticas, mutantes *knockout* para a ACC deaminase de *Pseudomonas migulae* 8R6 e *Pseudomonas fluorescens* YsS6 foram utilizados para inocular plantas de tomate. Neste ensaio, plantas inoculadas com as bactérias mutantes deficientes em ACC deaminase perderam a sua capacidade de promover crescimento sob estresse salino quando comparada com as plantas inoculadas com as bactérias selvagens (Ali et al., 2014).

Zarei et al. (2020), por sua vez, investigaram o impacto de quatro cepas de *Pseudomonas fluorescens* produtoras de ACC deaminase no aumento da produtividade do milho doce (*Zea mays* L. var *saccharata*) em condições de escassez de água. O tratamento combinado com as quatro cepas demonstrou uma melhoria significativa no rendimento da planta em diferentes níveis de irrigação, mitigando os efeitos do etileno produzido durante o estresse e promovendo maior absorção de água e nutrientes. Os resultados positivos foram atribuídos ao efeito sinérgico da síntese de ACC deaminase, produção de auxina, capacidade de solubilização de fosfato mineral e produção de sideróforo (Zarei et al., 2020).

De maneira interessante, a produção da auxina IAA por um membro do microbioma pode estimular a síntese de ACC na planta hospedeira. Isso acontece porque o IAA pode estimular a transcrição do gene codificador da enzima ACC sintase

(Orozco- Mosqueda et al., 2020). Desta forma, a síntese de IAA por microrganismos pode ser uma estratégia de obtenção de nutrientes, uma vez que o ACC, após degradado, pode servir de fonte de nitrogênio e carbono. Assim, é comum que um mesmo microrganismo seja capaz de produzir tanto IAA quanto ACC deaminase (Shahid et al., 2023)

1.3.3. Solubilização de nutrientes inorgânicos

Outro importante papel desempenhado por microrganismos benéficos é a disponibilização de nutrientes para as plantas (Alori, 2017; Devi, 2022). Um dos exemplos mais significativos são as bactérias fixadoras de nitrogênio (um nutriente limitante para o crescimento vegetal), as quais transformam o nitrogênio atmosférico (N_2) em amônio (NH_4^+). O amônio pode, então, ser assimilado em moléculas orgânicas e utilizado pelas plantas em seu metabolismo (Bottomley; Myrold, 2015; Bulgarelli et al., 2013). Rizóbios que formam nódulos em raízes de leguminosas são exemplos bem conhecidos; no entanto, fixadores de nitrogênio também podem estabelecer associações com plantas sem a formação de nódulos, e, em alguns casos, também são capazes de fixar nitrogênio de forma independente, em vida livre.

Outro nutriente que frequentemente limita a produtividade agrícola é o fósforo (Alori, 2017). Ainda que este mineral esteja presente em grande parte dos solos, a disponibilidade de fósforo para as plantas é comumente reduzida porque este elemento costuma ser encontrado em formas não assimiláveis (Bernard, Dabin, 1980). Em solos ácidos, o fósforo é imobilizado principalmente na forma de fósforo inorgânico, podendo ser retido por hidróxidos de ferro ou alumínio, ou incorporado em rochas ricas em minerais como hematita, goethita e gibbsita. Já em solos alcalinos, o fósforo é retido em compostos minerais de baixa solubilidade de magnésio e cálcio (Ibrahim et al., 2022). Como consequência, para obter uma alta produtividade agrícola, é necessário garantir a dose ótima de compostos fosfatados assimiláveis para as plantas por meio do uso de fertilizantes. Estes, por sua vez, aumentam o preço da produção agrícola, além de causarem impactos ambientais ao serem lixiviados e atingirem altas concentrações em corpos d'água (Liu et al., 2008; Jiao et al., 2012). Nesse cenário, as associações entre fungos micorrízicos e raízes de planta têm um papel de relevância no suprimento de fósforo em condições de deficiência, podendo até ser

comparados aos pelos radiculares, além de diminuir os impactos ambientais causados pela suplementação de fósforo no solo (Javot et al., 2007; Yang; Paszkowski, 2011).

Além das micorrizas, muitas bactérias também são capazes de solubilizar fósforo. De forma geral, a remineralização/solubilização do fósforo é obtida por meio da produção de ácidos orgânicos ou fosfatases, ocasionando na liberação de ortofosfatos originários de reservatórios de fósforo orgânicos e inorgânicos (Rodríguez et al., 2006). Diversos grupos de bactérias já foram descritas quanto à capacidade de solubilização de fosfato (Glick, 1995; Rodríguez & Fraga, 1999). Entre as mais importantes, pode-se citar as do gênero *Bacillus* e *Pseudomonas* (Illmer; Schinner, 1992). Outras bactérias relatadas como solubilizadoras pertencem aos gêneros *Rhodococcus*, *Arthrobacter*, *Serratia*, *Chryseobacterium*, *Gordonia*, *Phyllobacterium*, *Arthrobacter*, *Delftia*, (Chen et al. 2006), *Azotobacter* (Kumar; Behl; Narula, 2001), *Xanthomonas* (De Freitas; Banerjee; Germida, 1997), *Enterobacter*, *Pantoea* e *Klebsiella* (Chung et al., 2005). A ampla distribuição taxonômica de bactérias solubilizadoras indica que esta capacidade evoluiu múltiplas vezes independentemente nos procariotos, sugerindo a existência de uma variedade de mecanismos bioquímicos de solubilização.

Chen et al., 2006, a partir de amostras de solo, identificaram e analisaram, por meio do sequenciamento do 16S rDNA, bactérias capazes de solubilizar fósforo mineral. Por meio de análises filogenéticas, 36 cepas de bactérias solubilizadoras de fosfatos foram identificadas: nove isolados de *Rhodococcus erythropolis*, seis isolados de *Serratia marcescens*, dez isolados de *Bacillus megaterium*, cinco isolados de *Arthrobacter ureafaciens*, dois isolados de *Arthrobacter* sp. e um isolado de *Gordonia* sp., *Chryseobacterium* sp., *Phyllobacterium myrsinacearum* e *Delftia* sp. Além disso, os autores relataram que esses isolados utilizavam ácidos orgânicos, como ácido cítrico, ácido glucônico, ácido lático, ácido succínico e ácido propiônico, para diminuir pH do solo e solubilizar o fósforo (Chen et al., 2006). Um outro estudo, realizado por Yu e colaboradores (2022), investigou os possíveis efeitos de bactérias solubilizadoras de fósforo no crescimento das plantas, em conjunto com os possíveis riscos da aplicação destas bactérias na transferência de fosforo solúvel para o solo e águas subterrâneas. Os autores isolaram uma cepa de *Pseudomonas* sp. (JP233), cujo principal ácido orgânico solubilizador de fósforo foi o 2KGA (ácido 2-ceto-L-gulônico). A inoculação da JP233 em solos com plantas de milho aumentou significativamente a biomassa de toda a planta, em comparação às plantas controle não inoculadas. Os

autores explicam que, possivelmente, o resultado observado é decorrente da absorção de fósforo pelas raízes do milho, com consequente redução da perda de fósforo por lixiviação (Yu et al., 2022).

De forma semelhante ao fósforo, cálcio insolúvel também pode ser quelado e solubilizado por meio de ácidos orgânicos microbianos, os quais são capazes de extrair os íons desse nutriente dos minerais onde estão fixados e indisponíveis para as plantas (Das et al., 2022; Jacobson; Wu, 2009; Peper; Brenneman; Yang, 2022). A partir de bactérias isoladas de solo calcáreo, Tamilselvi e colaboradores (2016) identificaram a cepa *Brevibacterium* sp. SOTI06 capaz de dissolver 18% de calcita presente no meio de cultura, com simultânea liberação de íons de cálcio, graças à capacidade da bactéria produzir os ácidos glucônico e acético, além de sideróforo. Em outro trabalho, Peper e colaboradores (2022) isolaram a partir de solos de cultivo de amendoim Tifton, na Georgia (EUA), 65 bactérias capazes de dissolver calcita em Ca^{2+} , das quais 15 eram cepas únicas, distribuídas em 10 diferentes gêneros. Quando aplicadas no solo isoladamente, a maioria das bactérias sobreviveu por apenas alguns dias; contudo, a inoculação de uma comunidade sintética de cepas das bactérias solubilizadoras de calcita resultou em um aumento nos níveis de cálcio no solo, indicando a capacidade destas bactérias em influenciar a disponibilidade deste nutriente para as plantas.

1.4. Resistência a estresse biótico

Além da baixa fertilidade, outros fatores que limitam a produtividade agrícola é a ocorrência de pragas e doenças. Apesar dos agroquímicos serem amplamente utilizados para solucionar estes desafios, a utilização constante e inadequada destes produtos pode trazer efeitos adversos para a saúde humana e para o ecossistema. Além disso, patógenos frequentemente desenvolvem tolerância a agroquímicos, minimizando a eficácia destes produtos. De acordo com o Gula (2023) do *National Institute of Food and Agriculture* (NIFA), uma proporção de 20% a 40% da produção agrícola global é perdida anualmente devido a pragas e doenças de plantas, custando à economia global cerca de 290 bilhões de dólares por ano (Gula, T. Lori, 2023). Neste contexto, a manipulação do microbioma vegetal surge como uma abordagem sustentável de manejo e o uso de microrganismos benéficos que melhorem a resiliência das

plantas a estresses bióticos pode ser uma alternativa para a diminuição da dependência de insumos químicos (Rossmann et al., 2017).

Como relatado anteriormente, plantas possuem a capacidade de modificar suas comunidades microbianas em resposta a estresses abióticos ou bióticos (Pereira et al., 2023; Rizaludin et al., 2021). Isso é confirmado por pesquisas recentes que mostram o papel fundamental do microbioma associado às plantas na expansão das suas capacidades de defesa. O recrutamento de espécies benéficas é mediado por metabólitos vegetais que, presumivelmente, promovem a proliferação desses microrganismos. Em um trabalho pioneiro, Rudrappa e colaboradores (2008) demonstraram que a infecção das folhas de *Arabidopsis* por *Pseudomonas syringae* pv. tomato DC3000 levou à exsudação de ácido málico e, conseqüentemente, ao recrutamento de *Bacillus subtilis* FB17 no sistema radicular. O recrutamento do microbioma tem sido observado não apenas durante ataques de patógenos microbianos, mas também em resposta a ataques de herbívoros, evidenciando a comunicação química entre as plantas e sua microbiota durante o estresse biótico (Kong et al., 2016; Pereira et al., 2023). Por exemplo, Kong e colaboradores (2016) verificaram que a presença de moscas brancas em folhas de tomateiro levou ao enriquecimento de bactérias entomopatogênicas do gênero *Pseudomonas* spp no microbioma do hospedeiro, contribuindo assim para a melhoria da adaptabilidade da planta ao ambiente. O enriquecimento de microrganismos supressores de doenças também pode produzir benefícios para as gerações subsequentes da cultura através de um “legado” de microrganismos protetores no solo. Esse efeito foi demonstrado por Berendsen e colaboradores (2012) e ilustra que bactérias recrutadas por plantas *Arabidopsis*, infectadas com o patógeno do míldio *Hyaloperonospora arabidopsidis*, persistiram no solo, oferecendo proteção adicional às futuras gerações de plantas. Essa herança de microrganismos benéficos mostra o potencial de transmissão de um “legado” através do solo, tornando mais duradoura a ação de agentes de biocontrole integrados ao ambiente agrícola (Pereira et al., 2023)

Atualmente, aceita-se que o microbioma atue como uma extensão do sistema imune vegetal (Hacquard et al., 2017; Teixeira et al., 2019). Em geral, a proteção contra doenças conferida pelo microbioma pode acontecer de forma direta ou indireta. Mecanismos diretos incluem a produção de antibióticos ou a competição por recursos e espaço entre microrganismos, o que pode bloquear o desenvolvimento e colonização de patógenos. Microrganismos com capacidade de antagonizar outros microrganismos, especialmente patógenos, são bem descritos e exemplos são abundantes na

literatura (Li et al., 2021; Trivedi et al., 2020, Subramanian & Smith, 2015, Haas & Défago, 2005). Porém, apesar da produção de enzimas antimicrobianas e metabólitos secundários, como quitinases, lipopeptídeos e toxinas, serem estratégias recorrentes (Chen et al., 2018; Köhl et al., 2019), os mecanismos específicos de ação antimicrobiana são frequentemente desconhecidos e negligenciados. Por outro lado, mecanismos indiretos envolvem a estimulação do sistema imunológico da planta, o que a torna mais apta a resistir ao ataque de patógenos (Teixeira et al., 2019). Portanto, este tipo de proteção requer a participação de genes da planta, o que é demonstrado pela perda do efeito protetivo conferido por certos microrganismos em hospedeiros que possuam o sistema imune comprometido (Vogel et al., 2016; Vogel et al., 2021). Curiosamente, o microbioma da rizosfera pode induzir resistência contra patógenos da parte aérea da planta através de uma forma de imunidade conhecida como ISR (*Induced Systemic Resistance*). Apesar de descrita há mais de 30 anos (Wei et al., 1991; Peer et al., 1991), os mecanismos moleculares que determinam a ISR ainda são pouco compreendidos.

1.5. A cultura da soja

A soja (*Glycine max* (L.)) é a *comodity* agrícola que mais cresce no Brasil e no mundo devido aos grandes avanços tecnológicos na produção do grão. O alto valor nutritivo da soja, atrelado à sua grande aplicabilidade industrial e agrônômica, colocam a cultura em um patamar de alta importância para a economia mundial, principalmente para os países produtores como o Brasil e os Estados Unidos (Hirakuri; Lazzarotto, 2014; Pípolo & Mandarino, 2015).

Sendo a principal oleaginosa produzida globalmente e o Brasil produtor de mais de um terço da oferta global total (USDA, 2022), a soja tem uma posição de destaque na agroindústria brasileira. Suas sementes são empregadas principalmente para a produção de óleo e farelo para a alimentação animal, e estão em quarto lugar do *ranking* de grãos mais consumidos e produzidos no mundo. De acordo com a CONAB, no período de 1976 a 2022, o Brasil viu sua produção anual crescer de 12.145 para 125.549 milhões de toneladas, determinando, assim, mudanças significativas no setor agrícola nacional. Nesse mesmo período, a área plantada foi de 6.949 para 41.942 milhões de hectares (CONAB, 2023). Além disso, na safra 2021/22, a soja representou 96% de toda as oleaginosas cultivadas no país (USDA, 2022). Em 2014,

esta *commodity* já liderava as exportações, contribuindo com 14% das exportações totais (Dall’agnol, 2016). A cadeia produtiva da soja também efetua um importante papel social no país, empregando milhares de pessoas de forma direta e indireta ao cultivo da soja. Em 2022, a cadeia da soja e biodiesel gerou 2,05 milhões de empregos, 80% a mais do que em 2012 (CEPEA, 2023).

A estimativa de produção para a safra 2022/23 é de 154.566,3 milhões de toneladas, proveniente de uma área de 44 milhões hectares (CONAB, 2023). A produção da oleaginosa é distribuída em todas as cinco regiões do país (Hirakuri et al. 2018, 2019a, 2019b, 2020), sendo a região Centro-Oeste a maior produtora, e o estado do Mato Grosso, o responsável por mais da metade do total produzido no país (45 milhões de toneladas na safra de 2022/23). Em segundo lugar, está o estado do Paraná, seguido do Mato Grosso do Sul. Juntas, as produções desses dois estados somam cerca de 35 milhões de toneladas produzidas na mesma safra (CONAB, 2023). Essa produção expressiva tornou o país um grande *player* mundial, responsável por 38% da produção mundial (USDA, 2021).

Dentre as causas que conduziram a expansão do cultivo da soja no Brasil, podemos destacar o aumento significativo do valor da soja no mercado global, a mecanização das técnicas para o cultivo, o estabelecimento de projetos de pesquisa colaborativos, incluindo na região Centro-Oeste; a substituição do consumo da gordura animal pela vegetal; demanda por soja na elaboração de rações para a produção de suínos e aves; políticas de incentivo agrícola; estabelecimento de empresas privadas especializada no abastecimento de insumos (sementes, inoculantes, corretivos, fertilizantes e agrotóxicos) e agricultores eficientes com habilidades gerenciais (Gazzoni & Dall’agnol, 2018).

Esses avanços permitiram que a cultura fosse cultivada em diversas áreas que antes eram inexploradas (EMBRAPA, 2002b). Além disso, a soja apresenta o benefício de associar-se com bactérias fixadoras de nitrogênio atmosférico, reduzindo a necessidade de fertilizantes químicos (Telles; Nogueira; Hungria, 2023). No Brasil, a técnica de fixação biológica de nitrogênio por meio dos chamados “inoculantes” é amplamente utilizada para a produção de soja, substituindo integralmente a necessidade de adubação nitrogenada em todo país. No inoculante, bactérias o gênero *Bradyrhizobium* se associam às raízes da soja, onde convertem o nitrogênio atmosférico em compostos nitrogenados assimiláveis pela planta. O rendimento da fixação pode chegar a 300 kg de N/ha (de Souza et al., 2019a).

Apesar de todo avanço, o cultivo da soja no Brasil ainda é prejudicado pela forte dependência do país por fertilizantes químicos importados para a complementação de outros nutrientes como, por exemplo, o fósforo (CEPEA, 2023). A limitada disponibilidade de fontes naturais, principalmente as fontes fosfatadas (Cordell; White, 2014), causa uma escassez do produto no mercado internacional, o que pode acarretar um aumento no custo de produção. Além disso, a soja é uma espécie adaptada a ambientes tropicais e subtropicais e, por isso, requer uma quantidade significativa de água para sua produção. Assim, o constante aumento da temperatura global e a mudança nos padrões de precipitação representam uma ameaça significativa à produção de soja, especialmente em áreas subirrigadas ou de sequeiro (Jin et al., 2017; Cotrim et al., 2021). Em condições de seca, a produtividade da soja pode cair para mais de 50%, causando um grande impacto econômico aos produtores e agricultores (Wei et al., 2018), tornando a seca um risco climático significativo à produção de soja. Assim, estratégias de mitigação eficazes são necessárias para sustentar o fornecimento mundial do produto (Arya et al., 2021).

Neste contexto, caracterizar a composição do microbioma da soja e avaliar funcionalmente os microrganismos associados a essa planta quanto à capacidade de promover o crescimento e a saúde da cultura é de fundamental importância, tanto para a agricultura quanto para o entendimento da coevolução das plantas e de sua microbiota associada. Para as plantas comerciais como a soja, esse conhecimento é de enorme interesse uma vez que este pode ser aplicado no aumento da produtividade através da promoção do crescimento vegetal, reduzindo, assim, o uso de práticas agrícolas tradicionais como a aplicação de fertilizantes químicos. O uso de microrganismos pode ser uma alternativa capaz de elevar a produtividade de uma forma mais sustentável. Nos últimos anos, a composição e os fatores que influenciam o microbioma associado à soja começaram a ser estudados (Moroenyane et al., 2021). No entanto, as diversas funções benéficas que esse microbioma pode proporcionar à soja ainda permanecem pouco exploradas.

1.6. O projeto microbioma da soja

Com base na dinâmica do microbioma vegetal e no fato de que as plantas conseguem recrutar/selecionar os organismos que o compõem, é possível levantar a hipótese de que as plantas de soja, sob condições desfavoráveis, como estresse hídrico, nutricional ou infecção fitopatogênica, apresentam uma comunidade bacteriana alterada. Tal alteração, possivelmente, aumenta o número de espécies e cepas bacterianas capazes de promover efeitos benéficos à planta como, por exemplo, mobilização de nutrientes no solo, combate à patógenos e promoção do crescimento vegetal. Logo, a inoculação em altos níveis de tais cepas em plantas de soja pode ser uma estratégia para mitigar os efeitos negativos causados pelo estresse, ou até mesmo para promover uma maior produtividade em plantações comerciais saudáveis. Para que essa hipótese seja comprovada, é necessário que as bactérias presentes no microbioma vegetal em diferentes condições sejam isoladas, identificadas e caracterizadas quanto aos seus efeitos no desenvolvimento e fisiologia da planta.

Nosso grupo de pesquisa busca compreender a interação entre o microbioma e doenças em plantas. O trabalho de pós-doutorado da Dra. Leticia Bianca Pereira busca entender os impactos da ferrugem asiática da soja, causada pelo fungo *Phakopsora pachyrhizi*, na microbiota associada da soja. Experimentos envolvendo plantas saudáveis e infectadas pelo fungo, realizados tanto em campos comerciais como em casa de vegetação, mostraram que a doença afeta a composição do microbioma das folhas de soja. Para isso, foram coletadas, no ano de 2021 e 2022, amostras de folhas e raízes de soja cultivadas na Universidade Tecnológica Federal do Paraná, cidade de Dois Vizinhos, PR. Também em 2022, foram coletadas amostras de soja na Fazenda Três Irmãos, localizada no município de Campo Verde, MT. O censo bacteriano baseado no sequenciamento de um fragmento do gene ribossômico 16S definiu as comunidades bacterianas que colonizam folhas e raízes de plantas saudáveis e infectadas. Notavelmente, folhas infectadas apresentaram diferenças significativas nas populações bacterianas em relação a folhas não infectadas. Nas raízes, no entanto, não foi detectado diferenças significativas entre plantas saudáveis e infectadas.

Em paralelo, uma coleção de 'bactérias associadas à soja' foi construída através do isolamento de bactérias de folhas e raízes de soja. Esta coleção, denominada *Soybiome*, é atualmente composta por 3.038 cepas (1.694 de folha, 1.149 de raízes/rizosfera e 195 de solo). Nosso grupo tem explorado a *Soybiome* em busca de bactérias

com o potencial de fornecer efeitos benéficos para a planta. No contexto do projeto da aluna Carolina Decico Negri, realizamos *screenings* que levaram à identificação de bactérias com atividade antifúngica contra *P. pachyrhizi* e cinco outros importantes patógenos da soja. De maneira similar, o aluno Alex Silva tem realizado experimentos para identificar bactérias capazes de ativar o sistema imune vegetal. Por outro lado, o presente trabalho de mestrado buscou identificar bactérias com potencial capacidade de promover o crescimento vegetal. Especificamente, realizamos *screenings* em larga escala *ex planta* para identificar membros da *Soybiome* capazes de produzir compostos indólicos, degradar ACC e solubilizar nutrientes inorgânicos (fosfato e calcita). Trata-se da primeira etapa de um esforço para selecionarmos candidatos para análises subsequentes *in planta*, tanto com monoassociações quanto com comunidades sintéticas.

4 CONCLUSÃO

A busca por alternativas sustentáveis é crucial para mitigar os problemas ambientais geradas pelo uso de fertilizantes e pesticidas químicos. Nesse contexto, o microbioma vegetal se torna uma fonte promissora de microrganismos com capacidade de promover o crescimento vegetal ou auxiliar as plantas a tolerar estresses. Nossos resultados demonstraram que a folha da soja se destacou como uma fonte interessante de bactérias benéficas, mostrando características tipicamente ligadas a bactérias associadas às raízes. Este resultado destaca o potencial da filosfera como fonte valiosa de microrganismos para aplicações agrícolas. Além disso, nosso sistema experimental se mostrou eficiente para realizar o *screening* de um grande número de isolados em várias avaliações concomitantemente. A avaliação dos 613 membros da coleção *Soybiome* não só demonstrou a diversidade funcional existente entre os microrganismos associados à soja, como também apontou esta coleção como um recurso valioso de microrganismos de interesse agrícola. O presente trabalho deixa um importante legado de possibilidades para o avanço na área. Trabalhos futuros irão realizar avaliações em um número maior de isolados da coleção, além de avaliar as bactérias em ensaios *in planta*, incluindo monoassociações e comunidades sintéticas de bactérias promissoras.

REFERÊNCIAS

- Abadi, V. A. J. M., Sepehri, M., Rahmani, H. A., Zarei, M., Ronaghi, A., Taghavi, S. M., & Shamshiripour, M. (2020). Role of Dominant Phyllosphere Bacteria with Plant Growth–Promoting Characteristics on Growth and Nutrition of Maize (*Zea mays* L.). *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 20(4), 2348–2363. <https://doi.org/10.1007/s42729-020-00302-1>
- Abeles, F. B., Morgan, P. W., & Jr, M. E. S. (2012). *Ethylene in Plant Biology*. Academic Press.
- Adaikpoh, B. I., Akbar, S., Albataineh, H., Misra, S. K., Sharp, J. S., & Stevens, D. C. (2020). Myxobacterial Response to Methyljasmonate Exposure Indicates Contribution to Plant Recruitment of Micro-predators. *Frontiers in microbiology*, 11, 34. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.00034>
- Ahemad, M., & Khan, M. S. (2011). *Pseudomonas aeruginosa* strain PS1 enhances growth parameters of greengram [*Vignaradiata* (L.) Wilczek] in insecticide-stressed soils. *Journal of Pest Science*, 84(1), 123–131. <https://doi.org/10.1007/s10340-010-0335-0>
- Akram, M. S., Shahid, M., Tariq, M., Azeem, M., Javed, M. T., Saleem, S., & Riaz, S. (2016). Deciphering *Staphylococcus sciuri* SAT-17 Mediated Anti-oxidative Defense Mechanisms and Growth Modulations in Salt Stressed Maize (*Zea mays* L.). *Frontiers in Microbiology*, 7. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmicb.2016.00867>
- Ali, S., Charles, T. C., & Glick, B. R. (2014). Amelioration of high salinity stress damage by plant growth-promoting bacterial endophytes that contain ACC deaminase. *Plant Physiology and Biochemistry*, 80, 160–167. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.04.003>
- Ali, S., Tyagi, A., Mir, R. A., Rather, I. A., Anwar, Y., & Mahmoudi, H. (2023). Plant beneficial microbiome a boon for improving multiple stress tolerance in plants. *Frontiers in plant science*, 14, 1266182. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1266182>
- Alori, E. T., Glick, B. R., & Babalola, O. O. (2017). Microbial Phosphorus Solubilization and Its Potential for Use in Sustainable Agriculture. *Frontiers in microbiology*, 8, 971. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00971>
- Amy, C., Avice, J.-C., Laval, K., & Bressan, M. (2022). Are native phosphate solubilizing bacteria a relevant alternative to mineral fertilizations for crops? Part I. when rhizobacteria meet plant P requirements. *Rhizosphere*, 21, 100476. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2022.100476>
- Araya, M. A., Valenzuela, T., Inostroza, N. G., Maruyama, F., Jorquera, M. A., & Acuña, J. J. (2020). Isolation and Characterization of Cold-Tolerant Hyper-ACC-Degrading Bacteria from the Rhizosphere, Endosphere, and Phyllosphere of Antarctic Vascular Plants. *Microorganisms*, 8(11). <https://doi.org/10.3390/microorganisms8111788>
- Arun K., D., Sabarinathan, K. G., Gomathy, M., Kannan, R., & Balachandar, D. (2020). Mitigation of drought stress in rice crop with plant growth-promoting abiotic stress-tolerant rice phyllosphere bacteria. *Journal of Basic Microbiology*, 60(9), 768–786. <https://doi.org/10.1002/jobm.202000011>
- Arya, H., Singh, M. B., & Bhalla, P. L. (2021). Towards Developing Drought-Smart Soybeans. *Frontiers in Plant Science*, 12, 750664. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.750664>
- Babalola, O., & Glick, B. (2012). The use of microbial inoculants in African agriculture: Current practice and future prospects. *Journal of Food Agriculture and Environment*, 10, 540–549.
- Bakker, P. A. H. M., Pieterse, C. M. J., de Jonge, R., & Berendsen, R. L. (2018). The Soil-Borne Legacy. *Cell*, 172(6), 1178–1180. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2018.02.024>

- Bal, H. B., Das, S., Dangar, T. K., & Adhya, T. K. (2013). ACC deaminase and IAA producing growth promoting bacteria from the rhizosphere soil of tropical rice plants. *Journal of basic microbiology*, 53(12), 972–984. <https://doi.org/10.1002/jobm.201200445>
- Batista, B. D., Bonatelli, M. L., & Quecine, M. C. (2021). Fast Screening of Bacteria for Plant Growth Promoting Traits. *Methods in Molecular Biology (Clifton, N.J.)*, 2232, 61–75. https://doi.org/10.1007/978-1-0716-1040-4_7
- Berendsen, R. L., Pieterse, C. M. J., & Bakker, P. A. H. M. (2012). The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends in Plant Science*, 17(8), 478–486. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.04.001>
- Berendsen, R. L., Vismans, G., Yu, K., et al. (2018). Disease-Induced Assemblage of a Plant-Beneficial Bacterial Consortium. *ISME Journal*, 12, 1496–1507. <https://doi.org/10.1038/s41396-018-0093-1>
- Berg, G., Rybakova, D., Fischer, D., Cernava, T., Vergès, M.-C. C., Charles, T., Chen, X., Cocolin, L., Eversole, K., Corral, G. H., Kazou, M., Kinkel, L., Lange, L., Lima, N., Loy, A., Macklin, J. A., Maguin, E., Mauchline, T., McClure, R., ... Schlöter, M. (2020). Microbiome definition re-visited: Old concepts and new challenges. *Microbiome*, 8, 103. <https://doi.org/10.1186/s40168-020-00875-0>
- Bernard, Dabin. (1980). Phosphorus deficiency in tropical soils as a constraint on agricultural output. *Soil Related Constraints to Good Production in the Tropics*, 217–230.
- Bertani, G. (1951). Studies on lysogenesis. I. The mode of phage liberation by lysogenic *Escherichia coli*. *Journal of Bacteriology*, 62(3), 293–300. <https://doi.org/10.1128/jb.62.3.293-300.1951>
- Bertin, C., Yang, X., & Weston, L. A. (2003). The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere. *Plant and Soil*, 256(1), 67–83. <https://doi.org/10.1023/A:1026290508166>
- Bhattacharyya, C., Banerjee, S., Acharya, U., Mitra, A., Mallick, I., Haldar, A., Haldar, S., Ghosh, A., & Ghosh, A. (2020). Evaluation of plant growth promotion properties and induction of antioxidative defense mechanism by tea rhizobacteria of Darjeeling, India. *Scientific Reports*, 10, 15536. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-72439-z>
- Böttcher, C., Chapman, A., Fellermeier, F., Choudhary, M., Scheel, D., & Glawischnig, E. (2014). The Biosynthetic Pathway of Indole-3-Carbaldehyde and Indole-3-Carboxylic Acid Derivatives in *Ara-bidopsis*. *Plant Physiology*, 165(2), 841–853. <https://doi.org/10.1104/pp.114.235630>
- Bottomley, P. J., & Myrold, D. D. (2015). Chapter 15—Biological N Inputs. Em E. A. Paul (Org.), *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry (Fourth Edition)* (p. 447–470). *Academic Press*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-415955-6.00015-3>
- Bouffaud, M., Poirier, M., Muller, D., & Moëgne-Loccoz, Y. (2014). Root microbiome relates to plant host evolution in maize and other *Poaceae*. *Environmental Microbiology*, 16(9), 2804–2814. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12442>
- Brandl, M.T., Quinones, B. & Lindow, S.E. (2001). Heterogeneous transcription of an indoleacetic acid biosynthetic gene in *Erwinia herbicola* on plant surfaces. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 98: 3454–3459. <https://doi.org/10.1073/pnas.061014498>
- Broek, A. V., Gysegom, P., Ona, O., Hendrickx, N., Prinsen, E., Van Impe, J., & Vanderleyden, J. (2005). Transcriptional Analysis of the *Azospirillum brasilense* Indole-3-Pyruvate Decarboxylase Gene and Identification of a cis-Acting Sequence Involved in Auxin Responsive Expression. *Molecular Plant-Microbe Interactions*®, 18(4), 311–323. <https://doi.org/10.1094/MPMI-18-0311>
- Brown, S.P., Grillo, M.A., Podowski, J.C. et al. Soil origin and plant genotype structure distinct microbiome compartments in the model legume *Medicago truncatula*. *Microbiome* 8, 139 (2020). <https://doi.org/10.1186/s40168-020-00915-9>

- Bulgarelli, D., Schlaeppi, K., Spaepen, S., van Themaat, E. V. L., & Schulze-Lefert, P. (2013). Structure and Functions of the Bacterial Microbiota of Plants. *Annual Review of Plant Biology*, 64(1), 807–838. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050312-120106>
- Camargo, A. P., de Souza, R. S. C., Jose, J., et al. (2023). Plant Microbiomes Harbor Potential to Promote Nutrient Turnover in Impoverished Substrates of a Brazilian Biodiversity Hotspot. *ISME Journal*, 17, 354–370. <https://doi.org/10.1038/s41396-022-01345-1>
- Castagno, L. N., Sannazzaro, A. I., Gonzalez, M. E., Pieckenstain, F. L., & Estrella, M. J. (2021). Phosphobacteria as key actors to overcome phosphorus deficiency in plants. *Annals of Applied Biology*, 178(2), 256–267. <https://doi.org/10.1111/aab.12673>
- Centro de Estudos Avançados em Economia Aplicada (Cepea) e Associação Brasileira das Indústrias de Óleos Vegetais (Abiove). Cadeia da soja e do biodiesel: PIB, empregos e comércio exterior – Primeiros Resultados e metodologia. 2023. Disponível em: < <https://www.cepea.esalq.usp.br/br/pib-da-cadeia-de-soja.aspx> >
- Chakraborty J. (2023). Microbiota and the plant immune system work together to defend against pathogens. *Archives of microbiology*, 205(10), 347. <https://doi.org/10.1007/s00203-023-03684-9>
- Chaudhary, P., Kumar, N. N., & Deobagkar, D. N. (1997). The glucanases of Cellulomonas. *Biotechnology Advances*, 15(2), 315–331. [https://doi.org/10.1016/S0734-9750\(97\)00010-4](https://doi.org/10.1016/S0734-9750(97)00010-4)
- Chen, H., Bullock, D. A., Jr, Alonso, J. M., & Stepanova, A. N. (2021). To Fight or to Grow: The Balancing Role of Ethylene in Plant Abiotic Stress Responses. *Plants (Basel, Switzerland)*, 11(1), 33. <https://doi.org/10.3390/plants11010033>
- Chen, Y. P., Rekha, P. D., Arun, A. B., Shen, F. T., Lai, W.-A., & Young, C. C. (2006). Phosphate solubilizing bacteria from subtropical soil and their tricalcium phosphate solubilizing abilities. *Applied Soil Ecology*, 34(1), 33–41. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2005.12.002>
- Chen, Y., Wang, J., Yang, N., Wen, Z., Sun, X., Chai, Y., & Ma, Z. (2018). Wheat microbiome bacteria can reduce virulence of a plant pathogenic fungus by altering histone acetylation. *Nature Communications*, 9, 3429. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-05683-7>
- Chi, F., Shen, S.-H., Cheng, H.-P., Jing, Y.-X., Yanni, Y. G., & Dazzo, F. B. (2005). Ascending Migration of Endophytic Rhizobia, from Roots to Leaves, inside Rice Plants and Assessment of Benefits to Rice Growth Physiology. *Applied and Environmental Microbiology*, 71(11), 7271–7278. <https://doi.org/10.1128/AEM.71.11.7271-7278.2005>
- Chialva, M., Lanfranco, L., & Bonfante, P. (2022). The plant microbiota: Composition, functions, and engineering. *Current Opinion in Biotechnology*, 73, 135–142. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2021.07.003>
- Choi, K., Khan, R., & Lee, S.-W. (2021). Dissection of plant microbiota and plant-microbiome interactions. *Journal of Microbiology (Seoul, Korea)*, 59(3), 281–291. <https://doi.org/10.1007/s12275-021-0619-5>
- Chung, H., Park, M., Madhaiyan, M., Seshadri, S., Song, J., Cho, H., & Sa, T. (2005). Isolation and characterization of phosphate solubilizing bacteria from the rhizosphere of crop plants of Korea. *Soil Biology and Biochemistry*, 37(10), 1970–1974. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.02.025>
- Companhia Nacional de Abastecimento (CONAB). (2021). Acompanhamento de safra brasileira: grãos, segundo levantamento, safra 2021/22 (Vol. 9, No. 2). Brasília.

- Compant, S., Clément, C., & Sessitsch, A. (2010). Plant growth-promoting bacteria in the rhizo- and endosphere of plants: Their role, colonization, mechanisms involved and prospects for utilization. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(5), 669–678. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.11.024>
- Compant, S., Reiter, B., Sessitsch, A., Nowak, J., Clément, C., & Ait Barka, E. (2005). Endophytic Colonization of *Vitis vinifera* L. by Plant Growth-Promoting Bacterium *Burkholderia* sp. Strain PsJN. *Applied and Environmental Microbiology*, 71(4), 1685–1693. <https://doi.org/10.1128/AEM.71.4.1685-1693.2005>
- CONAB - COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. Acompanhamento da Safra Brasileira de Grãos, Brasília, DF, v. 11, safra 2023/24, n. 2 segundo levantamento, novembro 2023.
- CONAB - COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. Acompanhamento da Safra Brasileira de Grãos, Brasília, DF, v. 9, safra 2021/22, n. 2 segundo levantamento, novembro 2022.
- Cordell, D., & White, S. (2014). Life's Bottleneck: Sustaining the World's Phosphorus for a Food Secure Future. *Annual Review of Environment and Resources*, 39(1), 161–188. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-010213-113300>
- Costacurta, A., & Vanderleyden, J. (1995). Synthesis of phytohormones by plant-associated bacteria. *Critical reviews in microbiology*, 21(1), 1–18. <https://doi.org/10.3109/10408419509113531>
- Cotrim, M. F., Gava, R., Campos, C. N. S., De David, C. H. O., Reis, I. D. A., Teodoro, L. P. R., et al. (2021). Physiological Performance of Soybean Genotypes Grown Under Irrigated and Rainfed Conditions. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 207, 34–43. <https://doi.org/10.1111/jac.12448>
- Dall'Agnol, A. (2016). *A Embrapa Soja no contexto do desenvolvimento da soja no Brasil: Histórico e contribuições* (1a edição). Embrapa.
- Das, P. P., Singh, K. R., Nagpure, G., Mansoori, A., Singh, R. P., Ghazi, I. A., Kumar, A., & Singh, J. (2022). Plant-soil-microbes: A tripartite interaction for nutrient acquisition and better plant growth for sustainable agricultural practices. *Environmental Research*, 214, 113821. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2022.113821>
- Dastogeer, K. M. G., Tumpa, F. H., Sultana, A., Akter, M. A., Chakraborty, A. (2020). Plant microbiome – an account of the factors that shape community composition and diversity. *Current Plant Biology*, 23, 100161. <https://doi.org/10.1016/j.cpb.2020.100161>
- de Andrade, L. A., Santos, C. H. B., Frezarin, E. T., Sales, L. R., & Rigobelo, E. C. (2023). Plant Growth-Promoting Rhizobacteria for Sustainable Agricultural Production. *Microorganisms*, 11(4), 1088. MDPI AG. Retrieved from <http://dx.doi.org/10.3390/microorganisms11041088>
- de Freitas, J. R., Banerjee, M. R., & Germida, J. J. (1997). Phosphate-solubilizing rhizobacteria enhance the growth and yield but not phosphorus uptake of canola (*Brassica napus* L.). *Biology and Fertility of Soils*, 24(4), 358–364. <https://doi.org/10.1007/s003740050258>
- de Souza, R. S. C., Armanhi, J. S. L., Damasceno, N. B., Imperial, J., & Arruda, P. (2019a). Genome Sequences of a Plant Beneficial Synthetic Bacterial Community Reveal Genetic Features for Successful Plant Colonization. *Frontiers in microbiology*, 10, 1779. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01779>
- Souza, G. K., Sampaio, J., Longoni, L., Ferreira, S., Alvarenga, S., & Beneduzi, A. (2019b). Soybean Inoculants in Brazil: An Overview of Quality Control. *Brazilian Journal of Microbiology*, 50(1), 205–211. <https://doi.org/10.1007/s42770-018-0028-z>
- Departamento de Agricultura dos Estados Unidos (USDA). (2021). Oilseeds: World Markets and Trade. USDA Foreign Agricultural Service, Washington.

- Devi, R., Kaur, T., Kour, D., Yadav, A., Yadav, A. N., Suman, A., Ahluwalia, A. S., Saxena, A. K. (2022). Minerals solubilizing and mobilizing microbiomes: A sustainable approach for managing minerals' deficiency in agricultural soil. *Journal of Applied Microbiology*, 133(3), 1245–1272. <https://doi.org/10.1111/jam.15627>
- Di, DW., Zhang, C., Luo, P. et al. The biosynthesis of auxin: how many paths truly lead to IAA? *Plant Growth Regulation* 78, 275–285 (2016). <https://doi.org/10.1007/s10725-015-0103-5>
- Duca, D. R., & Glick, B. R. (2020). Indole-3-acetic acid biosynthesis and its regulation in plant-associated bacteria. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 104(20), 8607–8619. <https://doi.org/10.1007/s00253-020-10869-5>
- Duca, D., Lorv, J., Patten, C. L., Rose, D., & Glick, B. R. (2014). Indole-3-acetic acid in plant-microbe interactions. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 106(1), 85–125. <https://doi.org/10.1007/s10482-013-0095-y>
- Duy, M. V., Hoi, N. T., Ve, N. B., Thuc, L. V., & Trang, N. Q. (2016). Influence of *Cellulomonas flavigena*, *Azospirillum* sp. and *Pseudomonas* sp. on rice growth and yield grown in submerged soil amended with rice straw. *Recent trends in PGPR research for sustainable crop productivity*, 238.
- Egamberdieva, D., Wirth, S. J., Alqarawi, A. A., Abd_Allah, E. F., & Hashem, A. (2017). Phytohormones and Beneficial Microbes: Essential Components for Plants to Balance Stress and Fitness. *Frontiers in Microbiology*, 8, 2104. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02104>
- Egamberdiyeva, D., & Höflich, G. (2002). Root colonization and growth promotion of winter wheat and pea by *Cellulomonas* spp. At different temperatures. *Plant Growth Regulation*, 38(3), 219–224. <https://doi.org/10.1023/A:1021538226573>
- Eichmann, R., Richards, L., & Schäfer, P. (2021). Hormones as go-betweens in plant microbiome assembly. *The Plant journal: for cell and molecular biology*, 105(2), 518–541. <https://doi.org/10.1111/tpj.15135>
- Eida, A. A., Bougouffa, S., Alam, I., Hirt, H., & Saad, M. M. (2021). Complete Genome Sequence of *Cellulomonas* sp. JZ18, a Root Endophytic Bacterium Isolated from the Perennial Desert Tussock-Grass *Panicum turgidum*. *Current Microbiology*, 78(4), 1135–1141. <https://doi.org/10.1007/s00284-021-02429-5>
- Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa). (2003). Tecnologias de produção de soja na região central do Brasil. Londrina.
- Eroglu, S., Sahin, U., Tunc, T., & Sahin, F. (2012). Bacterial application increased the flow rate of CaCO₃-clogged emitters of drip irrigation system. *Journal of Environmental Management*, 98, 37–42. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2011.12.014>
- Fenn, P., Durbin, R. D., & Kuntz, J. E. (1978). Conversion of tryptophan to indole-3-acetic acid and other metabolites by *Ceratocystis fagacearum*. *Physiological Plant Pathology*, 12(3), 297–309. [https://doi.org/10.1016/0048-4059\(78\)90005-X](https://doi.org/10.1016/0048-4059(78)90005-X)
- Finkel, O. M., Castrillo, G., Herrera Paredes, S., Salas González, I., & Dangl, J. L. (2017). Understanding and exploiting plant beneficial microbes. *Current Opinion in Plant Biology*, 38, 155–163. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2017.04.018>
- Fitzpatrick, C. R., Mustafa, Z., & Viliunas, J. (2019). Soil microbes alter plant fitness under competition and drought. *Journal of Evolutionary Biology*, 32(5), 438–450. <https://doi.org/10.1111/jeb.13426>
- Flores, S. W. S. (2015). Composição e funcionalidade do microbioma da rizosfera de feijão selvagem e cultivado [Mestrado em Microbiologia Agrícola, Universidade de São Paulo]. <https://doi.org/10.11606/D.11.2015.tde-21092015-161035>

- Freitas, A. S. de Zagatto, L. F. G., Rocha, G. S., Muchalak, F., Silva, S. dos S., Muniz, A. W., Hanada, R. E., & Tsai, S. M. (2023). Amazonian dark earths enhance the establishment of tree species in forest ecological restoration. *Frontiers in Soil Science*, 3. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fsoil.2023.1161627>
- Fu, R., Feng, H., Dini-Andreote, F., Wang, Z., Bo, C., Cao, W., Yang, K., Liu, M., Yang, T., Shen, Q., Xu, Y., & Wei, Z. (2021). Modulation of the Tomato Rhizosphere Microbiome via Changes in Root Exudation Mediated by the Ethylene Receptor NR. *Microorganisms*, 9(12), 2456. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9122456>
- Fu, S.-F., Wei, J.-Y., Chen, H.-W., Liu, Y.-Y., Lu, H.-Y., & Chou, J.-Y. (2015). Indole-3-acetic acid: A widespread physiological code in interactions of fungi with other organisms. *Plant Signaling & Behavior*, 10(8), e1048052. <https://doi.org/10.1080/15592324.2015.1048052>
- Gamir, J., Pastor, V., Cerezo, M., & Flors, V. (2012). Identification of indole-3-carboxylic acid as mediator of priming against *Plectosphaerella cucumerina*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 61, 169–179. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.10.004>
- Gang, S., Sharma, S., Saraf, M., Buck, M., & Schumacher, J. (2019). Analysis of Indole-3-acetic Acid (IAA) Production in Klebsiellaby LC-MS/MS and the Salkowski Method. *Bio-Protocol*, 9(9), e3230. <https://doi.org/10.21769/BioProtoc.3230>
- Gang, S., Sharma, S., Saraf, M., Buck, M., & Schumacher, J. (2019). Analysis of Indole-3-acetic Acid (IAA) Production in Klebsiellaby LC-MS/MS and the Salkowski Method. *Bio-Protocol*, 9(9), e3230. <https://doi.org/10.21769/BioProtoc.3230>
- Gazzoni, D. L., & Dall'Agnol, A. (2018). A saga da soja – de 1050 a.C a 2050 d. C. Embrapa.
- Gholamalizadeh, R., Khodakaramian, G., & Ebadi, A. A. (2017). Assessment of Rice Associated Bacterial Ability to Enhance Rice Seed Germination and Rice Growth Promotion. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 60, e17160410. <https://doi.org/10.1590/1678-4324-2017160410>
- Gilbert, S., Poulev, A., Chrisler, W., Acosta, K., Orr, G., Lebeis, S., & Lam, E. (2022). Auxin-Producing Bacteria from Duckweeds Have Different Colonization Patterns and Effects on Plant Morphology. *Plants (Basel, Switzerland)*, 11(6), 721. <https://doi.org/10.3390/plants11060721>
- Gilbert, S., Xu, J., Acosta, K., Poulev, A., Lebeis, S., & Lam, E. (2018). Bacterial Production of Indole Related Compounds Reveals Their Role in Association Between Duckweeds and Endophytes. *Frontiers in Chemistry*, 6. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fchem.2018.00265>
- Glick, B. R. (1995). The enhancement of plant growth by free-living bacteria. *Canadian Journal of Microbiology*, 41(2), 109–117. <https://doi.org/10.1139/m95-015>
- Glick, B. R. (2014). Bacteria with ACC deaminase can promote plant growth and help to feed the world. *Microbiological Research*, 169(1), 30–39. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2013.09.009>
- Glick, B. R., Penrose, D. M., & Li, J. (1998). A Model for the Lowering of Plant Ethylene Concentrations by Plant Growth-promoting Bacteria. *Journal of Theoretical Biology*, 190(1), 63–68. <https://doi.org/10.1006/jtbi.1997.0532>
- Glick, B. R., Todorovic, B., Czarny, J., Cheng, Z., Duan, J., & McConkey, B. (2007). Promotion of Plant Growth by Bacterial ACC Deaminase. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 26(5–6), 227–242. <https://doi.org/10.1080/07352680701572966>
- Glick, B., & Nascimento, F. (2021). *Pseudomonas* 1-Aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) Deaminase and Its Role in Beneficial Plant-Microbe Interactions. *Microorganisms*, 9, 2467. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9122467>

- Glickmann, E., & Dessaux, Y. (1995). A critical examination of the specificity of the salkowski reagent for indolic compounds produced by phytopathogenic bacteria. *Applied and Environmental Microbiology*, 61(2), 793–796. <https://doi.org/10.1128/aem.61.2.793-796.1995>
- Gómez-Godínez, L. J., Aguirre-Noyola, J. L., Martínez-Romero, E., Arteaga-Garibay, R. I., Ireta-Moreno, J., & Ruvalcaba-Gómez, J. M. (2023). A Look at Plant-Growth-Promoting Bacteria. *Plants*, 12(8). <https://doi.org/10.3390/plants12081668>
- Gómez-Merino, F. C., Trejo-Téllez, L. I., & Alarcón, A. (2015). Plant and microbe genomics and beyond: Potential for developing a novel molecular plant nutrition approach. *Acta Physiologiae Plantarum*, 37(10), 208. <https://doi.org/10.1007/s11738-015-1952-2>
- Gontia-Mishra, I., Sapre, S., Kachare, S., & Tiwari, S. (2017). Molecular diversity of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) deaminase producing PGPR from wheat (*Triticum aestivum* L.) rhizosphere. *Plant and Soil*, 414(1), 213–227. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-3119-3>
- Gu, Z. (2022). Complex heatmap visualization. *iMeta*, 1(3), e43. <https://doi.org/10.1002/imt2.43>
- Gula, T. Lori. (2023, fevereiro 6). *Researchers Helping Protect Crops from Pests*. United States Department of Agriculture (USDA). <https://www.nifa.usda.gov/about-nifa/blogs/researchers-helping-protect-crops-pests>
- Gupta, N., Sahoo, D., & Basak, U. C. (2015). Evaluation of in vitro solubilization potential of phosphate solubilising *Streptomyces* isolated from phyllosphere of *Heritiera fomes* (mangrove). *African Journal of Microbiology Research*, 4(3), 136-142.
- Gupta, R., Anshu, Noureldeen, A., & Darwish, H. (2021). Rhizosphere mediated growth enhancement using phosphate solubilizing rhizobacteria and their tri-calcium phosphate solubilization activity under pot culture assays in Rice (*Oryza sativa*.). *Saudi Journal of Biological Sciences*, 28(7), 3692–3700. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2021.05.052>
- Gupta, S., & Pandey, S. (2019). ACC Deaminase Producing Bacteria with Multifarious Plant Growth Promoting Traits Alleviates Salinity Stress in French Bean (*Phaseolus vulgaris*) Plants. *Frontiers in Microbiology*, 10. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmicb.2019.01506>
- Haas, D., & Keel, C. (2003). Regulation of antibiotic production in root-colonizing *Pseudomonas* spp. and relevance for biological control of plant disease. *Annual Reviews of Phytopathology* 41: 117–153. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.41.052002.095656>
- Haas, D., & Défago, G. (2005). Biological control of soil-borne pathogens by fluorescent pseudomonads. *Nature Reviews Microbiology*, 3(4), 307-319.
- Hacquard, S., Spaepen, S., Garrido-Oter, R., & Schulze-Lefert, P. (2017). Interplay Between Innate Immunity and the Plant Microbiota. *Annual Review of Phytopathology*, 55, 565–589. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-080516-035623>
- Haney, C. H., Samuel, B. S., Bush, J., & Ausubel, F. M. (2015). Associations with rhizosphere bacteria can confer an adaptive advantage to plants. *Nature Plants*, 1(6). <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.51>
- Hardoim, P. R., Overbeek, L. S. van, & Elsas, J. D. van. (2008). Properties of bacterial endophytes and their proposed role in plant growth. *Trends in Microbiology*, 16(10), 463–471. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2008.07.008>
- Harman, G., Khadka, R., Doni, F., & Uphoff, N. (2021). Benefits to Plant Health and Productivity from Enhancing Plant Microbial Symbionts. *Frontiers in Plant Science*, 11, 610065. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.610065>

- Hartmann, A., Klink, S., & Rothballer, M. (2021). Importance of N-Acyl-Homoserine Lactone-Based Quorum Sensing and Quorum Quenching in Pathogen Control and Plant Growth Promotion. *Pathogens*, 10(12). <https://doi.org/10.3390/pathogens10121561>
- Hartmann, A., Rothballer, M., & Schmid, M. (2008). Lorenz Hiltner, a pioneer in rhizosphere microbial ecology and soil bacteriology research. *Plant and Soil*, 312(1), 7–14. <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9514-z>
- Hassani, M. A., Durán, P., & Hacquard, S. (2018). Microbial interactions within the plant holobiont. *Microbiome*, 6(1), 58. <https://doi.org/10.1186/s40168-018-0445-0>
- Helfrich, E.J.N., Vogel, C.M., Ueoka, R. et al. (2018). Bipartite interactions, antibiotic production and biosynthetic potential of the *Arabidopsis* leaf microbiome. *Nature Microbiology* 3, 909–919. <https://doi.org/10.1038/s41564-018-0200-0>
- Hirakuri, M. H., & Lazzarotto, J. J. (2014). *O agronegócio da soja nos contextos mundial e brasileiro*.
- Hirakuri, M. H., Conte, O., Prando, A. M., Castro, C. de, & Balbinot Junior, A. A. (Eds.). (2018). Diagnóstico da produção de soja na macrorregião sojícola 5 (Embrapa Soja. Documentos, 405). Embrapa Soja.
- Hirakuri, M. H., Conte, O., Prando, A. M., Castro, C. de, & Balbinot Junior, A. A. (Eds.). (2019a). Diagnóstico da produção de soja na macrorregião sojícola 1 (Embrapa Soja. Documentos, 423). Embrapa Soja.
- Hirakuri, M. H., Conte, O., Prando, A. M., Castro, C. de, & Balbinot Junior, A. A. (Eds.). (2019b). Diagnóstico da produção de soja na macrorregião sojícola 4 (Embrapa Soja. Documentos, 412). Embrapa Soja.
- Hirakuri, M. H., Conte, O., Prando, A. M., Castro, C. de, Balbinot Junior, A. A., & Marcelo Hiroshi Hirakuri, C. O. C. (2020). *Diagnóstico da produção de soja nas macrorregiões sojícolas 2 e 3*. <http://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/handle/doc/1131491>
- Hong Xie, J.J; Pasternak, Bernard R. Glick. (1996). Isolation and Characterization of Mutants of the Plant Growth-Promoting Rhizobacterium *Pseudomonas putida* GR12-2 That Overproduce Indoleacetic Acid. *Current Microbiology*, 32, 67–71.
- Honma, M., & Shimomura, T. (1978). Metabolism of 1-Aminocyclopropane-1-carboxylic Acid. *Agricultural and Biological Chemistry*, 42(10), 1825–1831. <https://doi.org/10.1080/00021369.1978.10863261>
- Hontzeas, N., Zoidakis, J., Glick, B. R., & Abu-Omar, M. M. (2004). Expression and characterization of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase from the rhizobacterium *Pseudomonas putida* UW4: A key enzyme in bacterial plant growth promotion. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Proteins and Proteomics*, 1703(1), 11–19. <https://doi.org/10.1016/j.bbapap.2004.09.015>
- Ibrahim, M., Iqbal, M., Tang, Y. T., Khan, S., Guan, D. X., & Li, G. (2022). Phosphorus Mobilization in Plant–Soil Environments and Inspired Strategies for Managing Phosphorus: A Review. *Agronomy*, 12(10), 2539. <https://doi.org/10.3390/agronomy12102539>
- Illmer, P., & Schinner, F. (1992). Solubilization of inorganic phosphates by microorganisms isolated from forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 24(4), 389–395. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(92\)90199-8](https://doi.org/10.1016/0038-0717(92)90199-8)
- Imperlini, E., Bianco, C., Lonardo, E., Camerini, S., Cermola, M., Moschetti, G., & Defez, R. (2009). Effects of indole-3-acetic acid on *Sinorhizobium meliloti* survival and on symbiotic nitrogen fixation

- and stem dry weight production. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 83(4), 727–738. <https://doi.org/10.1007/s00253-009-1974-z>
- Jacobson, A. D., & Wu, L. (2009). Microbial dissolution of calcite at T=28°C and ambient pCO₂. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 73(8), 2314–2331. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2009.01.020>
- Jacobson, C. B., Pasternak, J., & Glick, B. R. (1994). Partial purification and characterization of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase from the plant growth promoting rhizobacterium *Pseudomonas putida* GR12-2. *Canadian Journal of Microbiology*, 40(12), 1019–1025. <https://doi.org/10.1139/m94-162>
- Javot, H., Pumplin, N., & Harrison, M. J. (2007). Phosphate in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: Transport properties and regulatory roles. *Plant, Cell & Environment*, 30(3), 310–322. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2006.01617.x>
- Jha, Dr. C., & Saraf, M. (2015). Plant growth promoting Rhizobacteria (PGPR): A review. *Journal of Agricultural Research*, 5, 108-119. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.5171.2164>
- Jiao, W., Chen, W., Chang, A. C., & Page, A. L. (2012). Environmental risks of trace elements associated with long-term phosphate fertilizers applications: a review. *Environmental pollution* (Barking, Essex: 1987), 168, 44–53. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2012.03.052>
- Jin, Z., Zhuang, Q., Wang, J., Archontoulis, S. V., Zobel, Z., & Kotamarthi, V. R. (2017). The Combined and Separate Impacts of Climate Extremes on the Current and Future US Rainfed Maize and Soybean Production Under Elevated CO₂. *Global Change Biology*, 23, 2687–2704. <https://doi.org/10.1111/gcb.13617>
- Kang BR, Yang KY, Cho BH, Han TH, Kim IS, Lee MC, Anderson AJ & Kim YC (2006). Production of indole-3-acetic acid in the plant-beneficial strain *Pseudomonas chlororaphis* O6 is negatively regulated by the global sensor kinase GacS. *Current Microbiology* 52: 473–476. <https://doi.org/10.1007/s00284-005-0427-x>
- Khalid, A., Tahir, S., Arshad, M., Zahir, A. Z. (2004) Relative efficiency of rhizobacteria for auxin biosynthesis in rhizosphere and non-rhizosphere soils. *Australian Journal of Soil Research* 42, 921-926. <https://doi.org/10.1071/SR04019>
- Kim, J., & Park, W. (2015). Indole: A signaling molecule or a mere metabolic byproduct that alters bacterial physiology at a high concentration? *Journal of Microbiology*, 53(7), 421–428. <https://doi.org/10.1007/s12275-015-5273-3>
- Klee, H. J., Hayford, M. B., Kretzmer, K. A., Barry, G. F., & Kishore, G. M. (1991). Control of ethylene synthesis by expression of a bacterial enzyme in transgenic tomato plants. *The Plant Cell*, 3(11), 1187–1193. <https://doi.org/10.1105/tpc.3.11.1187>
- Knights, H. E., Jorin, B., Haskett, T. L., & Poole, P. S. (2021). Deciphering Bacterial Mechanisms of Root Colonization. *Environmental Microbiology Reports*, 13(4), 428–444. <https://doi.org/10.1111/1758-2229.12934>
- Köhl, J., Kolnaar, R., & Ravensberg, W. J. (2019). Mode of Action of Microbial Biological Control Agents Against Plant Diseases: Relevance Beyond Efficacy. *Frontiers in Plant Science*, 10. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2019.00845>
- Kong, H. G., Kim, B. K., Song, G. C., Lee, S., & Ryu, C.-M. (2016). Aboveground Whitefly Infestation-Mediated Reshaping of the Root Microbiota. *Frontiers in Microbiology*, 7. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmicb.2016.01314>

- Kuklinsky-Sobral, J., Araújo, W. L., Mendes, R., Geraldi, I. O., Pizzirani-Kleiner, A. A., & Azevedo, J. L. (2004). Isolation and characterization of soybean-associated bacteria and their potential for plant growth promotion. *Environmental Microbiology*, 6(12), 1244–1251. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2004.00658.x>
- Kumar, A., Droby, S., Singh, V. K., & White, J. F. (2020). Entry, Colonization, and Distribution of Endophytic Microorganisms in Plants. In A. Kumar & R. E. K. (Eds.), *Microbial Endophytes* (pp. 1-33). Woodhead Publishing. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-819654-0.00001-6>
- Kumar, S., Chaudhary, D., Shmi, R., Jangra, R., Kumari, A., & Kumar, R. (2018). Exploring Phyllosphere Bacteria for Growth Promotion and Yield of Potato (*Solanum tuberosum* L.). *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 7(04), 1065–1071. <https://doi.org/10.20546/ijcmas.2018.704.117>
- Kumar, V., Behl, R. K., & Narula, N. (2001). Establishment of phosphate-solubilizing strains of *Azotobacter chroococcum* in the rhizosphere and their effect on wheat cultivars under greenhouse conditions. *Microbiological Research*, 156(1), 87–93. <https://doi.org/10.1078/0944-5013-00081>
- Lambrecht, M., Okon, Y., Broek, A. V., & Vanderleyden, J. (2000). Indole-3-acetic acid: A reciprocal signalling molecule in bacteria–plant interactions. *Trends in Microbiology*, 8(7), 298–300. [https://doi.org/10.1016/S0966-842X\(00\)01732-7](https://doi.org/10.1016/S0966-842X(00)01732-7)
- Lazcano, C., Boyd, E., Holmes, G. et al. (2021). The rhizosphere microbiome plays a role in the resistance to soil-borne pathogens and nutrient uptake of strawberry cultivars under field conditions. *Scientific Reports*, 11, 3188. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-82768-2>
- Lee, B., Lee, S., & Ryu, C.M. (2012). Foliar aphid feeding recruits rhizosphere bacteria and primes plant immunity against pathogenic and non-pathogenic bacteria in pepper. *Annals of Botany*, 110(2), 281–290. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs055>
- Levy, A., Salas Gonzalez, I., Mittelviehhaus, M., Clingenpeel, S., Herrera Paredes, S., Miao, J., Wang, K., Devescovi, G., Stillman, K., Monteiro, F., Rangel Alvarez, B., Lundberg, D. S., Lu, T.-Y., Lebeis, S., Jin, Z., McDonald, M., Klein, A. P., Feltcher, M. E., Rio, T. G., ... Dangl, J. L. (2018). Genomic features of bacterial adaptation to plants. *Nature Genetics*, 50(1). <https://doi.org/10.1038/s41588-017-0012-9>
- Li, H., He, Y., Yan, Z., Yang, Z., Tian, F., Liu, X., & Wu, Z. (2023). Insight into the microbial mechanisms for the improvement of spent mushroom substrate composting efficiency driven by phosphate-solubilizing *Bacillus subtilis*. *Journal of Environmental Management*, 336, 117561. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2023.117561>
- Li, H., La, S., Zhang, X. et al. (2021). Salt-induced recruitment of specific root-associated bacterial consortium capable of enhancing plant adaptability to salt stress. *ISME Journal*, 15, 2865–2882. <https://doi.org/10.1038/s41396-021-00974-2>
- Li, H., S. La, X. Zhang, L. Gao, and Y. Tian (2021). Salt-Induced Recruitment of Specific Root-Associated Bacterial Consortium Capable of Enhancing Plant Adaptability to Salt Stress. *The ISME Journal* 15: 2865–82.
- Li, J., Wang, C., Liang, W., & Liu, S. (2021). Rhizosphere Microbiome: The Emerging Barrier in Plant-Pathogen Interactions. *Frontiers in Microbiology*, 12, 772420. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.772420>
- Lisov, A. V., Belova, O. V., Lisova, Z. A., Vinokurova, N. G., Nagel, A. S., Andreeva-Kovalevskaya, Z. I., Budarina, Z. I., Nagornykh, M. O., Zakharova, M. V., Shadrin, A. M., Solonin, A. S., & Leontievsky, A. A. (2017). Xylanases of *Cellulomonas flavigena*: expression, biochemical characterization, and biotechnological potential. *AMB Express*, 7(1), 5. <https://doi.org/10.1186/s13568-016-0308-7>

- Liu, C.-Y., Zhang, F., Zhang, D.-J., Srivastava, A. K., Wu, Q.-S., & Zou, Y.-N. (2018). Mycorrhiza stimulates root-hair growth and IAA synthesis and transport in trifoliate orange under drought stress. *Scientific Reports*, 8(1), Artigo 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-20456-4>
- Liu, F., Hewezi, T., Lebeis, S. L., Pantalone, V., Grewal, P. S., & Staton, M. E. (2019). Soil indigenous microbiome and plant genotypes cooperatively modify soybean rhizosphere microbiome assembly. *BMC Microbiology*, 19(1), 201. <https://doi.org/10.1186/s12866-019-1572-x>
- Liu, H., Brettell, L. E., Qiu, Z., & Singh, B. K. (2020). Microbiome-mediated stress resistance in plants. *Trends in plant science*, 25(8), 733–743. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.03.014>
- Liu, H., Li, J., Carvalhais, L. C., Percy, C. D., Prakash Verma, J., Schenk, P. M., & Singh, B. K. (2021). Evidence for the plant recruitment of beneficial microbes to suppress soil-borne pathogens. *The New phytologist*, 229(5), 2873–2885. <https://doi.org/10.1111/nph.17057>
- Liu, Y., Villalba, G., Ayres, R.U. and Schroder, H. (2008), Global Phosphorus Flows and Environmental Impacts from a Consumption Perspective. *Journal of Industrial Ecology*, 12: 229-247. <https://doi.org/10.1111/j.1530-9290.2008.00025.x>
- Lopes, M. J. S., Dias-Filho, M. B., & Gurgel, E. S. C. (2021). Successful Plant Growth-Promoting Microbes: Inoculation Methods and Abiotic Factors. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 5, 606454. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2021.606454>
- Maheshwari, R., Bhutani, N., & Suneja, P. (2020). Isolation and Characterization of ACC Deaminase Producing Endophytic *Bacillus mojavensis* PRN2 from *Pisum sativum*. *Iranian Journal of Biotechnology*, 18(2), 11–20. <https://doi.org/10.30498/ijb.2020.137279.2308>
- Malacrinò, A., Mosca, S., Li Destri Nicosia, M. G., Agosteo, G. E., & Schena, L. (2022). Plant Genotype Shapes the Bacterial Microbiome of Fruits, Leaves, and Soil in Olive Plants. *Plants (Basel, Switzerland)*, 11(5), 613. <https://doi.org/10.3390/plants11050613>
- Marques, A. P. G. C., Pires, C., Moreira, H., Rangel, A. O. S. S., & Castro, P. M. L. (2010). Assessment of the plant growth promotion abilities of six bacterial isolates using *Zea mays* as indicator plant. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(8), 1229–1235. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.04.014>
- Mendes, L. W., Kuramae, E. E., Navarrete, A. A., van Veen, J. A., & Tsai, S. M. (2014). Taxonomical and functional microbial community selection in soybean rhizosphere. *The ISME Journal*, 8(8), Artigo 8. <https://doi.org/10.1038/ismej.2014.17>
- Mendes, R., Garbeva, P., & Raaijmakers, J. M. (2013). The rhizosphere microbiome: Significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms. *FEMS Microbiology Reviews*, 37(5), 634–663. <https://doi.org/10.1111/1574-6976.12028>
- Mercier, J., & Lindow, S. E. (2000). Role of Leaf Surface Sugars in Colonization of Plants by Bacterial Epiphytes. *Applied and Environmental Microbiology*, 66(1), 369–374. <https://doi.org/10.1128/AEM.66.1.369-374.2000>
- Moroenyane, I., Mendes, L., Tremblay, J., Tripathi, B., & Yergeau, É. (2021). Plant Compartments and Developmental Stages Modulate the Balance between Niche-Based and Neutral Processes in Soybean Microbiome. *Microbial Ecology*, 82(2), 416–428. <https://doi.org/10.1007/s00248-021-01688-w>
- Nascimento, F. X., Glick, B. R., & Rossi, M. J. (2019). Isolation and characterization of novel soil- and plant-associated bacteria with multiple phytohormone-degrading activities using a targeted methodology. *Access Microbiology*, 1(7), e000053. <https://doi.org/10.1099/acmi.0.000053>

- Nautiyal, C. S. (1999). An efficient microbiological growth medium for screening phosphate solubilizing microorganisms. *FEMS Microbiology Letters*, 170(1), 265–270. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.1999.tb13383.x>
- Navarrete, A. A., Cannavan, F. S., Taketani, R. G., & Tsai, S. M. (2010). A Molecular Survey of the Diversity of Microbial Communities in Different Amazonian Agricultural Model Systems. *Diversity*, 2(5), Artigo 5. <https://doi.org/10.3390/d2050787>
- Norman L. Johnson, Adrienne W. Kemp, Samuel Kotz. (2005). Hypergeometric Distributions. Em *Univariate Discrete Distributions* (p. 251–301). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/0471715816.ch6>
- Numponsak, T., Kumla, J., Suwannarach, N., Matsui, K., & Lumyong, S. (2018). Biosynthetic pathway and optimal conditions for the production of indole-3-acetic acid by an endophytic fungus, *Colletotrichum fructicola* CMU-A109. *PLoS ONE*, 13(10), e0205070. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0205070>
- Oliveira, A. L. M. de, Canuto, E. de L., Reis, V. M., & Baldani, J. I. (2003). Response of micropropagated sugarcane varieties to inoculation with endophytic diazotrophic bacteria. *Brazilian Journal of Microbiology*, 34, 59–61. <https://doi.org/10.1590/S1517-83822003000500020>
- Onofre-Lemus, J., Hernández-Lucas, I., Girard, L., & Caballero-Mellado, J. (2009). ACC (1-aminocyclopropane-1-carboxylate) deaminase activity, a widespread trait in *Burkholderia* species, and its growth-promoting effect on tomato plants. *Applied and Environmental Microbiology*, 75(20), 6581–6590. <https://doi.org/10.1128/AEM.01240-09>
- Orozco-Mosqueda, M. D. C., Rocha-Granados, M. D. C., Glick, B. R., & Santoyo, G. (2018). Microbiome engineering to improve biocontrol and plant growth-promoting mechanisms. *Microbiological research*, 208, 25–31. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2018.01.005>
- Orozco-Mosqueda, Ma. del C., Glick, B. R., & Santoyo, G. (2020). ACC deaminase in plant growth-promoting bacteria (PGPB): An efficient mechanism to counter salt stress in crops. *Microbiological Research*, 235, 126439. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126439>
- Overvoorde, P., Fukaki, H., & Beeckman, T. (2010). Auxin Control of Root Development. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 2(6), a001537–a001537. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a001537>
- Pandey, R., Swamy, K. V., & Khetmalas, M. (2013). Indole: A novel signaling molecule and its applications. *Indian Journal of Biotechnology*, 12, 297–310.
- Panhwar, Q., Othman, R., A Rahman, Z., Meon, S., & Ismail, M. (2012). Isolation and characterization of phosphate-solubilizing bacteria from aerobic rice. *African Journal of Biotechnology*, 11, 2711–2719. <https://doi.org/10.5897/AJB10.2218>
- Pantigoso, H. A., Manter, D. K., Fonte, S. J., et al. (2023). Root Exudate-Derived Compounds Stimulate the Phosphorus Solubilizing Ability of Bacteria. *Scientific Reports*, 13, 4050. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-30915-2>
- Park, S., Kim, A.-L., Hong, Y.-K., Shin, J.-H., & Joo, S.-H. (2021). A highly efficient auxin-producing bacterial strain and its effect on plant growth. *Journal of Genetic Engineering & Biotechnology*, 19, 179. <https://doi.org/10.1186/s43141-021-00252-w>
- Pascale, A., Proietti, S., Pantelides, I. S., & Stringlis, I. A. (2020). Modulation of the Root Microbiome by Plant Molecules: The Basis for Targeted Disease Suppression and Plant Growth Promotion. *Frontiers in Plant Science*, 10, 1741. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01741>

- Passari, A. K., Mishra, V. K., Gupta, V. K., Yadav, M. K., Saikia, R., & Singh, B. P. (2015). In Vitro and In Vivo Plant Growth Promoting Activities and DNA Fingerprinting of Antagonistic Endophytic Actinomycetes Associates with Medicinal Plants. *PLoS ONE*, 10(9), e0139468. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0139468>
- Patten, C. L., & Glick, B. R. (1996). Bacterial biosynthesis of indole-3-acetic acid. *Canadian Journal of Microbiology*, 42(3), 207–220. <https://doi.org/10.1139/m96-032>
- Patten, C. L., & Glick, B. R. (2002). Role of *Pseudomonas putida* indoleacetic acid in development of the host plant root system. *Applied and environmental microbiology*, 68(8), 3795–3801. <https://doi.org/10.1128/AEM.68.8.3795-3801.2002>
- Pattnaik, S., Mohapatra, B., & Gupta, A. (2021). Plant Growth-Promoting Microbe Mediated Uptake of Essential Nutrients (Fe, P, K) for Crop Stress Management: Microbe–Soil–Plant Continuum. *Frontiers in Agronomy*, 3, 689972. <https://doi.org/10.3389/fagro.2021.689972>
- Peer, R. V., Niemann, G. J., & Schippers, B. (1991). Induced Resistance and Phytoalexin Accumulation in Biological Control of Fusarium Wilt of Carnation by *Pseudomonas* sp. Strain WCS417r. *Phytopathology*, 81(7).
- Penrose, D. M., & Glick, B. R. (2003). Methods for isolating and characterizing ACC deaminase-containing plant growth-promoting rhizobacteria. *Physiologia Plantarum*, 118(1), 10–15. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2003.00086.x>
- Peper, A., Brenneman, T., & Yang, L. (2022). Calcite dissolving bacteria from peanut (*Arachis hypogaea*) pegging zone influences soil calcium level. *Frontiers in Microbiomes*, 1. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/frmbi.2022.1019134>
- Pereira, L. B., Thomazella, D. P. T., & Teixeira, P. J. P. L. (2023). Plant-microbiome crosstalk and disease development. *Current Opinion in Plant Biology*, 72, 102351. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2023.102351>
- Perrot-Rechenmann C. (2010). Cellular responses to auxin: division versus expansion. *Cold Spring Harbor perspectives in biology*, 2(5), a001446. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a001446>
- Persello-Cartieaux, F., Nussaume, L., & Robaglia, C. (2003). Tales from the underground: Molecular plant–rhizobacteria interactions. *Plant, Cell & Environment*, 26(2), 189–199. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.00956.x>
- Pii, Y., Mimmo, T., Tomasi, N., Terzano, R., Cesco, S., & Crecchio, C. (2015). Microbial interactions in the rhizosphere: Beneficial influences of plant growth-promoting rhizobacteria on nutrient acquisition process. A review. *Biology and Fertility of Soils*, 51(4), 403–415. <https://doi.org/10.1007/s00374-015-0996-1>
- Pípolo, A. E., & Mandarino, J. M. G. (2016). Os teores de proteína da soja e a qualidade para a indústria. Embrapa Soja-Artigo em periódico indexado (ALICE).
- Porfírio, S., Gomes da Silva, M. D. R., Peixe, A., Cabrita, M. J., & Azadi, P. (2016). Current analytical methods for plant auxin quantification – A review. *Analytica Chimica Acta*, 902, 8–21. <https://doi.org/10.1016/j.aca.2015.10.035>
- Prinsen, E., Chauvaux, N., Schmidt, J., John, M., Wieneke, U., De Greef, J., Schell, J., & Van Onckelen, H. (1991). Stimulation of indole-3-acetic acid production in *Rhizobium* by flavonoids. *FEBS Letters*, 282(1), 53–55. [https://doi.org/10.1016/0014-5793\(91\)80442-6](https://doi.org/10.1016/0014-5793(91)80442-6)

- Prinsen, E., Costacurta, A., Michiels, K., Vanderleyden, J., & Van Onckelen, H. (1993). *Azospirillum brasilense* indole-3-acetic acid biosynthesis: evidence for a non-tryptophan dependent pathway. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 6(4), 609–615.
- Qi, M., Berry, J. C., Veley, K. M., O'Connor, L., Finkel, O. M., Salas-González, I., Kuhs, M., Jupe, J., Holcomb, E., Glavina del Rio, T., Creech, C., Liu, P., Tringe, S. G., Dangl, J. L., Schachtman, D. P., & Bart, R. S. (2022). Identification of beneficial and detrimental bacteria impacting sorghum responses to drought using multi-scale and multi-system microbiome comparisons. *The ISME Journal*, 16(8), Artigo 8. <https://doi.org/10.1038/s41396-022-01245-4>
- Qu, Q., Zhang, Z., Peijnenburg, W. J. G. M., Liu, W., Lu, T., Hu, B., Chen, J., Chen, J., Lin, Z., & Qian, H. (2020). Rhizosphere Microbiome Assembly and Its Impact on Plant Growth. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 68(18), 5024–5038. DOI: 10.1021/acs.jafc.0c00073
- Rafique, E., Mumtaz, M. Z., Ullah, I., Rehman, A., Qureshi, K. A., Kamran, M., Rehman, M. U., Jaremko, M., & Alenezi, M. A. (2022). Potential of mineral-solubilizing bacteria for physiology and growth promotion of *Chenopodium quinoa* Willd. *Frontiers in Plant Science*, 13, 1004833. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1004833>
- Rathinasabapathi, B., Liu, X., Cao, Y., & Ma, L. Q. (2018). Chapter 18—Phosphate-Solubilizing *Pseudomonads* for Improving Crop Plant Nutrition and Agricultural Productivity. Em R. Prasad, S. S. Gill, & N. Tuteja (Orgs.), *Crop Improvement Through Microbial Biotechnology* (p. 363–372). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63987-5.00018-9>
- Ratnaningsih, H. R., Noviana, Z., Dewi, T. K., Loekito, S., Wiyono, S., Gafur, A., & Antonius, S. (2023). IAA and ACC deaminase producing-bacteria isolated from the rhizosphere of pineapple plants grown under different abiotic and biotic stresses. *Heliyon*, 9(6). <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2023.e16306>
- Ravanbakhsh, M., Sasidharan, R., Voeselek, L.A.C.J. et al. Microbial modulation of plant ethylene signaling: ecological and evolutionary consequences. *Microbiome* 6, 52 (2018). <https://doi.org/10.1186/s40168-018-0436-1>
- Reasoner, D. J., & Geldreich, E. E. (1985). A new medium for the enumeration and subculture of bacteria from potable water. *Applied and Environmental Microbiology*, 49(1), 1–7.
- Remus-Emsermann, M. N. P., Lücker, S., Müller, D. B., Potthoff, E., Daims, H., & Vorholt, J. A. (2014). Spatial distribution analyses of natural phyllosphere-colonizing bacteria on *Arabidopsis thaliana* revealed by fluorescence in situ hybridization. *Environmental Microbiology*, 16(7), 2329–2340. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12482>
- Rizaludin, M. S., Stopnisek, N., Raaijmakers, J. M., & Garbeva, P. (2021). The Chemistry of Stress: Understanding the 'Cry for Help' of Plant Roots. *Metabolites*, 11(6), 357. <https://doi.org/10.3390/metabo11060357>
- Robison, M. M., Griffith, M., Pauls, K. P., & Glick, B. R. (2001). Dual Role for Ethylene in Susceptibility of Tomato to *Verticillium wilt*. *Journal of Phytopathology*, 149(7–8), 385–388. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0434.2001.tb03867.x>
- Rodrigues, E. P., Soares, C. de P., Galvão, P. G., Imada, E. L., Simões-Araújo, J. L., Rouws, L. F. M., Oliveira, A. L. M. de, Vidal, M. S., & Baldani, J. I. (2016). Identification of Genes Involved in Indole-3-Acetic Acid Biosynthesis by *Gluconacetobacter diazotrophicus* PAL5 Strain Using Transposon Mutagenesis. *Frontiers in Microbiology*, 7. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmicb.2016.01572>
- Rodríguez, H., & Fraga, R. (1999). Phosphate solubilizing bacteria and their role in plant growth promotion. *Biotechnology advances*, 17(4-5), 319–339. [https://doi.org/10.1016/s0734-9750\(99\)00014-2](https://doi.org/10.1016/s0734-9750(99)00014-2)

- Rodríguez, H., Fraga, R., Gonzalez, T., & Bashan, Y. (2006). Genetics of phosphate solubilization and its potential applications for improving plant growth-promoting bacteria. *Plant and Soil*, 287(1), 15–21. <https://doi.org/10.1007/s11104-006-9056-9>
- Rolfe, S. A., Griffiths, J., & Ton, J. (2019). Crying out for help with root exudates: Adaptive mechanisms by which stressed plants assemble health-promoting soil microbiomes. *Current Opinion in Microbiology*, 49, 73–82. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2019.10.003>
- Rossmann, M., Sarango-Flores, S. W., Chiaramonte, J. B., Kmit, M. C. P., & Mendes, R. (2017). Plant Microbiome: Composition and Functions in Plant Compartments. Em V. Pylro & L. Roesch (Orgs.), *The Brazilian Microbiome: Current Status and Perspectives* (p. 7–20). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-59997-7_2
- Rudrappa, T., Czymmek, K. J., Paré, P. W., & Bais, H. P. (2008). Root-Secreted Malic Acid Recruits Beneficial Soil Bacteria. *Plant Physiology*, 148(3), 1547–1556. <https://doi.org/10.1104/pp.108.127613>
- Ruinen, J. (1956). Occurrence of *Beijerinckia* Species in the ‘Phyllosphere’. *Nature*, 177, 220–221. <https://doi.org/10.1038/177220a0>
- Russ, D., Fitzpatrick, C. R., Teixeira, P. J. P. L., & Dangl, J. L. (2023). Deep discovery informs difficult deployment in plant microbiome science. *Cell*, 186(21), 4496–4513. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2023.08.035>
- Sahu, P. K., Singh, S., Gupta, A. R., Gupta, A., Singh, U. B., Manzar, N., Bhowmik, A., Singh, H. V., & Saxena, A. K. (2020). Endophytic bacilli from medicinal-aromatic perennial Holy basil (*Ocimum tenuiflorum* L.) modulate plant growth promotion and induced systemic resistance against *Rhizoctonia solani* in rice (*Oryza sativa* L.). *Biological Control*, 150, 104353. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104353>
- Santner, A., & Estelle, M. (2009). Recent advances and emerging trends in plant hormone signalling. *Nature*, 459(7250), Artigo 7250. <https://doi.org/10.1038/nature08122>
- Santos-Medellín, C., Liechty, Z., Edwards, J., Nguyen, B., Huang, B., Weimer, B. C., & Sundaresan, V. (2021). Prolonged drought imparts lasting compositional changes to the rice root microbiome. *Nature Plants*, 7(8). <https://doi.org/10.1038/s41477-021-00967-1>
- Santoyo, G. (2022). How plants recruit their microbiome? New insights into beneficial interactions. *Journal of Advanced Research*, 40, 45–58. <https://doi.org/10.1016/j.jare.2021.11.020>
- Sarkar, D., & Laha, S. (2013). Production of phytohormone auxin (IAA) from soil born *Rhizobium* sp, isolated from different leguminous plant. *International Journal of Applied Environmental Sciences*, 8, 521–528.
- Scharf, B. E., Hynes, M. F., & Alexandre, G. M. (2016). Chemotaxis Signaling Systems in Model Beneficial Plant-Bacteria Associations. *Plant Molecular Biology*, 90(6), 549–559. <https://doi.org/10.1007/s11103-016-0432-4>
- Shahid, M., Singh, U. B., Khan, M. S., Singh, P., Kumar, R., Singh, R. N., Kumar, A., & Singh, H. V. (2023). Bacterial ACC deaminase: Insights into enzymology, biochemistry, genetics, and potential role in amelioration of environmental stress in crop plants. *Frontiers in Microbiology*, 14, 1132770. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1132770>
- Shekhawat, K., Fröhlich, K., García-Ramírez, G. X., Trapp, M. A., & Hirt, H. (2023). Ethylene: A Master Regulator of Plant–Microbe Interactions under Abiotic Stresses. *Cells*, 12(1). <https://doi.org/10.3390/cells12010031>

- Silva, C. C. G. (2023). Microbioma da Terra Preta da Amazônia: Composição, diversidade e funções [Universidade Federal Rural de Pernambuco]. <https://www.pgs.ufrpe.br/sites/default/files/testes-disertacoes/Tese%20Cintia%20Caroline%20vers%C3%A3o%20final.pdf>
- Singh, B., & Satyanarayana, T. (2011). Microbial phytases in phosphorus acquisition and plant growth promotion. *Physiology and molecular biology of plants: an international journal of functional plant biology*, 17(2), 93–103. <https://doi.org/10.1007/s12298-011-0062-x>
- Singh, S.K., Wu, X., Shao, C. et al. Microbial enhancement of plant nutrient acquisition. *Stress Biology* 2, 3 (2022). <https://doi.org/10.1007/s44154-021-00027-w>
- Singha, K. M., & Pandey, P. (2023). Endophytic bacteria with host-supportive genetic determinants in their genomes induce growth and antioxidant activity related gene functions in transcriptome of black rice (*Oryza sativa* L.). *Environmental and Experimental Botany*, 213, 105396. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2023.105396>
- Sohrabi, R., Paasch, B. C., Liber, J. A., & He, S. Y. (2023). Phyllosphere Microbiome. *Annual Review of Plant Biology*, 74(1), 539–568. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-102820-032704>
- Souza, R., Cannavan, F., Kanzaki, I., Mendes, L., Ferrari, B., Hanada, R., & Tsai, S. (2018). Analysis of a bacterial community structure and the diversity of *phzF* gene in samples of the Amazonian Dark Earths cultivated with cowpea [*Vigna unguiculata* (L.) Wald]. *African journal of agricultural research*, 13, 1980–1989. <https://doi.org/10.5897/AJAR2018.13021>
- Spaepen, S., Vanderleyden, J., & Remans, R. (2007). Indole-3-acetic acid in microbial and microorganism-plant signaling. *FEMS Microbiology Reviews*, 31(4), 425–448. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2007.00072.x>
- Subramanian, S., & Smith, D. L. (2015). Bacteriocins from the rhizosphere microbiome—from an agriculture perspective. *Frontiers in Plant Science*, 6, 909. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00909>
- Taiz, L., Zeiger, E., Møller, I. M., & Murphy, A. (2017). *Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal* —6ed. Artmed Editora.
- Tamilselvi, S. M., Thiyagarajan, C., & Uthandi, S. (2016). Calcite Dissolution by *Brevibacterium* sp. SOT106: A Futuristic Approach for the Reclamation of Calcareous Sodic Soils. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1828. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01828>
- Teixeira, P. J. P. L., Colaianni, N. R., Law, T. F., Conway, J. M., Gilbert, S., Li, H., Salas-González, I., Panda, D., Del Risco, N. M., Finkel, O. M., Castrillo, G., Mieczkowski, P., Jones, C. D., & Dangl, J. L. (2021). Specific modulation of the root immune system by a community of commensal bacteria. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 118(16), e2100678118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2100678118>
- Teixeira, P. J. P., Colaianni, N. R., Fitzpatrick, C. R., & Dangl, J. L. (2019). Beyond pathogens: Microbiota interactions with the plant immune system. *Current Opinion in Microbiology*, 49, 7–17. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2019.08.003>
- Telles, T. S., Nogueira, M. A., & Hungria, M. (2023). Economic value of biological nitrogen fixation in soybean crops in Brazil. *Environmental Technology & Innovation*, 31, 103158. <https://doi.org/10.1016/j.eti.2023.103158>
- Theunis, M., Kobayashi, H., Broughton, W. J., & Prinsen, E. (2004). Flavonoids, NodD1, NodD2, and nod-box NB15 modulate expression of the *y4wEFG* locus that is required for indole-3-acetic acid synthesis in *Rhizobium* sp. strain NGR234. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 17(11), 1153–1161. <https://doi.org/10.1094/MPMI.2004.17.10.1153>

- Thomas, J., Kim, H. R., Rahmatallah, Y., Wiggins, G., Yang, Q., Singh, R., Glazko, G., & Mukherjee, A. (2019). RNA-seq reveals differentially expressed genes in rice (*Oryza sativa*) roots during interactions with plant-growth promoting bacteria, *Azospirillum brasilense*. *PLoS ONE*, *14*(5), e0217309. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0217309>
- Timm, C. M., Carter, K. R., Carrell, A. A., Jun, S. R., Jawdy, S. S., Vélez, J. M., Gunter, L. E., Yang, Z., Nookaew, I., Engle, N. L., Lu, T. S., Schadt, C. W., Tschaplinski, T. J., Doktycz, M. J., Tuskan, G. A., Pelletier, D. A., & Weston, D. J. (2018). Abiotic Stresses Shift Belowground *Populus*-Associated Bacteria Toward a Core Stress Microbiome. *mSystems*, *3*(1), e00070-17. <https://doi.org/10.1128/mSystems.00070-17>
- Trivedi, P., Leach, J. E., Tringe, S. G., et al. (2020). Plant–Microbiome Interactions: From Community Assembly to Plant Health. *Nature Reviews Microbiology*, *18*, 607–621. <https://doi.org/10.1038/s41579-020-0412-1>
- Tsavkelova, E. A., Cherdyntseva, T. A., & Netrusov, A. I. (2005). Auxin production by bacteria associated with orchid roots. *Mikrobiologiya*, *74*(1), 55–62
- Turner, T. R., James, E. K., & Poole, P. S. (2013). The plant microbiome. *Genome Biology*, *14*(6), 209. <https://doi.org/10.1186/gb-2013-14-6-209>
- United States Department of Agriculture (USDA). (2022). *Oilseeds and Products Annual*. <https://apps.fas.usda.gov/newgainapi/api/Report/DownloadReportByFileName?fileName=Oilseeds%20and%20Products%20Annual%20Brazil%20BR2022-0026>
- Upadhyay, S. K., Srivastava, A. K., Rajput, V. D., Chauhan, P. K., Bhojiya, A. A., Jain, D., Chaubey, G., Dwivedi, P., Sharma, B., & Minkina, T. (2022). Root Exudates: Mechanistic Insight of Plant Growth Promoting Rhizobacteria for Sustainable Crop Production. *Frontiers in Microbiology*, *13*, 916488. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.916488>
- van Loon, L. C., Rep, M., & Pieterse, C. M. (2006). Significance of inducible defense-related proteins in infected plants. *Annual review of phytopathology*, *44*, 135–162.
- Vandenkoornhuysse, P., Quaiser, A., Duhamel, M., Le Van, A., & Dufresne, A. (2015). The importance of the microbiome of the plant holobiont. *New Phytologist*, *206*(4), 1196–1206. <https://doi.org/10.1111/nph.13312>
- Vanderhoef, L. N., & Dute, R. R. (1981). Auxin-regulated Wall Loosening and Sustained Growth in Elongation 1. *Plant Physiology*, *67*(1), 146–149. <https://doi.org/10.1104/pp.67.1.146>
- Vazquez, P., Holguin, G., Puente, M. E., Lopez-Cortes, A., & Bashan, Y. (2000). Phosphate-solubilizing microorganisms associated with the rhizosphere of mangroves in a semiarid coastal lagoon. *Biology and Fertility of Soils*, *30*(5), 460–468.
- Vogel, C., Bodenhausen, N., Grisse, W., & Vorholt, J. A. (2016). The Arabidopsis leaf transcriptome reveals distinct but also overlapping responses to colonization by phyllosphere commensals and pathogen infection with impact on plant health. *New Phytologist*, *212*(1), 192–207. <https://doi.org/10.1111/nph.14036>
- Vogel, C. M., Potthoff, D. B., Schäfer, M., Barandun, N., & Vorholt, J. A. (2021). Protective role of the Arabidopsis leaf microbiota against a bacterial pathogen. *Nature Microbiology*, *6*(12), Article 12. <https://doi.org/10.1038/s41564-021-00997-7>
- Vorholt, J. A. (2012). Microbial life in the phyllosphere. *Nature Reviews. Microbiology*, *10*(12), 828–840. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2910>

- Wei, G. W., Kloepper, J. W. K., & Tuzun, S. (1991). Induction of Systemic Resistance of Cucumber to *Colletotrichum orbiculare* by Select Strains of Plant Growth-Promoting Rhizobacteria. *Phytopathology*, 81(12).
- Wei, Y., Jin, J., Jiang, S., Ning, S., & Liu, L. (2018). Quantitative Response of Soybean Development and Yield to Drought Stress During Different Growth Stages in the Huaibei Plain, China. *Agronomy*, 8, 97. <https://doi.org/10.3390/agronomy8070097>
- Weibull, J., Ronquist, F., & Brishammar, S. (1990). Free Amino Acid Composition of Leaf Exudates and Phloem Sap 1: A Comparative Study in Oats and Barley. *Plant Physiology*, 92(1), 222–226. <https://doi.org/10.1104/pp.92.1.222>
- Williams, A., & de Vries, F. T. (2020). Plant root exudation under drought: implications for ecosystem functioning. *The New phytologist*, 225(5), 1899–1905. <https://doi.org/10.1111/nph.16223>
- Wu, L., Che, S., Qin, X., Xu, Y., Tian, S., Zhu, Y., Song, J., Guan, Y., Wang, D., Wu, M., Yang, X., Wu, Z., & Yang, M. (2023). Identification, characteristics and rice growth promotion of a highly efficient cellulolytic bacterial strain, *Cellulomonas iranensis* ZJW-6, isolated from paddy soil in central China. *Frontiers in Microbiology*, 14, 1152966. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1152966>
- Xu, J., Zhang, Y., Zhang, P., Trivedi, P., Riera, N., Wang, Y., Liu, X., Fan, G., Tang, J., Coletta-Filho, H. D., Cubero, J., Deng, X., Ancona, V., Lu, Z., Zhong, B., Roper, M. C., Capote, N., Catara, V., Pietersen, G., ... Wang, N. (2018). The structure and function of the global citrus rhizosphere microbiome. *Nature Communications*, 9(1). <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07343-2>
- Yang, S.-Y., & Paszkowski, U. (2011). Phosphate import at the arbuscule: Just a nutrient? *Molecular Plant-Microbe Interactions: MPMI*, 24(11), 1296–1299. <https://doi.org/10.1094/MPMI-06-11-0151>
- You, M., Fang, S., MacDonald, J., Xu, J., & Yuan, Z.-C. (2020). Isolation and characterization of *Burkholderia cenocepacia* CR318, a phosphate solubilizing bacterium promoting corn growth. *Microbiological Research*, 233, 126395. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2019.126395>
- Yu, H., Wu, X., Zhang, G., Zhou, F., Harvey, P. R., Wang, L., Fan, S., Xie, X., Li, F., Zhou, H., Zhao, X., & Zhang, X. (2022). Identification of the Phosphorus-Solubilizing Bacteria Strain JP233 and Its Effects on Soil Phosphorus Leaching Loss and Crop Growth. *Frontiers in microbiology*, 13, 892533. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.892533>
- Yue, Q., Miller, C. J., White, James F., & Richardson, M. D. (2000). Isolation and Characterization of Fungal Inhibitors from *Epichloë festucae*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 48(10), 4687–4692. <https://doi.org/10.1021/jf990685q>
- Zarei, T., Moradi, A., Kazemeini, S.A. et al. The role of ACC deaminase producing bacteria in improving sweet corn (*Zea mays* L. var *saccharata*) productivity under limited availability of irrigation water. *Scientif Reports* 10, 20361 (2020). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-77305-6>
- Zhang, L., Tu, Z., Yuan, T., Wang, H., Xie, X., & Fu, Z. (2016). Antioxidants and α -glucosidase inhibitors from *Ipomoea batatas* leaves identified by bioassay-guided approach and structure-activity relationships. *Food Chemistry*, 208, 61–67. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2016.03.079>
- Zhang, P., Jin, T., Sahu, S. K., Xu, J., Shi, Q., Liu, H., & Wang, Y. (2019). The Distribution of Tryptophan-Dependent Indole-3-Acetic Acid Synthesis Pathways in Bacteria Unraveled by Large-Scale Genomic Analysis. *Molecules*, 24(7). <https://doi.org/10.3390/molecules24071411>
- Zhang, Y.-F., He, L.-Y., Chen, Z.-J., Wang, Q.-Y., Qian, M., & Sheng, X.-F. (2011). Characterization of ACC deaminase-producing endophytic bacteria isolated from copper-tolerant plants and their potential in promoting the growth and copper accumulation of *Brassica napus*. *Chemosphere*, 83(1), 57–62. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2011.01.041>

Zhu, Y.-G., Xiong, C., Wei, Z., Chen, Q.-L., Ma, B., Zhou, S.-Y.-D., Tan, J., Zhang, L.-M., Cui, H.-L., & Duan, G.-L. (2022). Impacts of global change on the phyllosphere microbiome. *New Phytologist*, 234(6), 1977–1986. <https://doi.org/10.1111/nph.17928>

MATERIAL SUPLEMENTAR

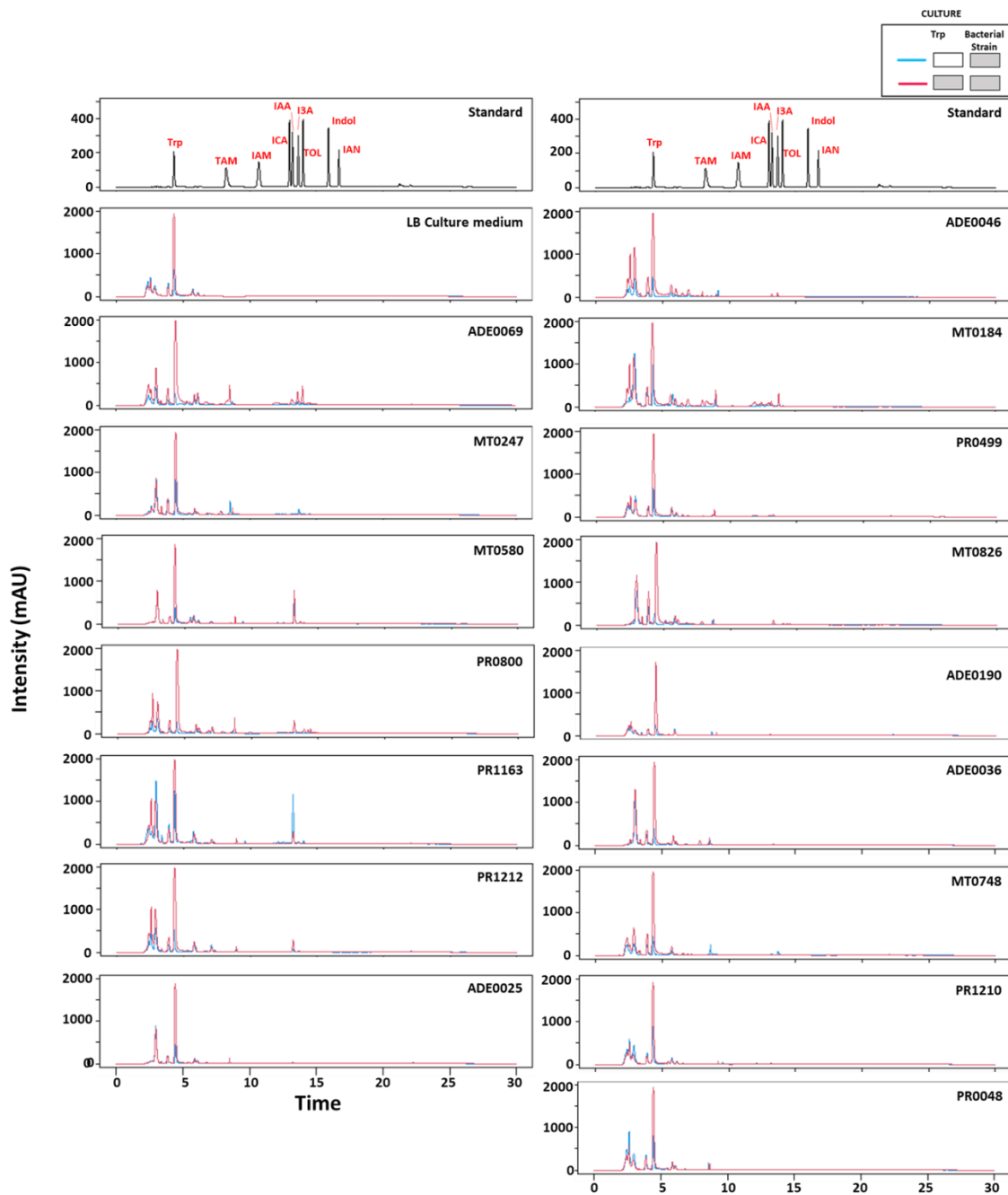


Figura Suplementar I. Detecção de composto indólicos no sobrenadante dos 16 isolados. Na parte superior da figura observamos uma mistura contendo padrões das diferentes moléculas de interesse, tais como o precursor Trp e diferentes compostos indólicos (IAM, TAM, IAN, IAA, ICA I3A, TOL), além do próprio indol. A imagem ilustra o tempo de retenção de cada molécula (min) em relação à intensidade (mAU) dos picos. Essa imagem ilustra os 30 min totais da análise. Foram utilizados como controle o meio LB com Trp (linha vermelha) e sem Trp (linha azul), ambos sem inoculação de bactéria.