



## ACTINOBACTÉRIAS BENÉFICAS DO SOLO: POTENCIALIDADES DE USO COMO PROMOTORES DE CRESCIMENTO VEGETAL

Fernando Gouveia Cavalcante<sup>1</sup>, Vitor Gomes Chaves<sup>2</sup>, Amanda Olímpia da Silva<sup>3</sup>, Claudia Miranda Martins<sup>4</sup>, Suzana Cláudia Silveira Martins<sup>4</sup>.

<sup>1</sup> Estudante de doutorado pelo Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará (UFC)

<sup>2</sup> Estudante do curso de Agronomia na Universidade Federal do Ceará (UFC)

<sup>3</sup> Estudante do curso de Biotecnologia na Universidade Federal do Ceará

<sup>4</sup> Professora Doutora na área de Microbiologia do Departamento de Biologia da Universidade Federal do Ceará (UFC)  
E-mail: fernandogouveia.c@gmail.com

Recebido em: 15/05/2022 – Aprovado em: 15/06/2022 – Publicado em: 30/06/2022

DOI: 10.18677/EnciBio\_2022B2

trabalho licenciado sob licença [Creative Commons Attribution-NonCommercial-NoDerivatives 4.0 International License](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/)

### RESUMO

Os microrganismos e suas aplicações como bioinoculantes representam uma estratégia para a agricultura sustentável, pois servem como alternativa aos fertilizantes químicos reduzindo os custos de produção e a degradação e poluição ambiental. Alguns microrganismos apresentam atributos promotores de crescimento de plantas, como a fixação de nitrogênio, solubilização de micronutrientes como o fósforo, potássio e zinco, produção de compostos quelantes de ferro (sideróforos) e fitohormônios. O filo Actinobactéria compreende bactérias Gram-positivas com alto teor de G+C no seu DNA constituem um dos maiores filos dentro do domínio Bactéria. Esses microrganismos compartilham características comuns a bactérias e fungos e são conhecidos por desempenhar um papel multifuncional em sistemas de produção agrícola. As actinobactérias são abundantes no solo e referidas como indicadores biológicos da fertilidade do mesmo. As principais funções dessas bactérias incluem a produção de compostos e metabólitos promotores de crescimento vegetal, tais como fitohormônios, além de disponibilizar para as plantas alguns nutrientes do solo reduzindo o estresse abiótico. No geral, a diversidade e multifuncionalidade das actinobactérias torna esse grupo de microrganismos muito único e seu potencial ainda está longe de ser completamente explorado. O objetivo desse trabalho foi revisar o papel das actinobactérias em promover o crescimento vegetal bem como o seu potencial para ser utilizado na agricultura.

**PALAVRAS-CHAVE:** Agricultura, biofertilizantes, microbiota.

## BENEFICIAL SOIL ACTINOBACTERIA: POTENTIAL USE AS PLANT GROWTH PROMOTERS

### ABSTRACT

Microorganisms and their application as bioinoculants represent a strategy for sustainable agriculture, as they serve as an alternative to chemical fertilizers, reducing production costs and environmental degradation and pollution. Some microorganisms present plant growth-promoting attributes, such as nitrogen fixation, micronutrients solubilization that include phosphorus, potassium and zinc, iron chelating compounds (siderophores) and phytohormones production. The Actinobacteria phylum comprises Gram-positive bacteria with a high G+C content in their DNA and constitutes one of the largest phyla within the Bacteria domain. These microorganisms share common characteristics of bacteria and fungi and are known to play a multifunctional role in agricultural production systems. Actinobacteria are abundant in soil and referred to as biological indicators of soil fertility. The main functions of these bacteria include the production of plant growth promotion compounds and metabolites, such as phytohormones, in addition to providing soil nutrients to plants reducing abiotic stress. Overall, the diversity and multifunctionality of actinobacteria makes this group of microorganisms very unique and their potential is still far from being fully explored. The objective of this work was to review the role of actinobacteria in promoting plant growth as well as their potential to be used in agriculture.

**KEYWORDS:** Agriculture, biofertilizers, microbiota.

### INTRODUÇÃO

O homem e a natureza formam um sistema em interação. Os recursos naturais e os serviços ecossistêmicos fornecidos pela natureza servem de base para o nosso sistema socioeconômico. A conversão dos ecossistemas naturais em terras agrícolas e áreas urbanas são uma ameaça para a conservação da biodiversidade, pois resultam em declínios generalizados nos ecossistemas reduzindo os benefícios que os humanos recebem da natureza (OLENSKA *et al.* 2020; BASU *et al.* 2021).

A Revolução Verde, impulsionada pela crescente demanda por alimentos, incentivou a produtividade agrícola que resultou no aumento da fertilização e aplicação de pesticidas irrigação melhorada, regimes de manejo de solo e culturas, bem como conversões massivas de terras levando à degradação do ecossistema em larga escala e à perda de produtividade a longo prazo (OLENSKA *et al.* 2020).

Embora a demanda global por alimentos continue aumentando, os conceitos de sustentabilidade da agricultura, recuperação de áreas degradadas e mitigação de impactos ambientais estão ganhando mais notoriedade (ELAVARASAN *et al.* 2022).

A busca por alternativas sustentáveis para mitigar os efeitos nocivos dos agroquímicos levou à descoberta e posterior utilização de biofertilizantes e outros produtos de origem microbiana. Esses produtos são ecologicamente corretos e atuam como ferramentas potenciais para a promoção do crescimento de plantas e controle de doenças (BASU *et al.* 2021).

Nesse contexto, o uso de inoculantes microbianos têm recebido cada vez mais atenção, ganhando destaque na agricultura e biotecnologia. A busca e utilização de inoculantes agrícolas aumentou nas últimas décadas de tal modo que tem sido considerada por alguns autores como a próxima Revolução Verde (ARORA *et al.* 2019).

Os microrganismos do solo são reconhecidos por ter funções importantes no crescimento das plantas e na remediação do solo por diferentes mecanismos (GUO *et al.* 2020). Alguns dos mecanismos pelos quais os microrganismos podem ser benéficos para as plantas incluem: biorremediar os solos contaminados com metais pesados e melhorar a estrutura do mesmo; fornecimento de nitrogênio atmosférico para a planta através da fixação biológica de nitrogênio; produção de sideróforos; produção de fitohormônios; controle de fitopatógenos; solubilização e mineralização de nutrientes, principalmente fosfato inorgânico (SAAD *et al.* 2020).

No solo, as bactérias são o grupo dominante de modo que aproximadamente um grama de solo contém  $10^8$ - $10^9$  bactérias,  $10^6$ - $10^8$  archaea,  $10^5$ - $10^6$  fungos e  $10^3$ - $10^5$  protozoários (TIAN *et al.* 2020). Seu metabolismo diversificado e capacidade de usar uma ampla gama de diferentes substâncias como fontes de nutrientes e energia, as tornam importantes parceiros na interação com as plantas (MAJEED *et al.* 2018).

As bactérias que afetam positivamente o crescimento das plantas são categorizadas como bactérias promotoras de crescimento de plantas. Bactérias com múltiplas características promotoras de crescimento de plantas localizadas na rizosfera ou na superfície da raiz da planta são chamadas de rizobactérias promotoras de crescimento de plantas (RPCP) e contribuem para o crescimento e o rendimento das plantas (SINGH *et al.* 2019).

As RPCP têm um papel proeminente no aumento da resistência das plantas a estresses bióticos e abióticos. A utilização desses microrganismos pode aliviar o estresse de plantas cultivadas em solos afetados por distúrbios, abrindo assim um potencial e uma estratégia promissora para a agricultura sustentável (TIAN *et al.* 2020).

As actinobactérias são microrganismos muito abundantes no solo e estão entre os grupos mais comuns de bactérias filamentosas Gram-positivas com alto teor de guanina-citosina (G-C) em seus genomas e formadoras de esporos (ZHAO *et al.* 2018). Elas também são conhecidas por produzir metabólitos secundários variados com grande importância para a biotecnologia e agricultura além de serem adaptadas a condições extremas (SOUMARE *et al.* 2021).

Esse grupo de bactérias compartilham algumas características dos fungos como a produção de micélio e esporos e são conhecidas por desempenhar um papel multifuncional em sistemas de produção agrícola que incluem a produção de compostos e metabólitos promotores de crescimento de plantas (YADAV *et al.* 2021) além de apresentarem muitas características desejáveis para o uso como bioinoculantes (BOUKHATEM *et al.* 2022).

Diante do exposto, o objetivo dessa revisão foi descrever o estado da arte do papel das actinobactérias em promover o crescimento vegetal bem como o seu potencial para ser utilizado na agricultura.

### **Microbiota do Solo**

Constituído por partes sólidas, líquidas e gasosas, o solo é uma coleção de corpos naturais que contém em sua formação materiais de origem mineral e orgânica, estando disposto na maior parte do manto superficial do planeta Terra (SANTOS *et al.*, 2018).

O solo, mediante sua riqueza de recursos, é o maior contribuinte para a manutenção dos processos microbianos, dispondo de condições de umidade e fertilidade adequadas para suas necessidades, fazendo com que seja este o

principal abrigo para a vida microbiana, estimada em aproximadamente 10.000 espécies de bactérias por grama de solo (TORSVIK *et al.* 1990).

Quando usado para se referir ao solo, o termo “microrganismo” faz referência a grupos, como protozoários, fungos, bactérias e archaea (GRIFFITHS *et al.*, 2006). Esses organismos auxiliam na decomposição da matéria orgânica, ciclagem de nutrientes, produção de compostos antibióticos; transformações bioquímicas, como a nitrificação, desnitrificação, oxidação e redução do enxofre, fixação biológica do nitrogênio, entre outros (SILVEIRA; FREITAS, 2007).

É notável a importância da microbiota para reduzir a quantidade de adubos utilizados na agricultura. O processo de mineralização é responsável por tornar disponível às plantas aproximadamente 100 kg de nitrogênio, 80 kg de fósforo, 70 kg de potássio e 11 kg de cálcio por hectare (SILVEIRA; FREITAS, 2007). Em troca, são recompensados com o carbono que está presente nos exsudatos de raízes, fazendo com que a rizosfera tenha maior densidade microbiana quando comparada ao solo não rizosférico, atingindo valores de  $10^8$  a  $10^9$  células por grama (ALAWIYE; BABALOLA, 2019).

Estudos envolvendo a biomassa microbiana de um solo são fundamentais para conhecer seus possíveis problemas e poder determinar o uso da área na agricultura. Isso se deve a alta sensibilidade desses organismos a fatores químicos e físicos, gerando uma resposta rápida a mudanças no ambiente, como o manejo do solo ou de culturas implantadas (SINGH; GUPTA, 2018).

As possibilidades de interferência na vida microbiana são vastas e podem determinar sua presença em um solo. Fatores abióticos, como a temperatura, nutrientes, pH, salinidade, fontes de energia e elementos tóxicos; bem como fatores bióticos representados, principalmente, pela genética microbiana e pela interação entre microrganismos, exercem um poder de limitação sobre a sobrevivência e atividade dos microrganismos (FURTAK; GALAZKA, 2019).

O solo varia amplamente seus parâmetros, seja quando comparado a outros solos ou dentro do perfil de mesmo tipo de solo, resultando em habitats com características singulares que afetam a diversidade e abundância microbiana (FURTAK; GALAZKA, 2019). Cada organismo dispõe de propriedades ecológicas e fisiológicas ímpares, possibilitando a realização de distintos processos que ocorrem no solo, tornando ainda mais expressiva a importância da abundância e diversidade microbiana, pois sua perda compromete a funcionalidade do solo (CARDOSO; ANDREOTE, 2016).

### **Rizobactérias promotoras de crescimento vegetal**

As rizobactérias promotoras de crescimento de plantas (RPCP) são um grupo particular de microrganismos do solo que influencia positivamente o crescimento das plantas e representa soluções sustentáveis promissoras para aumentar a produção de biomassa vegetal e têm sido amplamente exploradas para uso em aplicações biotecnológicas em várias áreas como biofertilizantes, fito estimuladores e biorremediadores como alternativas para melhorar o rendimento das culturas (OLENSKA *et al.* 2020).

As RPCP são caracterizadas por estarem presente, em sua maioria, na rizosfera em associação com as raízes, nas suas superfícies ou mesmo vivendo livres pelo solo, e são responsáveis por influenciar no crescimento vegetal de maneira direta ou indireta (MEKONNEN; KIBRET 2021).

Os mecanismos diretos caracterizam-se pela realização de serviços ecossistêmicos que disponibilizam fatores essenciais ao crescimento de plantas, tal

como a solubilização de fosfato, fixação de nitrogênio, produção de hormônios do crescimento e aquisição de ferro (KAUR *et al.* 2016) facilitando a absorção desses nutrientes presentes no ambiente.

Os mecanismos indiretos caracterizam-se pelo controle e minimização de estresses causados por fontes bióticas ou abióticas externas, tal como a produção de amônia, cianogênios, álcoois, aldeídos e cetonas, bem como de enzimas que degradam a parede celular de fitopatógenos (GOSWAMI; SURESH, 2020).

O mecanismo indireto também se dá por meio da diminuição ou do bloqueio dos efeitos deletérios de fitopatógenos, induzindo resistência ou produzindo substâncias antagonistas (KAUR *et al.* 2016).

As rizobactérias promotoras de crescimento vegetal podem também servir como agentes de biocontrole, como inoculantes e em conjunto com outros microrganismos que também são capazes de melhorar o desenvolvimento de plantas. Além disso, com o aparato das modificações genéticas podem ainda mais promover a comercialização de estirpes voltadas para a agricultura sustentável e mais efetiva (LASLO *et al.* 2012). Já são reportadas cepas de bactérias que possuem múltiplas características promotoras de crescimento para as plantas, como: capacidade de produzir enzimas celulases, pectinases, amilases, fixadores de nitrogênio, produtoras de amônia (SÁNCHEZ-CRUZ *et al.* 2019).

### **Bactérias produtoras de fitohormônios**

Essas bactérias são capazes de produzir fitohormônios como ácido indolacético (AIA), citocininas, giberelinas e inibidores de etileno. Dentre a variedade de auxinas produzidas, a forma de ácido indol-3-acético é a mais comum delas sendo responsável pelo alongamento, divisão e diferenciação celular, entre outras respostas de curto e longo prazo nas plantas (KAUR *et al.* 2016).

As raízes são os tecidos que possuem maior grau de sensibilidade, aumento o comprimento das suas raízes primárias, formando raízes adventícias e laterais (YADAV *et al.* 2018). Mais de uma via de produção de AIA pode estar presente em uma bactéria, sendo as dependentes de triptofano as que produzem o fitohormônio em maior quantidade (SILVA *et al.* 2020). A rota de produção que usa o triptofano como precursor permite a desintoxicação do excesso desse composto e seus análogos que podem atuar de maneira deletéria na célula bacteriana (AHMAD *et al.* 2020).

No solo, esse triptofano é proveniente de exsudatos de raízes e células em decomposição, podendo ser produzido por transformação microbiana de forma aeróbica ou anaeróbica (AHMAD *et al.* 2020). Alguns fatores são importantes de se considerar quanto a produção de AIA pelas bactérias, como: efeito de diferentes fontes de carbono e nitrogênio, efeito das concentrações de L-triptofano, efeitos da temperatura e pH, viabilidade biológica da bactéria para o crescimento da planta (CHANDRA *et al.* 2018). Esses fatores são dependentes da espécie e precisam ser avaliados adequadamente.

Outro ponto importante a se considerar são as diferentes vias de produção do ácido indolacético. Pois, dependendo da capacidade do metabolismo da bactéria, esta terá uma tendência a produzir vários compostos indólicos em conjunto com a produção do AIA e isso pode estar relacionado a diferentes efeitos nas plantas (SHAMEER; PRASAD 2018).

O AIA gerado pela via do indol-3-acetamida está ligado a geração de tumores e galhas, já o ácido indolacético produzido na via do ácido indol-3-piruvico se relaciona com o crescimento e proliferação radicular. Dessa forma, é importante

identificar o tipo de derivado indólico produzido pela RPCP para determinar sua influência (SACCO 2013). Mesmo que a produção de AIA não tenha uma função hormonal nas células microbiana, a habilidade das bactérias produzirem esse composto pode ter evoluído a partir das relações estabelecidas entre planta e microrganismo (YADAV *et al.* 2018).

### **Bactérias solubilizadoras de fosfato inorgânico**

O fósforo (P) é um macronutriente essencial para o desenvolvimento das plantas, sendo o segundo em maior quantidade nos tecidos vegetais. É um dos macronutrientes mais importantes para o crescimento das plantas, tendo funções tanto na estrutura quanto no metabolismo vegetal (NESME *et al.* 2018).

Está presente na constituição dos ácidos nucleicos, nos fosfolipídeos da membrana celular, síntese proteica e contribui para a tolerância a doenças, formação das sementes e alongamento das raízes (KOUR *et al.* 2021).

É também um dos nutrientes mais limitantes do processo de crescimento vegetal e normalmente é o mineral limitante para a produção de biomassa no meio ambiente (YADAV *et al.* 2018). Depois do nitrogênio, o P é elemento mais limitante para o ciclo de vida vegetal, pois participa de processos de produção de ATP, fotossíntese, metabolismo de carboidratos, síntese de DNA e RNA, ativação enzimática, divisão celular, entre outros (VANCE *et al.*, 2003; HAWKESFORD *et al.*, 2011).

A utilização desse nutriente não depende apenas da quantidade em que está presente no solo, mas também da disponibilidade em que se encontra no mesmo. Pode assumir formas como fósforo inorgânico insolúvel e fósforo orgânico insolúvel, sendo a maior parte que se encontra fixada no solo não sendo disponível para as plantas (PENN; CAMBERATO, 2019).

As plantas absorvem o nutriente em formas minerais, como ácido monofosfórico ( $H_2PO_4^-$ ) e ácido fosfórico ( $HPO_4^{2-}$ ), sendo o primeiro a forma mais absorvida, porém encontrado na solução do solo em baixas concentrações (FERNANDES, 2018). A deficiência de fosfato pode acarretar na atrofia e morte de caules e folhas e comprometer a maturação dos frutos. Quando esse nutriente é aplicado diretamente no solo podem ser rapidamente imobilizados e inacessíveis para a planta (YADAV *et al.* 2018).

Concentrações adequadas de fósforo nas plantas contribuem para o bom desenvolvimento de raízes e parte aérea, aumenta a qualidade de frutos e sementes, favorece a resistência à baixas temperaturas, torna mais eficiente o uso da água e proporciona maior resistência às doenças em algumas culturas (MALHOTRA *et al.* 2018).

Alguns fatores afetam a disponibilidade do fósforo às plantas, a principal delas é a baixa mobilidade do nutriente, interferindo em seus teores na solução do solo. Em solos muito ácidos, ocorre sua adsorção em óxidos de Fe e Al, enquanto em situações de alcalinidade, estão sujeitos à adsorção em carbonato de Ca, resultando em uma faixa ideal de pH entre 4,5 a 6,5 para a absorção do P (FERNANDES *et al.*, 2018).

De modo geral, o P mineral representa de 35 a 75% do P total presente no solo. As rochas, fontes de formas inorgânicas de P, necessitam do processo de intemperismo para disponibilizar o nutriente no solo. Em muitos casos, tais rochas, por terem baixa reatividade e insolubilidade, requerem de acidez para formar compostos favoráveis à ocorrência da dissolução do fosfato (SHEN *et al.* 2011). No

caso do solo, a acidez necessária requer atenção, pois ao mesmo tempo que possibilita a solubilização, também pode ocasionar a fixação do nutriente (PIERZYNSKI; HETTIARACHCHI 2018).

Por suas diversas funções na planta, baixa mobilidade e pouca disponibilidade na solução do solo, as plantas desenvolveram mecanismos para auxiliar na absorção do P, entre elas o alongamento de raízes e relações mutualísticas com microrganismos. Tais microrganismos, por encontrarem um ambiente propício ao seu desenvolvimento, aderem-se às raízes e proporcionam maior área de contato e melhor absorção de P (PORTER; SACHS 2020).

A microbiota favorece a absorção de P pelas plantas por meio da mineralização de formas orgânicas e da solubilização do fosfato inorgânico adsorvido em óxidos e minerais de argila que, por sua vez, ocorre após a liberação de ácidos orgânicos, incluindo o láctico, glicólico, málico, cítrico, tartárico, oxálico e succínico (ALORI *et al.* 2017).

Com a excreção desses ácidos, juntamente com seus prótons, desencadeiam reações de quelação ou dissolução que liberam o fosfato na solução do solo. A solubilização do P também pode ocorrer por meio da liberação de ácidos inorgânicos, tal como o ácido sulfúrico, nítrico e carbônico, entretanto, esses ácidos apresentam menor eficiência quando comparados aos ácidos orgânicos (PRABHU *et al.* 2019).

Diversos microrganismos possuem a capacidade de tornar o P disponível na solução do solo, entre eles fungos, bactérias e algas. Bactérias apresentam maior capacidade de solubilizar fosfato, contribuindo com índices que superam os fungos entre 2 a 150 vezes (NACCOON *et al.* 2020). A atividade de solubilização do fósforo é determinada pela capacidade do microrganismo em liberar metabólitos tais como ácidos orgânicos, os quais através dos seus grupos hidroxil e carboxil quelam o cátion ligado ao fosfato, este sendo convertido em formas solúveis (KARPAGAM; NAGALAKSHMI, 2014).

Entre os principais gêneros relacionados a essa capacidade, estão *Bacillus*, *Micrococcus*, *Pseudomonas*, *Burkholderia*, *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Agrobacterium*, *Azotobacter*, *Erwinia*, entre outros (ALORI *et al.* 2017). O poder de atuar como biofertilizantes não é a única função de microrganismos solubilizadores de P, pois frequentemente sua presença em diferentes processos é relatada, entre eles a promoção da eficiência da fixação biológica de nitrogênio, síntese de fitohormônios e incremento na disponibilidade de Zn e Fe, resultando em uma expressiva contribuição para o desenvolvimento das plantas (NOSHEEN *et al.* 2021).

Determinadas condições do solo e do clima podem interferir na intensidade da solubilização do P pela microbiota. Solos com boa aeração e localizados em regiões de clima quente e úmido, terão o processo de solubilização favorecido, enquanto em regiões com clima seco e frio ou com solos saturados por umidade, tal processo tende a ocorrer mais lentamente (SUN *et al.* 2020).

### **Bactérias diazotróficas de vida livre**

O nitrogênio (N) é um dos elementos requeridos em maior quantidade pelas plantas, perdendo apenas para o carbono, oxigênio e hidrogênio. É o macronutriente mais limitante ao crescimento vegetal, pois atua em processos de síntese de clorofila, expansão foliar, expressão de genes, desenvolvimento radicular, entre outros (YANSHENG *et al.* 2020). Sua absorção ocorre na forma de amônio (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) ou

nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ), sendo a última, respectivamente, a forma mineral mais absorvida pelas plantas (PODLASEK *et al.* 2021).

Cerca de 95% do N no solo está na forma orgânica (FEYISSA *et al.* 2021), oriundo da decomposição de restos vegetais e animais, representando uma forma indisponível do nutriente, mas de rápida mineralização por microrganismos (CARDOSO; ANDREOTE, 2016). Entretanto, o maior reservatório desse nutriente está na atmosfera, em forma de dinitrogênio ( $\text{N}_2$ ), com 78% de todo N disponível na natureza (FEYISSA *et al.* 2021).

O N atmosférico pode tornar-se disponível as plantas após sua entrada no solo, que ocorre por meio do processo de fixação biológica de nitrogênio. Para que essa reação ocorra é necessário a quebra da ligação tripla na molécula de  $\text{N}_2$ , o que requer um grande gasto de energia, sendo necessários 8 elétrons e 16 ATPs (SOUMARE *et al.* 2020). O complexo enzimático nitrogenase é responsável pela reação de redução do  $\text{N}_2$  a  $\text{NH}_3$ , apresentada na equação a seguir.



A necessidade de N no solo regula diretamente o processo de fixação, isso é evidenciado pela inativação da enzima nitrogenase na presença de  $\text{NH}_4^+$ , resultando na desaceleração do processo à medida que as taxas de mineralização do N se elevam (MAHMUD *et al.* 2020).

Outro ponto de interferência na ação da nitrogenase é o  $\text{O}_2$ , que, quando em contato com a enzima, é capaz de causar danos irreversíveis. Por esse motivo, bactérias diazotróficas desenvolveram mecanismos de proteção contra a ação do oxigênio, como a elevação da atividade respiratória, formação de células especializadas e produção de polissacarídeos (LIU *et al.* 2018).

Organismos procariotos conhecidos como diazotróficos apresentam a capacidade de quebrar a ligação tripla de  $\text{N}_2$ , sendo responsáveis pela entrada de 97% de todo o N presente no sistema solo (BATISTA; RAY, 2019). Tais organismos podem ser divididos em diazotróficos simbióticos, quando realizam a colonização de tecidos internos das plantas; ou diazotróficas de vida livre, quando essa colonização não é necessária e a FBN ocorre no solo, em competição com outros microrganismos (MOREIRA *et al.* 2010).

A FBN realizada por organismos de vida livre caracteriza-se como uma vantagem evolutiva, pois não requer a especificidade necessária para estabelecer relações internas com plantas (MENG *et al.* 2019). A maioria das bactérias diazotróficas são de vida livre e, por sua grande diversidade, ocorrem em diferentes tipos de habitats, onde atuam sobre superfícies de plantas, matéria orgânica em decomposição e solo, representando uma importante fonte de aporte de N para solos com diversas vegetações, como florestas e agricultura (SMERCINA *et al.* 2019).

Mesmo sendo de vida livre, alguns gêneros deste grupo geralmente são encontrados associado às plantas em suas regiões rizosféricas, proporcionando melhor crescimento das raízes e da parte aérea, fazendo com que sejam consideradas como rizobactérias promotoras do crescimento de plantas (GOPALAKRISHNAN *et al.* 2018).

A raiz é uma região favorável para que ocorra a associação, pois nela ocorre a liberação exsudatos, em sua maioria açúcares. A capacidade de associação destes microrganismos já foi relatada em culturas, como mamona, arroz, milho,



milheto, sorgo, trigo, cana-de-açúcar e gramíneas forrageiras (MOREIRA *et al.* 2010; FRACETTO *et al.*, 2019).

Os primeiros gêneros de bactérias diazotróficas de vida livre a serem isolados e relatados no Brasil foram os gêneros *Beijerinckia* e *Azotobacter* (DÖBEREINER, 1959), posteriormente foram relatados outros gêneros no mundo, incluindo os gêneros *Pseudomonas* e *Azospirillum*. Os gêneros *Derxia* e *Paenebacillus*, destacam-se por já terem sido isoladas de solos alagados, água, rizosfera de plantas, raízes de árvores, fezes, larvas e insetos, demonstrando alta adaptação do grupo às condições do ambiente (MOREIRA *et al.* 2010).

### **Bactérias produtoras de sideróforos**

O ferro como um micronutriente essencial desempenha diversos papéis importantes na biossíntese da clorofila, reações redox e várias atividades fisiológicas (ESHAGHI *et al.* 2019). Apesar de não estar presente nas clorofilas, o Fe é necessário para sua síntese e para o correto funcionamento do aparelho fotossintético, pois está presente nos três principais complexos do sistema fotossintético que são o fotossistema I, complexo citocromo B6F e fotossistema II (FERREIRA *et al.* 2019a).

Além das plantas, praticamente todas as bactérias precisam de ferro como cofator em enzimas para catalisar reações redox envolvidas em processos celulares fundamentais, como respiração, síntese de DNA e proteção contra espécies reativas de oxigênio (KRAMER *et al.* 2020). Embora o ferro seja abundante na crosta terrestre, sua biodisponibilidade é geralmente baixa. Em alguns tipos de solo, como os salinos, a limitação de Fe disponível causa deficiência nas plantas e os mecanismos exatos subjacentes a esse efeito ainda não são completamente compreendidos (ESHAGHI *et al.* 2019).

Condições aeróbicas e alcalinas do solo causam oxidação de  $Fe^{2+}$  (solúvel) em  $Fe^{3+}$  (insolúvel) que formam complexos insolúveis, limitando assim a disponibilidade da forma utilizável de ferro para as plantas (VERMA *et al.* 2021). A falta de ferro nas plantas leva a um quadro sintomático denominado clorose induzida por deficiência de ferro, que é caracterizada pelo aparecimento de folhas jovens amarelas como consequência da produção ineficiente de clorofila. A deficiência de Fe na agricultura causa prejuízos, pois reduz o rendimento das culturas que produzindo menor biomassa, flores e frutos, ou até levando ao fracasso total da colheita (FERREIRA *et al.* 2019a).

As plantas utilizam duas estratégias para adquirir ferro quando o mesmo se encontra limitante. A primeira estratégia envolve acidificação da rizosfera seguida de redução de íons  $Fe^{3+}$  pela enzima Fe (III) - quelato redutase ligado à membrana e subsequente absorção de  $Fe^{2+}$  nas células da raiz. Na segunda, secretam fitossideróforos de baixo peso molecular para solubilizar o ferro que é então transportado para as células radiculares via proteínas de membrana (KUMAR *et al.* 2018a).

Em condições de depleção de ferro, os microrganismos secretam sideróforos que promovem o processo de absorção de ferro. Sideróforos são compostos orgânicos de baixo peso molecular com alta afinidade e especificidade com ferro e promovem o crescimento das plantas via absorção de Fe e consequente aumento de sua produtividade (PATEL *et al.* 2018).

As rizobactérias que expressam sideróforos podem representar uma alternativa promissora aos fertilizantes químicos, combatendo simultaneamente os efeitos do estresse salino e a limitação de Fe em solos salinos. Além da seca, as

plantas que crescem em solos áridos enfrentam dois outros grandes desafios: alta salinidade e deficiência de Fe (FERREIRA *et al.* 2019b).

Normalmente, os sideróforos são classificados como tipos de catecolatos, hidroxamatos e carboxilatos, dependendo da natureza química de seus sítios de coordenação com o ferro. Bactérias e fungos presentes na rizosfera estão envolvidos na produção pioverdina, hidroxamato, ferrioxaminas que são sideróforos que aumentam em três vezes a eficiência de transporte de Ferro (Fe) para o crescimento de raízes e brotos das plantas (GARG *et al.* 2021).

Enquanto a função principal dos sideróforos é eliminar o ferro insolúvel, as bactérias também usam essas moléculas secretadas para se ligarem a outros metais incluindo os não ferrosos, aos quais se ligam com várias afinidades. Esses complexos sideróforo-metal são incapazes de entrar nas células bacterianas, reduzindo assim as concentrações de metais tóxicos livres no ambiente (HESSE *et al.* 2018).

Diante dessa característica a produção de sideróforos pelos microrganismos passou a ser estudada também como uma estratégia para remediar ambientes contaminados por metais pesados. Os microrganismos produtores de sideróforos são bastante diversificados e encontrados em habitats distintos incluindo mangues (SINHA; PARLI 2020), cavernas (DUNCAN *et al.* 2021) e até mesmo na microbiota intestinal de insetos (SONAWANE *et al.* 2018).

### **Actinobactérias**

O filo Actinobacteria é composto por bactérias filamentosas Gram-positivas com genoma rico em guanina e citosina, podendo atingir valores superiores a 70% de suas bases nucleotídicas (SALAM *et al.* 2020). As actinobactérias representam uma das maiores unidades taxonômicas no domínio Bacteria, compreendendo 46 ordens, 79 famílias e 425 gêneros (SALAM *et al.* 2020). Estima-se que o grupo represente 30% de todas as bactérias presente no solo (KUMAR *et al.*, 2018b).

O termo actinobactéria, antes denominadas actinomicetos, deriva do idioma grego “aktin” (raio) e “mukēs” (fungo), que é usado para designar bactérias filamentosas com ramificações em suas hifas. Esses microrganismos eram descritos como intermediários entre fungos e bactérias por apresentarem micélio e esporos para a reprodução. Entretanto, sua suscetibilidade a compostos antibacterianos e sua parede celular constituída por peptideoglicano, são características de organismos procariotos e, portanto, pontos decisivos para sua taxonomia (NOUIOUI *et al.* 2018).

Actinobactérias fazem uso de diversas fontes para sua nutrição, incluindo alguns polissacarídeos complexos (NOUIOUI *et al.* 2018). Isso resulta em organismos amplamente dispersos em ambientes terrestre e aquáticos, havendo relatos de sua ocorrência em plantas, sedimentos marinhos e, principalmente, no solo, desempenhando papel fundamental em processos que nele ocorrem, em razão da capacidade de produzir enzimas, inibidores enzimáticos e substâncias antibióticas (JOSE *et al.* 2021).

As enzimas produzidas por tais organismos atuam de forma ímpar na ciclagem de nutrientes e decomposição da matéria orgânica, pois aceleram o processo de degradação de compostos de difícil deterioração, como lignina, amido, celulose e outros materiais orgânicos encontrados no solo (SALWAN; SHARMA, 2020). A ação dos antibióticos produzidos por esses microrganismos não se restringe apenas ao solo, pois mais de 70% dos antibióticos de origem natural usados pela indústria farmacêutica são sintetizados por actinobactérias (MAST; STEGMANN, 2019).

A grande dispersão de seus gêneros em ambientes com diferentes características faz com que distintos modos de vida sejam encontrados no filo. O gênero *Frankia* é capaz de estabelecer relação de simbiose com plantas e fixar nitrogênio em suas raízes, incrementando a nutrição das plantas associadas (MARAPPA *et al.* 2020).

Os gêneros *Mycobacterium*, *Tropheryma*, *Nocardia*, *Corynebacterium*, *Leifsonia*, *Gardnerella*, *Actinomyces* e *Propionibacterium* apresentam risco a saúde por sua ação patogênica em humanos, animais ou plantas. O gênero *Streptomyces* vive no solo e é um dos destaques do filo por sua produção de antibióticos e enzimas de grande importância para a indústria. Esse gênero é produtor de geosmina, um composto gasoso que exala um odor característico em solo úmido (VENTURA *et al.*, 2007)

O grupo é um forte promotor do crescimento e proteção de plantas, sendo por mecanismos diretos ou indiretos (SAKURE; BHOSALE, 2019). De acordo com Boukhatem *et al.* (2022) as actinobactérias do solo apresentam muitas características desejáveis para o uso como promotores de crescimento de plantas com destaque para o gênero *Streptomyces*.

As actinobactérias do gênero *Frankia* têm sido bastante estudadas devido ao seu potencial em fixar nitrogênio atmosférico por meio de simbiose com plantas, aumentando a absorção de nitrogênio e promover o estabelecimento vegetal em áreas degradadas (LEE; TSAI 2018). A simbiose com esse gênero de actinobactéria já foi relatada em mais de 200 espécies de plantas (PESCE *et al.* 2019).

Estudos recentes revelaram a espécie *Micromonospora veneta*, que não é simbiótica, mas apresenta potencial para fixação de nitrogênio e biorremediação (KAEWKLA *et al.* 2021). Os gêneros *Streptomyces*, *Nocardia* e *Pseudonocardia* também foram relatados como promotores de crescimento e facilitadores do estabelecimento e sobrevivência de plantas em áreas de restauração (SOLANS *et al.* 2022).

Também é relatado estudos de actinobactérias fixadoras de nitrogênio de vida livre com potencial para promoção de crescimento vegetal (NAFIS *et al.* 2019) e também isoladas de regiões de mineração (SYIEMIONG; JHA 2019) o que denota a potencialidade desse grupo de bactérias em promover o crescimento vegetal mesmo em condições de estresse.

As actinobactérias também tem sido reportadas como produtoras de sideróforos sendo utilizadas na agricultura (BOUBEKRI *et al.* 2022; NAFIS *et al.* 2019; LASUDEE *et al.* 2018). Além disso também foi reportado o uso de sideróforos produzidos por actinobactérias para descontaminação por arsênico (RETAMAL-MORALES *et al.* 2018).

Com relação a solubilização de fosfato mineral, vários estudos relatam o seu potencial em promover o crescimento vegetal (BOUBEKRI *et al.* 2021; NAFIS *et al.* 2021; SOUMARE *et al.* 2021). Essa característica também foi apresentada pelas actinobactérias mesmo sob condições de estresse abiótico (GONG *et al.* 2018; SAIDI *et al.* 2021; YADAV *et al.* 2021).

As actinobactérias também são capazes de produzir auxinas estando associadas as raízes de plantas (NAFIS *et al.* 2019) a outros microrganismos do solo como os fungos micorrízicos (LASUDEE *et al.* 2018) e de forma endofítica (BORAH; THAKUR 2020). Também é bastante relatado a produção de AIA pelas actinobactérias mesmo sob condições de estresse incluindo elevada salinidade (GONG *et al.* 2018), contaminação por metais pesados e pesticidas (SOLÁ *et al.* 2019) e solos de desertos (NAFIS *et al.* 2019).

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

A utilização de inoculantes como biofertilizantes do solo tem sido impulsionada principalmente pela degradação ambiental causada pelas práticas agrícolas intensivas. Essa estratégia de manejo é ecologicamente vantajosa, pois reduz os custos de produção e os impactos ambientais sendo, portanto, uma prática sustentável.

Conforme abordado nessa revisão, as actinobactérias apresentam potencial para serem utilizadas na agricultura como biofertilizantes e promotores de crescimento vegetal.

As possibilidades de uso das actinobactérias como inoculantes são diversificadas, pois esses microrganismos apresentam modos de vida como simbioses, associativos e de vida livre no solo permitindo uma ampla aplicabilidade.

Além de promover o crescimento vegetal, essas bactérias também são adaptadas a condições adversas, o que permite a sua utilização em habitats distintos.

## REFERÊNCIAS

AHMAD, E.; SHARMA, S. K.; SHARMA, P. K. Deciphering operation of tryptophan-independent pathway in high indole-3-acetic acid (IAA) producing *Micrococcus aloeverae* DCB-20. **FEMS Microbiology Letters**, v. 367, n. 24, p. 190, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1093/femsle/fnaa190>

ALAWIYE, T. T.; BABALOLA, O. O. Bacterial diversity and community structure in typical plant rhizosphere. **Diversity**, v. 11, n. 10, p. 179, 2019. DOI: <https://doi.org/10.3390/d111100179>

ALORI, E. T.; GLICK, B. R.; BABALOLA, O. O. Microbial phosphorus solubilization and its potential for use in sustainable agriculture. **Frontiers in Microbiology**, v. 8, p. 971, 2017. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00971>

ARORA, N. K.; FATIMA, T.; MISHRA, I.; VERMA, S. Microbe-based inoculants: role in next green revolution. In: **Environmental concerns and sustainable development**. Springer, Singapore, 2020. p. 191-246. DOI: 10.1007/978-981-13-6358-0\_9

BASU, A.; PRASAD, P.; DAS, S. N.; KALAM, S.; SAYYED, R. Z. *et al.* Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) as green bioinoculants: recent developments, constraints, and prospects. **Sustainability**, v. 13, n. 3, p. 1140, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3390/su13031140>

BATISTA, M. B.; RAY D. Manipulating nitrogen regulation in diazotrophic bacteria for agronomic benefit. **Biochemical Society Transactions**, v. 47, n. 2, p. 603–614, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1042/BST20180342>

BORAH, A.; THAKUR, D. Phylogenetic and functional characterization of culturable endophytic actinobacteria associated with *Camellia spp.* for growth promotion in commercial tea cultivars. **Frontiers in Microbiology**, v. 11, p. 318, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.00318>

BOUBEKRI, K.; SOUMARE, A.; MARDAD, I.; LYAMLOULI, K.; HAFIDI, M. *et al.* The screening of potassium-and phosphate-solubilizing actinobacteria and the assessment of their ability to promote wheat growth parameters. **Microorganisms**, v. 9, n. 3, p. 470, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3390/microorganisms9030470>

BOUBEKRI, K.; SOUMARE, A.; MARDAD, I.; LYAMLOULI, K.; OUHDOUCH, Y. *et al.* Multifunctional role of actinobacteria in agricultural production sustainability: a review. **Microbiological Research**, p. 127059, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2022.127059>

BOUKHATEM, Z.F.; MERABET, C.; TSAKI, H. Plant Growth Promoting Actinobacteria, the Most Promising Candidates as Bioinoculants? **Frontiers in Agronomy**. v. 4, p. 849911, 2022. DOI: [10.3389/fagro.2022.849911](https://doi.org/10.3389/fagro.2022.849911)

CARDOSO, E. J. B. N.; ANDREOTE, F. D. **Microbiologia do Solo**. 2. ed. Piracicaba: ESALQ: 2016. 221 p.

CHANDRA, S.; ASKARI, K.; KUMARI, M. Optimization of indole acetic acid production by isolated bacteria from *Stevia rebaudiana* rhizosphere and its effects on plant growth. **Journal of Genetic Engineering and Biotechnology**, v. 16, n. 2, p. 581-586, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jgeb.2018.09.001>

DÖBEREINER, J. Sobre a ocorrência de *Beijerinckia* em alguns estados do Brasil. **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v. 19, p. 151-160, 1959.

DUNCAN, T. R.; WERNER-WASHBURNE, M.; NORTHUP, D. E. Diversity of siderophore-producing bacterial cultures from Carlsbad Caverns National Park caves, Carlsbad, New Mexico. **Journal of Cave & Karst Studies**, v. 83, n. 1, 2021. DOI: [10.4311/2019ES0118](https://doi.org/10.4311/2019ES0118)

ELAVARASAN, R. M.; PUGAZHENDHI, R.; SHAFIULLAH, G. M.; KUMAR, N. M.; ARIF, M. T. *et al.* Impacts of COVID-19 on Sustainable Development Goals and effective approaches to maneuver them in the post-pandemic environment. **Environmental Science and Pollution Research**, p. 1-31, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11356-021-17793-9>

ESHAGHI, E.; NOSRATI, R.; OWLIA, P.; MALBOOBI, M. A.; GHASEMINEJAD, P.; GANJALI, M. R. Zinc solubilization characteristics of efficient siderophore-producing soil bacteria. **Iranian Journal of Microbiology**, v. 11, n. 5, p. 419–430, 2019. Disponível em: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC7049313/pdf/IJM-11-419.pdf>

FERNANDES, M. S.; SOUZA, S. R.; SANTOS, L. A. **Nutrição Mineral de Plantas**. 2. ed. Viçosa: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2018. 670 p.

FERREIRA, C. M. H.; SOARES, H. M. V. M.; SOARES, E. V. Promising bacterial genera for agricultural practices: An insight on plant growth-promoting properties and microbial safety aspects. **Science of the Total Environment**, v. 682, p. 779-799, 2019a. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.04.225>

FERREIRA, M. J.; SILVA, H.; CUNHA, A. Siderophore-producing rhizobacteria as a promising tool for empowering plants to cope with iron limitation in saline soils: A review. **Pedosphere**, v. 29, n. 4, p. 409-420, 2019b. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.04.225>

FEYISSA, A.; YANG, F.; WU, J.; CHEN, Q.; ZHANG, D. *et al.* Soil nitrogen dynamics at a regional scale along a precipitation gradient in secondary grassland of China. **Science of The Total Environment**, v. 781, p. 146736, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.146736>

FRACETTO, F. J. C.; FRACETTO, G. G. M.; BARROS, F. M. R.; LIRA JUNIOR, M. A.; SIQUEIRA NETO, M. Free-living diazotrophs drive castor bean nitrogen input in tropical semiarid soils. **Ciência Rural**, v. 49, n. 12, p. 8-8, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1590/0103-8478cr20190446>

FURTAK, K.; GALAZKA, A. Edaphic factors and their influence on the microbiological biodiversity of the soil environment. **Advancements of Microbiology**, v. 58, n. 4, p. 375-385, 2019. DOI: <http://dx.doi.org/10.21307/PM-2019.58.4.375>

GARG, G.; KUMAR, S.; BHATI, S. Siderophore in Plant Nutritional Management: Role of Endophytic Bacteria. *In*: MAHESHWARI, D.K.; DHEEMAN, S. **Endophytes: Mineral Nutrient Management**, v.3. Springer, Cham, p. 315-329, 2021. DOI: [https://doi.org/10.1007/978-3-030-65447-4\\_14](https://doi.org/10.1007/978-3-030-65447-4_14)

GONG, Y.; BAI, J. L.; YANG, H. T.; ZHANG, W. D.; XIONG, Y. W. *et al.* Phylogenetic diversity and investigation of plant growth-promoting traits of actinobacteria in coastal salt marsh plant rhizospheres from Jiangsu, China. **Systematic and Applied Microbiology**, v. 41, n. 5, p. 516-527, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.syapm.2018.06.003>

GOPALAKRISHNAN, S.; SRINIVAS, V.; VEMULA, A.; SAMINENI, S.; RATHORE, A. Influence of diazotrophic bacteria on nodulation, nitrogen fixation, growth promotion and yield traits in five cultivars of chickpea, **Biocatalysis and Agricultural Biotechnology**, v. 15, p. 35-42, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2018.05.006>

GOSWAMI, M.; SURESH, D. E. K. A. Plant growth-promoting rhizobacteria-alleviators of abiotic stresses in soil: a review. **Pedosphere**, v. 30, n. 1, p. 40-61, 2020. DOI: [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(19\)60839-8](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(19)60839-8)

GRIFFITHS, R. I.; BAILEY, M. J.; MCNAMARA, N. P.; WHITELEY, A. S. The functions and components of the Sourhope soil microbiota. **Applied Soil Ecology**, v. 33, n. 2, p. 114-126, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2006.03.007>

GUO, J.; MUHAMMAD, H.; LV, X.; WEI, T.; REN, X. *et al.* Prospects and applications of plant growth promoting rhizobacteria to mitigate soil metal contamination: A review. **Chemosphere**, v. 246, p. 125823, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2020.125823>

HAWKESFORD, M.; HORST, W.; KICHEY, T.; LAMBERS, H.; SCHJOERRING, J.; MØLLER, I. S.; WHITE, P. Functions of Macronutrients. In: MARSCHNER, P. **Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants**. 3. ed. Academic Press, 2011. p. 135-189, 2011.

HESSE, E.; O BRIEN, S.; TROMAS, N.; BAYER, F.; LUJÁN, A. M. *et al.* Ecological selection of siderophore producing microbial taxa in response to heavy metal contamination. **Ecology Letters**, v. 21, n. 1, p. 117-127, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.12878>

JOSE, P. A.; MAHARSHI, A.; JHA, B. Actinobacteria in natural products research: Progress and prospects. **Microbiological Research**, v. 246, p. 126708, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2021.126708>

KAEWKLA, O.; SURIYACHADKUN, C.; FRANCO, C.M.M. *Micromonospora veneta* sp. nov., an endophytic actinobacterium with potential for nitrogen fixation and for bioremediation. **Archives of Microbiology**, v. 203, p. 2853–2861, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00203-021-02260-3>

KARPAGAM, T.; NAGALAKSHMI, P. K. Isolation and characterization of phosphate solubilizing microbes from agricultural soil. **International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences**, v. 3, n. 3, p. 601-614, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2006.03.007>

KAUR, H.; KAUR, J.; GERA, R. Plant growth promoting rhizobacteria: a boon to agriculture. **International Journal of Cell Science and Biotechnology**. v. 5, p. 17-22, 2016. Disponível em: <http://inpressco.com/category/ijcsb/>

KOUR, D.; RANA, K. L.; KAUR, T.; YADAV, N.; YADAV, A. N. *et al.* Biodiversity, current developments and potential biotechnological applications of phosphorus-solubilizing and -mobilizing microbes: A review. **Pedosphere**. v. 31, n. 1, p. 43-75, 2021. DOI: [10.1016/S1002-0160\(20\)60057-1](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(20)60057-1)

KRAMER, J.; ÖZKAYA, Ö.; KÜMMERLI, R. Bacterial siderophores in community and host interactions. **Nature Reviews Microbiology**, v. 18, p. 152-163, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41579-019-0284-4>

KUMAR, J. G. S. P.; GOMATHI, A.; VASCONCELOS, V.; GOTHANDAM, K. M. Bioactivity assessment of Indian origin-mangrove actinobacteria against *Candida albicans*. **Marine Drugs**, v. 16, n. 2, p. 60, 2018a. DOI: <https://doi.org/10.3390/md16020060>

KUMAR, P.; THAKUR, S.; DHINGRA, G. K.; SINGH, A.; PAL, M. K. *et al.* Inoculation of siderophore producing rhizobacteria and their consortium for growth enhancement of wheat plant. **Biocatalysis and Agricultural Biotechnology**, v. 15, p. 264-269, 2018b. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2018.06.019>

LASLO, É.; GYÖRGY, É.; MARA, G.; TAMÁS, É.; ÁBRAHÁM, B. *et al.* Screening of plant growth promoting rhizobacteria as potential microbial inoculants. **Crop Protection**, v. 40, p. 43-48, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2012.05.002>

LASUDEE, K.; TOKUYAMA, S.; LUMYONG, S.; PATHOM-AREE, W. Actinobacteria associated with arbuscular mycorrhizal *Funneliformis mosseae* spores, taxonomic characterization and their beneficial traits to plants: Evidence obtained from mung bean (*Vigna radiata*) and Thai jasmine rice (*Oryza sativa*). **Frontiers in Microbiology**, v. 9, p. 1247, 2018. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01247>

LEE, J.; TSAI, S. The nitrogen-fixing *Frankia* significantly increases growth, uprooting resistance and root tensile strength of *Alnus formosana*. **African Journal of Biotechnology**, v. 17, n. 7, p. 213-225, 2018. DOI: <https://doi.org/10.5897/AJB2017.16289>

LIU, D.; LIBERTON, M.; YU, J.; PAKRASI, H. B.; BHATTACHARYYA-PAKRASI, M. Engineering nitrogen fixation activity in an oxygenic phototroph. **MBio**, v. 9, n. 3, p. 01029, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1128/mBio.01029-18>

MAHMUD, K.; MAKAJU, S.; IBRAHIM, R.; MISSAOUI, A. Current progress in nitrogen fixing plants and microbiome research. **Plants**, v. 9, n. 1, p. 97, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants9010097>

MAJEED, A., MUHAMMAD, Z.; AHMAD, H. Plant growth promoting bacteria: role in soil improvement, abiotic and biotic stress management of crops. **Plant Cell**, v. 37, p. 1599–1609, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00299-018-2341-2>

MALHOTRA, H.; SHARMA, S.; PANDEY, R. Phosphorus nutrition: plant growth in response to deficiency and excess. *In*: HASANUZZAMAN, M., FUJITA, M., OKU, H., NAHAR, K., HAWRYLAK-NOWAK, B. **Plant nutrients and abiotic stress tolerance**. Singapore: Springer, p. 171-190, 2018. DOI: 10.1007/978-981-10-9044-8\_7

MARAPPA, N.; DHARUMADURAI, D.; NOORUDDIN, T.; ABDULKADER, A. M. Morphological, molecular characterization and biofilm inhibition effect of endophytic *Frankia* sp. from root nodules of Actinorhizal plant *Casuarina* sp. **South African Journal of Botany**, v. 134, p. 72-83, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2020.02.039>

MAST, Y.; STEGMANN, E. Actinomycetes: The antibiotics producers. **Antibiotics**, v. 8, n. 3, p. 105, 2019. DOI: <https://doi.org/10.3390/antibiotics8030105>

MEKONNEN, H., KIBRET, M. The roles of plant growth promoting rhizobacteria in sustainable vegetable production in Ethiopia. **Chemical and Biological Technologies in Agriculture**, v. 8, n. 15, p. 1-11, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1186/s40538-021-00213-y>

MENG, H.; ZHOU, Z.; WU, R.; WANG, Y.; GU, J. D. Diazotrophic microbial community and abundance in acidic subtropical natural and re-vegetated forest soils revealed by high-throughput sequencing of nifH gene. **Applied Microbiology and Biotechnology**, v. 103, n. 2, p. 995-1005, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00253-018-9466-7>



MOREIRA, F. M. S.; SILVA, K.; NÓBREGA, R. S. A.; CARVALHO, F. Bactérias diazotróficas associativas: diversidade, ecologia e potencial de aplicações. **Comunicata Scientiae**, v. 1, n. 2, p. 74-99, 2010. DOI: <https://doi.org/10.14295/cs.v1i2.45>

NACCOON, S.; JOGLOY, S.; RIDDECH, N.; MONGKOLTHANARUK, W.; KUYPER, T. W. S. *et al.* Interaction between phosphate solubilizing bacteria and arbuscular mycorrhizal fungi on growth promotion and tuber inulin content of *Helianthus tuberosus* L. **Scientific reports**, v. 10, n. 1, p. 1-10, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-020-61846-x>

NAFIS, A.; RAKLAMI, A.; BECHTAOUI, N.; EL KHALLOUFI, F.; EL ALAOUI, A. *et al.* Actinobacteria from extreme niches in Morocco and their plant growth-promoting potentials. **Diversity**, v. 11, n. 8, p. 139, 2019. DOI: <https://doi.org/10.3390/d11080139>

NESME, T.; METSON, G. S.; BENNETT, E. M. Global phosphorus flows through agricultural trade. **Global Environmental Change**, p. 133-141, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2018.04.004>

NOSHEEN, S.; AJMAL, I.; SONG, Y. Microbes as biofertilizers, a potential approach for sustainable crop production. **Sustainability**, v. 13, n. 4, p. 1868, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3390/su13041868>

NOUIOUI, I.; CARRO, L.; GARCÍA-LÓPEZ, M.; MEIER-KOLTHOFF, J. P.; WOYKE, T. *et al.* Genome-based taxonomic classification of the phylum Actinobacteria. **Frontiers in Microbiology**, p. 2007, 2018. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.02007>

OLEŃSKA, E.; MAŁEK, W.; WÓJCIK, M.; SWIECICKA, I.; THIJS, S. *et al.* Beneficial features of plant growth-promoting rhizobacteria for improving plant growth and health in challenging conditions: A methodical review. **Science of the Total Environment**, v. 743, p. 140682, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140682>

PATEL, P.; TRIVEDI, G.; SARAF, M. Iron biofortification in mungbean using siderophore producing plant growth promoting bacteria. **Environmental Sustainability**, v. 1, p. 357–365, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1007/s42398-018-00031-3>

PESCE, C.; OSHONE, R.; HURST IV, S. G.; KLEINER, V. A.; TISA, L. S. Stable transformation of the actinobacteria *Frankia* spp. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 85, n. 15, p. 957, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1128/AEM.00957-19>

PENN, C. J.; CAMBERATO, J. J. A critical review on soil chemical processes that control how soil pH affects phosphorus availability to plants. **Agriculture**, v. 9, n. 6, p. 120, 2019. DOI: <https://doi.org/10.3390/agriculture9060120>

PIERZYNSKI, J.; HETTIARACHCHI, G. M. Reactions of phosphorus fertilizers with and without a fertilizer enhancer in three acidic soils with high phosphorus fixing

capacity. **Soil Science Society of America Journal**, v. 82, n. 5, p. 1124-1139, 2018. DOI: <https://doi.org/10.2136/sssaj2018.01.0064>

PODLASEK, A.; EUGENIUSZ K.; MAGDALENA D. V. The Variability of Nitrogen Forms in Soils Due to Traditional and Precision Agriculture: Case Studies in Poland. **International Journal of Environmental Research and Public Health**, v. 18, n. 2, p. 465, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijerph18020465>

PORTER, S. S.; SACHS, J. L. Agriculture and the disruption of plant–microbial symbiosis. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 35, n. 5, p. 426-439, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.01.006>

PRABHU, N.; BORKAR, S.; GARG, S. Phosphate solubilization by microorganisms: overview, mechanisms, applications and advances. **Advances in Biological Science Research**, p. 161-176, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-817497-5.00011-2>

RETAMAL-MORALES, G.; MEHNERT, M.; SCHWABE, R.; TISCHLER, D.; ZAPATA, C. *et al.* Detection of arsenic-binding siderophores in arsenic-tolerating Actinobacteria by a modified CAS assay. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v. 157, p. 176-181, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2018.03.087>

SAAD, M. M.; EIDA, A. A.; HIRT, H. Tailoring plant-associated microbial inoculants in agriculture: a roadmap for successful application. **Journal of Experimental Botany**, v. 71, n. 13, p. 3878-3901, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa111>

SACCO, L. P. **Isolamento de bactérias produtoras de enzimas de interesse em processos biotecnológicos**. 2013. 57 f. Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Jaboticabal, 2013. Disponível em: <https://repositorio.unesp.br/bitstream/handle/11449/94874/000737304.pdf?sequence=1&isAllowed=y>. Acesso em 6 abr. 2022.

SAIDI, S.; CHERIF-SILINI, H.; CHENARI BOUKET, A.; SILINI, A.; ESHELLI, M. *et al.* Improvement of *Medicago sativa* crops productivity by the co-inoculation of *Sinorhizobium meliloti*–actinobacteria under salt stress. **Current Microbiology**, v. 78, n. 4, p. 1344-1357, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00284-021-02394-z>

SALAM, N.; JIAO, J. Y.; ZHANG, X. T.; LI, W. J. Update on the classification of higher ranks in the phylum Actinobacteria. **International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology**, v. 70, n. 2, p. 1331-1355, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.003920>

SALWAN, R.; SHARMA, V. Molecular and biotechnological aspects of secondary metabolites in actinobacteria. **Microbiological Research**, v. 231, p. 126374, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2019.126374>

SAKURE, S.; BHOSALE, S. Actinobacteria for biotic stress management. *In*: SAYYED, R. **Plant growth promoting rhizobacteria for sustainable stress**

**management**. Singapore: Springer, 2019. p. 363-378. DOI: 10.1007/978-981-13-6986-5\_14

SÁNCHEZ-CRUZ, R.; VÁZQUEZ, I. T.; BATISTA-GARCÍA, R. A.; MÉNDEZ-SANTIAGO, E. W.; DEL RAYO SÁNCHEZ-CARBENTE, M. *et al.* Isolation and characterization of endophytes from nodules of *Mimosa pudica* with biotechnological potential. **Microbiological Research**, v. 218, p. 76-86, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2018.09.008>

SANTOS, H. G.; JACOMINE, P. K. T.; ANJOS, L. H. C.; OLIVEIRA, V. A.; LUMBREERAS, J. F. *et al.* **Sistema Brasileiro de Classificação de Solos**. 5. ed. Brasília: Embrapa, 2018. 356 p.

SHAMEER, S.; PRASAD, T. Plant growth promoting rhizobacteria for sustainable agricultural practices with special reference to biotic and abiotic stresses. **Plant Growth Regulation**, v. 84, n. 3, p. 603-615, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10725-017-0365-1>

SHEN, J.; YUAN, L.; ZHANG, J.; LI, H.; BAI, Z. *et al.* Phosphorus dynamics: from soil to plant. **Plant physiology**, v. 156, n. 3, p. 997-1005, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.111.175232>

SILVA, M. J. C.; PALMEIRA, S. F.; FORTES, K.; NASCIMENTO, V. X.; MEDEIROS, A. S. *et al.* IAA production of indigenous isolate of plant growth promoting rhizobacteria in the presence of tryptophan. **Australian Journal of Crop Science**, v. 14, n. 3, p. 537-544, 2020. Disponível em: <https://search.informit.org/doi/10.3316/informit.123443453212027>

SILVEIRA, A. P. D.; FREITAS, S. S. **Microbiota do Solo e Qualidade Ambiental**. Campinas: Instituto Agrônômico, 2007. 312 p.

SINHA, A. K.; PARLI, B. V. Siderophore production by bacteria isolated from mangrove sediments: a microcosm study. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 524, p. 151290, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2019.151290>

SINGH, J. S.; GUPTA, V. K. Soil microbial biomass: a key soil driver in management of ecosystem functioning. **Science of the Total Environment**, v. 634, p. 497-500, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.03.373>

SINGH, J.; SINGH, P.; RAY, S.; RAJPUT, R. S.; SINGH, H. B. Plant growth-promoting rhizobacteria: Benign and useful substitute for mitigation of biotic and abiotic stresses. In: SAYYED, R.; ARORA, N.; REDDY, M. **Plant Growth Promoting Rhizobacteria for Sustainable Stress Management**. Singapore: Springer, 2019. p. 81-101. DOI: 10.1007/978-981-13-6536-2\_5

SMERCINA, D. N.; EVANS, S. E.; FRIESEN, M. L.; TIEMANN, L. K. To fix or not to fix: controls on free-living nitrogen fixation in the rhizosphere. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 85, n. 6, p. 02546, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1128/AEM.02546-18>

SOLÁ, M. Z. S.; LOVAISA, N.; COSTA, J. S. D.; BENIMELI, C. S.; POLTI, M. A. *et al.* Multi-resistant plant growth-promoting actinobacteria and plant root exudates influence Cr (VI) and lindane dissipation. **Chemosphere**, v. 222, p. 679-687, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.01.197>

SOLANS, M.; PELLIZA, Y. I.; TADEY, M. Inoculation with native actinobacteria may improve desert plant growth and survival with potential use for restoration practices. **Microbial Ecology**, v. 83, n. 2, p. 380-392, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00248-021-01753-4>

SONAWANE, M. S.; CHAUDHARY, R. D.; SHOUCHE, Y. S.; SAYYED, R. Z. Insect gut bacteria: a novel source for siderophore production. **Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences**, v. 88, n. 2, p. 567-572, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1007/s40011-016-0785-0>

SOUMARE, A.; DIEDHIOU, A. G.; THUITA, M.; HAFIDI, M.; OUHDOUCH, Y. *et al.* Exploiting biological nitrogen fixation: a route towards a sustainable agriculture. **Plants**, v. 9, n. 8, p. 1011, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants9081011>

SOUMARE, A.; BOUBEKRI, K.; LYAMLOULI, K.; HAFIDI, M.; OUHDOUCH, Y. *et al.* Efficacy of phosphate solubilizing Actinobacteria to improve rock phosphate agronomic effectiveness and plant growth promotion. **Rhizosphere**, v. 17, p. 100284, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2020.100284>

SUN, J.; YANG, L.; WEI, J.; QUAN, J.; YANG, X. The responses of soil bacterial communities and enzyme activities to the edaphic properties of coal mining areas in Central China. **PloS one**, v. 15, n. 4, p. e0231198, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0231198>

SYIEMIONG, D.; JHA, D. K. Search for plant growth promoting actinobacteria from a limestone mining spoil soil in Meghalaya. **Research Journal of Life Sciences, Bioinformatics, Pharmaceuticals and Chemical Sciences**, v. 5, p. 1024-1036, 2019. Disponível em: <http://www.rjlbpcs.com/article-pdf-downloads/2019/26/607.pdf>

TIAN, L.; LIN, X.; TIAN, J.; JI, L.; CHEN, Y. *et al.* Research advances of beneficial microbiota associated with crop plants. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 21, n. 5, p. 1792, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms21051792>

TORSVIK, V.; GOKSØYR, J.; DAAE, F.L. High diversity in DNA of soil bacteria. **Applied in Environmental Microbiology**, v. 56, p. 782-787, 1990. DOI: <https://doi.org/10.1128/aem.56.3.782-787.1990>

VANCE, C.P.; UHDE-STONE, C.; ALLAN, D.L. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. **New Phytologist**, v. 157, n. 3, p. 423-447, 2003. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00695.x>

VENTURA, M.; CANCHAYA, C.; TAUCH, A.; CHANDRA, G.; FITZGERALD, G. F. *et al.* Genomics of Actinobacteria: tracing the evolutionary history of an ancient

phylum. **Microbiology and Molecular Biology Reviews**, v. 71, n. 3, p. 495-548, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1128/MMBR.00005-07>

VERMA, H.; JINDAL, M.; RATHER, S. A. Bacterial siderophores for enhanced plant growth. In: MALIK, J. A. **Handbook of research on microbial remediation and microbial biotechnology for sustainable soil**. IGI Global, 2021. p. 314-331. DOI: 10.4018/978-1-7998-7062-3.ch011

YADAV, A. N.; VERMA, P.; KUMAR, S.; KUMAR, V.; KUMAR, M. *et al.* Chapter 2 - Actinobacteria from Rhizosphere: Molecular Diversity, Distributions, and Potential Biotechnological Applications. In: SINGH, B. P. *et al.* **New and Future Developments in Microbial Biotechnology and Bioengineering**. Elsevier, 2018, p.13-41. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63994-3.00002-3>

YADAV, K. K.; SHRIVASTAVA, N.; SOLANKI, A. C.; UPADHYAY, S.; TRIVEDI, M. Actinobacteria interventions in plant and environment fitness. In: SOLANKI, M. K. *et al.* **Microbiomes and Plant Health**. Academic Press, 2021. p. 397-427. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-819715-8.00014-8>

YANSHENG, C.; FENGLIANG, Z.; ZHONGYI, Z.; TONGBIN, Z.; HUAYUN, X. Biotic and abiotic nitrogen immobilization in soil incorporated with crop residue, **Soil and Tillage Research**, v. 202, p. 104664, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.still.2020.104664>.

ZHAO, K.; LI, J.; ZHANG, X.; CHEN, Q.; LIU, M. *et al.* Actinobacteria associated with *Glycyrrhiza inflata* Bat. are diverse and have plant growth promoting and antimicrobial activity. **Scientific Reports**, v. 8, n. 1, p. 1-13, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-018-32097-8>