

Documentos

ISSN 1517-8498

Dezembro/2000

Número, 118



**Interações entre as Populações de Actinomicetos e outros Organismos na
Rizosfera.**



Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária

Agrobiologia

Ministério da Agricultura e do Abastecimento

República Federativa do Brasil

Presidente

Fernando Henrique Cardoso

Ministério da Agricultura e do Abastecimento

Ministro

Marcus Vinicius Patrini de Moraes

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - Embrapa

Diretor Presidente

Alberto Duque Portugal

Diretores

Elza Ângela Battaglia Brito da Cunha

Dante Daniel Giacomelli Scolari

José Roberto Rodrigues Peres

Chefias da Agrobiologia

Chefe Geral: Maria Cristina Prata Neves

Chefe Adj. De Pesq e Desenvolvimento: Sebastião Manhães Souto

Chefe Adjunto Administrativo: Vanderlei Pinto

DOCUMENTO Nº 118

ISSN 1517-8498

Dezembro 2000

**Interações entre as Populações de Actinomicetos e outros Organismos na
Rizosfera.**

João Carlos Pereira

**Seropédica – RJ
2000**

Exemplares desta publicação podem ser solicitadas à

Embrapa Agrobiologia

Caixa Postal: 74505

23851-970 – Seropédica – RJ

Telefone: (021) 682-1500

Fax: (021) 682-1230

e-mail: sac@cnpab.embrapa.br

Expediente:

Revisor e/ou ad hoc: Rosa Maria Pitard

Normalização Bibliográfica/Confecção/Padronização: Dorimar dos Santos Felix

Comitê de Publicações: Sebastião Manhães Souto (Presidente)

Johanna Döbereiner

José Ivo Baldani

Norma Gouvêa Rumjanek

José Antonio Ramos Pereira

Robert Michael Boddey

Dorimar dos Santos Felix (Bibliotecária)

PEREIRA, J. C. **Interações entre as Populações de Actinomicetos e outros Organismos na Rizosfera**. Seropédica: Embrapa Agrobiologia, dez. 2000. 15p. (Embrapa Agrobiologia. Documentos, 118).

ISSN 1517-8498

1. Actinomiceto. 2. Rizosfera. I. Embrapa. Centro Nacional de Pesquisa de Agrobiologia (Seropédica, RJ). II. Título. III. Série.

CDD 579.37

SUMÁRIO

	página
1 – INTRODUÇÃO	04
2 - INTERAÇÕES DAS POPULAÇÕES DE ACTINOMICETOS COM AS DEMAIS POPULAÇÕES BACTERIANAS E COM AS POPULAÇÕES FÚNGICAS NA RIZOSFERA	06
2.1 - INTERAÇÕES COM AS BACTÉRIAS EM GERAL	07
2.2 - INTERAÇÕES COM RIZÓBIO	08
2.3 - INTERAÇÕES COM MICORRIZAS	08
2.4 - INTERAÇÕES COM FITOPATÓGENOS	09
3 - INTERAÇÕES DAS POPULAÇÕES DE ACTINOMICETOS COM VEGETAIS SUPERIORES	10
3.1 - ACTINOMICETOS FITOPATÓGENOS	10
3.2 – ACTINORRIZAS	11
4 – CONCLUSÃO	11
5 – REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	12

INTERAÇÕES ENTRE AS POPULAÇÕES DE ACTINOMICETOS E OUTROS ORGANISMOS NA RIZOSFERA.

J.C. Pereira ¹

1 – INTRODUÇÃO

O solo é um meio natural complexo que influencia o crescimento, a multiplicação, a sobrevivência e outras atividades dos organismos (Rangaswami & Oblisami, 1967). Os microrganismos não vivem no solo na forma de culturas puras, mas sim, na forma de uma comunidade complexa, onde uma grande variedade de interações são desenvolvidas.

A rizosfera, região do solo sob influência direta da presença das raízes, com características distintas das do solo, é a região onde ocorre a maior parte das interações entre microrganismos e plantas (Lynch, 1982; Foster, 1986).

A rizosfera é um habitat mutável, sendo que a sua composição e a sua estrutura são influenciadas durante o ciclo vegetativo. Suas dimensões também são determinadas pelo tipo, composição e umidade do solo. A planta pode modificar as características químicas do solo nas proximidades de suas raízes através dos fragmentos descascados da

superfície das raízes e dos exsudatos radiculares solúveis, enriquecendo o solo com uma variedade de compostos orgânicos; do consumo de O₂ e liberação de CO₂, modificando a atmosfera radicular; da absorção seletiva de íons nutritivos, diminuindo a concentração de sais; e do consumo de H₂O, reduzindo a umidade, etc. Os exsudatos radiculares contém uma miscelânea de compostos como açúcares, ácidos orgânicos, aminoácidos, peptídeos, nucleotídeos, vitaminas e outros compostos biologicamente ativos, sendo que a composição dos exsudatos sofre mudanças em várias fases do desenvolvimento da planta.

Os exsudatos difundem até distâncias distintas através do meio adjacente, representando um nicho bastante atraente para os microrganismos, onde os mais diversos tipos de interações podem ser observadas entre estes e as plantas, assim como entre os diversos membros da microbiota (Cardoso e Freitas, 1992).

A presença das raízes e as modificações físicas e químicas que elas produzem criam um ecossistema especializado, onde o crescimento das populações na comunidade microbiana pode ser beneficiado ou inibido. A influência das raízes sobre os microrganismos do solo é avaliada através da relação entre as densidades das populações microbianas, em diferentes distâncias da sua superfície (R), e do solo adjacente (S). Assim, o número de microrganismos de diversas espécies na rizosfera geralmente é maior que no solo livre de raízes e a relação R/S é, quase sempre, maior que 1 (Katznelson, 1965). Tem-se observado que as populações rizosféricas podem ser 100 vezes superiores ao solo adjacente (Siqueira & Franco, 1988).

¹ Eng. Agr., PhD., Embrapa Agrobiologia, Km 47, Caixa Postal 74505, CEP 23851-970, Seropédica, RJ.

A influência da rizosfera sobre vários grupos fisiológicos de bactérias é variável, evidenciando a sensibilidade seletiva destes grupos. Tem-se observado que os bacilos esporulantes (*Bacillus*) e os cocos Gram-positivos são inibidos na rizosfera das plantas cultivadas, enquanto os bastonetes Gram-negativos como *Pseudomonas*, *Achromobacter*, *Agrobacter*, *Caulobacter*, *Bdellovibrio*, *Beijerinckia*, *Rhizobium* e *Azospirillum* são estimulados (Siqueira & Franco, 1988). As bactérias com exigências nutricionais simples (capazes de crescer em meio composto de açúcar, fonte de nitrogênio mineral e de sais minerais) e aquelas que exigem a presença de aminoácidos são também estimuladas na rizosfera (Drozdownicz, 1991). A massa bacteriana pode atingir 36 mg de bactérias por g de raiz. Estudos com microscopia eletrônica têm demonstrado que as densidades das populações bacterianas podem chegar a $120 - 160 \times 10^6 \text{ UFC/cm}^2$ de raiz.

As atividades das raízes criam um habitat favorável para o desenvolvimento das populações fúngicas. Entretanto, o efeito rizosférico sobre estes microrganismos parecem ser mais limitados do que para as populações bacterianas. A proximidade das raízes resulta na germinação dos esporos dormentes, que são predominantes no solo não rizosférico. Alguns dos gêneros mais representativos encontrados na rizosfera das plantas cultivadas são: *Alternaria*, *Aspergillus*, *Acaulospora*, *Fusarium*, *Gigaspora*, *Glomus*, *Mucor*, *Penicillium*, *Pythium*, *Rhizoctonia*, *Scutellospora* (Siqueira e Franco, 1988). As espécies de endomicorrizas e de ectomicorrizas são estimuladas, formando associações simbióticas. Em consequência há um incremento do volume do solo sob influência da raiz (micorizosfera), induzindo a aumentos substanciais no número de microrganismos (Foster, 1986). Geralmente, as densidades das populações fúngicas na rizosfera atingem 10^7 UFC/g de solo rizosférico.

Para as populações de actinomicetos, a rizosfera também se mostra um nicho favorável. Tem-se observado que os gêneros comumente encontrados na rizosfera das plantas cultivadas são *Streptomyces* e *Nocardia*. Em geral, a influência da rizosfera sobre as populações de actinomicetos é menor do que sobre as populações das demais bactérias e sobre as populações fúngicas, visto que os actinomicetos são microrganismos de crescimento lento com baixa capacidade competitiva. Desta forma, não conseguem predominar em substratos orgânicos nos quais outros microrganismos apresentam capacidade de colonização mais elevada. As densidades das populações de actinomicetos na rizosfera é variável podendo atingir 10^6 a 10^7 UFC/g de solo rizosférico seco (Gottlieb, 1952; Watson & Williams, 1974; Siqueira & Franco, 1988; Pereira et al., 1999a).

Estudos ecológicos das populações de actinomicetos são de extrema importância, visto que esses microrganismos formam esporos e conídios, permitindo a sua sobrevivência em condições adversas (Williams et al., 1972; Vobis, 1997). Além disso, os actinomicetos se destacam pela possibilidade de sintetizar vitaminas, substâncias inibidoras da atividade enzimática (Taguchi et al., 1993), antibióticos e outros compostos biologicamente ativos (Wellington & Toth, 1994; Pereira et al., 1999b). Desta forma, na rizosfera, as populações de actinomicetos apresentam grande importância ecofisiológica para as plantas e para as demais populações com as quais interagem.

2 - INTERAÇÕES DAS POPULAÇÕES DE ACTINOMICETOS COM AS DEMAIS POPULAÇÕES BACTERIANAS E COM AS POPULAÇÕES FÚNGICAS NA RIZOSFERA.

A comunidade microbiana na rizosfera é representada por populações diversificadas e numerosas em estado de equilíbrio dinâmico, refletindo o ambiente físico, químico, biológico e suas relações. Assim, a comunidade reflete seu habitat, onde a densidade de uma população microbiana aumenta até encontrar limitações de natureza abiótica e biótica. Desta forma, a existência de um microrganismo em um determinado tempo e lugar, resulta da sua evolução, da existência de fatores abióticos favoráveis ou desfavoráveis ao seu desenvolvimento e das interações benéficas e/ou deletérias exercidas por outras populações da comunidade microbiana. Portanto, as influências de naturezas diversas, provenientes das interações biológicas são determinantes das densidades e das atividades das populações na comunidade microbiana rizosférica (Siqueira & Franco, 1988).

A importância dos actinomicetos nos solos rizosféricos está mais relacionada com a produção de antibióticos, cuja ação é evidenciada principalmente em meio de cultura, através da produção de halos de inibição, onde se forma uma zona livre de crescimento microbiano, em torno da colônia do actinomiceto que sintetiza o antibiótico. A influência dos fatores antibióticos no equilíbrio microbiológico está condicionada à atividade dos microrganismos antagonistas e à ação dos antibióticos sobre as populações sensíveis.

2.1 - INTERAÇÕES COM AS BACTÉRIAS EM GERAL

A produção de antibióticos no solo foi evidenciada por Gotlieb e Siminoff, 1952, e confirmada posteriormente por Williams & Vickers, 1986. Entretanto, ainda restam algumas dúvidas sobre a importância ecológica das populações de actinomicetos, principalmente pela grande dificuldade em detectar estes microrganismos nos solos e pelo crescimento restrito dos produtores, tais como: estreptomicetos. O que tem levado a crer na possibilidade de sua produção estar concentrada em microsítios onde, tais como a rizosfera, onde há concentração de nutrientes e a competição é intensa.

A produção de antibióticos tem sido associada a diferenciação na morfologia celular, tal como: a produção de esporos, ou ainda limitada ou impedida, por deficiências nutricionais, o que seria suprido pela rizosfera, dada a quantidade de nutrientes exsudados (Williams & Vickers, 1986).

Tem-se observado a ação antagonista de diversos actinomicetos, isolados de diferentes solos, sobre bactérias Gram-positivas e Gram-negativas (Rangaswami & Oblisami, 1967). Estudos têm evidenciado alterações nas populações bacterianas na rizosfera de milho, trigo, feijão e soja promovida por operações de uso e manejo do solo, aumentando as densidades das populações de actinomicetos e de bactérias resistentes a antibióticos (Baldani et al., 1982; Pereira et al., 1999a). Nestes casos, o aumento da produção de antibióticos, provocado pelo acréscimo das populações de actinomicetos na rizosfera, levou a uma pressão de seleção na comunidade microbiana, promovendo a permanência de genótipos com resistência aos antibióticos produzidos.

2.2 - INTERAÇÕES COM RIZÓBIO

Tem-se descrito problemas no estabelecimento de estirpes de rizóbio no campo, que podem estar associados a presença de microrganismos antagonistas (Chowdhury, 1977). Diversos estudos têm evidenciado a inibição do crescimento de rizóbio "in vitro" por bactérias, fungos e por actinomicetos isolados de solos da rizosfera (Thornton et al., 1949; Patel, 1974; Foo & Varna, 1976; Pugashetti et al., 1982), existindo também dados a respeito do efeito inibitório dos actinomicetos na nodulação e fixação de nitrogênio (Damirgi & Johnson, 1966; Angle et al., 1981; Li & Alexander, 1988; Pereira et al., 1999b).

A resistência elevada de vários isolados de *Bradyrhizobium japonicum*, oriundos de nódulos de plantas da amazônia e do cerrado brasileiro, aos antibióticos estreptomicina, penicilina, cloranfenicol e gentamicina, evidencia a presença de um ou mais antibióticos na rizosfera das plantas das quais foram isolados (Döbereiner et al., 1981). Posteriormente, evidências circunstanciais foram encontradas de que antibióticos são produzidos no sistema solo-planta, inibindo a formação de nódulos e que o provável sítio de produção é a rizosfera (Ramos et al., 1987). Estes resultados evidenciam a importância de estudos ecológicos das populações de actinomicetos na rizosfera, visando avaliar o papel destas populações no estabelecimento de uma nodulação eficiente.

2.3 - INTERAÇÕES COM MICORRIZAS

A densa colonização do sistema radicular das plantas por micorrizas e as alterações resultantes desta associação na fisiologia e exsudação das raízes (Hayman, 1983, Schwab et al., 1983), sugerem que as associações micorrízicas influenciam grupos específicos de bactérias e actinomicetos na rizosfera (Meyer & Linderman, 1986). Em potes de cultivo, tem-se observado aumentos significativos das populações de actinomicetos dos gêneros *Nocardia*, *Micromonospora* e *Streptomyces*, promovidos pelos fungos micorrízicos *Glomus fasciculatum*, *Gigaspora margarita*, *Acaulospora laevis* e *Sclerocystis dressi* (Secilia & Bagyaraj, 1987). Por outro lado, as populações de actinomicetos inibem a colonização de *Glomus etunicatum* e *Glomus macrocarpum* na rizosfera (Ames et al., 1989ab; Pereira et al., 1991).

Estes resultados podem estar associados às características das populações de actinomicetos como: produção de antibióticos e decomposição de quitina, principal componente da parede celular de fungos, inclusive os micorrízicos. Estas características aumentam a significância das populações de actinomicetos como um dos principais fatores biológicos que influenciam a colonização por populações de fungos micorrízicos na rizosfera.

2.4 – INTERAÇÕES COM FITOPATÓGENOS.

Os mecanismos de competição e de amensalismo microbiano são muito utilizados nos programas de controle biológico de fitopatógenos do solo. Através da modificação de certos parâmetros ambientais (incorporação de vários tipos de matéria orgânica, calagem, acidificação, adubação mineral com determinados compostos, irrigação, drenagem, etc.), podem ser criadas condições que favoreçam o desenvolvimento de populações de microrganismos antagônicos as diferentes populações de fitopatógenos (Baldani et al., 1882; Pereira et al., 1999a). A inoculação de sementes ou a infestação do solo com microrganismos antagônicos também podem resultar no controle eficiente, desde que o habitat rizosférico permita seu estabelecimento e a sua manutenção (Cardoso & Freitas, 1992).

Actinomicetos em geral e estreptomicetos em particular, são conhecidos por possuir muitas espécies que podem inibir o desenvolvimento de muitos fitopatógenos “in vitro” (Gava et al., 1999). Nos solos tem-se observado a ação antagônica dos actinomicetos a *Fusarium oxysporum*, *Verticilium albo-atrum*, *Phytophthora cinnamoni*, *Erwinia carotovora*, *Pseudomonas solanacearum*, *Rhizoctonia solani* e *Alternaria tenuis* entre outros (Rangaswami & Oblisami, 1967; Williams, 1982).

Os exsudatos radiculares podem favorecer a proliferação e a atividade de microrganismos competidores, produtores de antibióticos, ou antagonistas, que reduzem a atividade dos patógenos, podendo evitar a manifestação de doenças. No controle das doenças vegetais os principais mecanismos incluem: heterólise, produção de toxinas não específicas, autólise, competição por nutrientes e inibidores voláteis em adição a antibiose (Siqueira & Franco, 1988; Cardoso & Freitas, 1992).

3 – INTERAÇÕES DAS POPULAÇÕES DE ACTINOMICETOS COM VEGETAIS SUPERIORES.

A presença de nutrientes orgânicos exsudados pelas raízes proporciona nichos atrativos para a maioria dos microrganismos que podem explorá-los. Esses nichos são seletivos, de tal forma que apenas um número limitado de espécies microbianas predomina num determinado substrato, num certo momento. As interações raiz-microrganismos podem ocorrer em vários níveis: desde associações puramente comensais, passando pelas associações protocooperativas e amensalísticas, até as verdadeiras simbioses (antagônicas ou não).

Populações de actinomicetos colonizam as raízes de várias espécies vegetais, sendo que diversas plantas apresentam-se colonizadas endofiticamente no tecido cortical das raízes, mostrando colônias cercadas e, freqüentemente, cobertas por uma camada mucilaginosa (Sardi et al., 1992). Tal informação permite inferir que há grande probabilidade de que ocorra translocação de antibióticos pelo sistema vascular das plantas como demonstrado por Pramer (1953) e Crowdy & Pramer (1953), uma vez que os actinomicetos os produzem normalmente.

3.1 - ACTINOMICETOS FITOPATÓGENOS

Alguns actinomicetos do gênero *Streptomyces* spp. são conhecidos por formarem associações patogênicas com vegetais, sendo responsáveis por danos economicamente importantes em culturas como batata e beterraba, nas quais são causadores de sarnas. *Streptomyces scabies* e *S. acidiscabies* são espécies responsáveis pela sarna de batatinha, sendo a última causadora de sarna da batata em solos ácidos (Lambert & Loria, 1989ab). Outras espécies são citadas como patogênicas, porém menos virulentas, tais como: *Streptomyces griseus*, *S. olivaceus*, *S. griseus*, *S. sertonii*, *S. acidiscabies*, *S. aureofaciens*, *S. flaveolus* e outras (Wendish & Kutzner, 1992).

A gravidade da doença e os sintomas dependem do tempo de infecção, da taxa de crescimento, da variedade do hospedeiro envolvido e da virulência do patógeno. O mecanismo patogênico envolvido na relação do actinomiceto com seus hospedeiros, ainda é desconhecido.

3.2 - ACTINORRIZAS

O termo actinorrizas é usado para denominar os conjuntos simbióticos, capazes de fixar o nitrogênio molecular, compostos de algumas plantas não-leguminosas e dos actinomicetos. Desta forma, os actinomicetos também apresentam como ponto de grande interesse a associação simbiótica que forma com plantas pertencentes aos gêneros *Casuarina*, *Myrica*, *Alder*, *Eleagnus* entre outros (Akkermans et al., 1992), tendo como endossimbionte espécies do gênero *Frankia*, formando nódulos semelhantes aos da associação de rizóbio-leguminosa (actinorrizas).

A importância econômica da utilização das plantas não-leguminosas que nodulam com *Frankia* é maior para a silvicultura do que para as culturas agrícolas. Árvores como *Alnus* e *Casuarina* fornecem madeira, sendo que *Alnus* é largamente utilizado para colonizar solos alterados e com resíduos urbanos incorporados e em consórcio com essências florestais não fixadoras como *Fraxinus*, *Liquidambar*, *Pinus*, *Platanus*, *Populus* e *Pseudotsuga* (Cardoso & Freitas, 1992). Além da simbiose, *Alnus* também fornece e libera compostos orgânicos para o solo que podem estimular o crescimento de microrganismos fixadores de vida livre (Sprent, 1979). Plantas herbáceo-arbustivas associadas com *Frankia* como, por exemplo, *Ceanothus*, podem ser empregadas para o enriquecimento de solos florestais com deficiência de nitrogênio principalmente em consórcio (Bond, 1983). A produção de madeira, para serralherias e energia, e de biomassa, o controle da erosão e a revegetação de áreas semi-áridas e desérticas são outras aplicações das plantas actinorrízicas.

4 – CONCLUSÃO

As populações de actinomicetos são importantes constituintes da microflora da rizosfera, seja pela capacidade de síntese de antibióticos, permitindo o uso de sua capacidade antagonista no biocontrole de fitopatógenos; seja pela influência que promove no estabelecimento de microrganismos benéficos, como diazotróficos e as micorrizas; e ainda pela formação de actinorrizas, onde é capaz de fixar nitrogênio atmosférico.

Apesar dessas evidências, deve-se destacar que outros estudos ainda devem ser levados a termo, objetivando a compreensão da ecofisiologia destes microrganismos na rizosfera das plantas cultivadas e, conseqüentemente, incrementos na produtividade agrícola.

5 – REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AKKERMANS, A. D. L.; HAHN, D.; BAKER, D. D. The Family Frankiaceae. In: BALOWS, A.; TRUPER, G.; DWORKIN, M.; HARDER, W.; SCHEIFER, K. M. (Ed.). **The prokaryotes**. New York: Springer-Verlag, 1992. V.1. p. 921-995.
- AMES, R. N. Mycorrhiza development in onion in response to inoculation with chitin-decomposing Actinomycetes. **New Phytologist**, New York, v. 112, p. 423-427, 1989a.
- AMES, R. N.; MIHARA, K. L.; BAYNE, H. G. Chitin-decomposing Actinomycetes associates with a V. A. Mycorrhizal fungus from a calcareous soil. **New Phytologist**, New York, v. 111, p. 67-71, 1989b.
- ANGLE, J. S.; PUGASHETE, B. K.; WAGNER, G. H. Fungal effects on *Rhizobium japonicum*-soybeans symbiosis. **Agronomy Journal**, Madison, v. 73, p. 301-306, 1981.
- BALDANI, J. I.; BALDANI, V. L. D.; XAVIER, D. F.; BODDEY, R. M.; DÖBEREINER, J. Efeito da calagem no número de actinomicetos e na percentagem de bactérias resistentes a antibióticos na rizosfera de milho, trigo e feijão. **Revista de Microbiologia**, São Paulo, v. 13, n. 3, p. 250-263, 1982.

BOND, G. Taxonomy and distribution of non-legume nitrogen-fixing systems. In: GORDON, J. C.; WEHEELER, C. T., (Ed). **Biological nitrogen fixation in forest ecosystems: foundations and applications**. The Hague: Martinus Nijhoff, 1983. p. 55-106.

CARDOSO, E. J. B. N.; FREITAS, S. S. A Rizosfera. In: CARDOSO, E. J. B. N.; TSAI, S. M.; NEVES, M. C. P., (Ed.). **Microbiologia dos Solos**. Campinas: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 1992. p. 41-58.

CROWDY, S. H.; PRAMER, D. Movement of antibiotics in higher plants. **Chemistry and Industry**, London, v.23, p.160-162, 1953.

DAMIRGI, S. M.; JOHSON, W. J. Effect of soil actinomycetes on *Rhizobium japonicum*. **Agronomy Journal**, Madison, v. 58, p. 223-224, 1966.

DAVIES, F. L.; WILLIAMS, S. T. Studies on the ecology of Actinomycetes in soil. I - The occurrence and distribution of Actinomycetes in a pine forest soil. **Soil Science and Biochemistry**, Oxford, v. 2, p. 227-238, 1971.

DÖBEREINER, J.; SCOTTI, M. R. M. M. L.; SÁ, N. M. H.; VARGAS, M. A. T. Resistance to streptomycin of *Rhizobium* isolates from cerrado and Amazon soils. In: GIBSON, A. H.; NEWTON, W.E., (Ed.). **Current perspectives in nitrogen fixation**; proceedings of the Fourth International Symposium on Nitrogen Fixation, Canberra, 1980. Canberra: Australian Academy of Science, 1981. p. 434.

DROZDOWICZ, A. G. Microbiologia ambiental. In: ROITMAN, I.; TRAVASSOS, I. R.; AZEVEDO, J. L., (Ed.). **Tratado de microbiologia**. Rio de Janeiro: Manole, 1991. v.2. p. 1-102.

FOO, E. L.; VARMA, A. K. Inhibitory effect of *Streptomyces antibioticus* and other microorganisms of *Rhizobium*. **Folia Microbiologica**, Prague, v. 21, p. 315-319, 1976.

FOSTER, R. C. The ultrastructure of the rhizoplane and rhizosphere. **Annual Review of Phytopathology**, Palo Alto, v. 21, p. 211-234, 1986.

GAVA, C. A. T.; PEREIRA, J. C.; NEVES, M. C. P. Effects of streptomycetes inoculation in seed germination and plant growth in tomato (*lycopersicon sculentum*, Mill.). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 71, p. 3-11, 1999.

GOTTLIEB, D.; SIMINOFF, P. The production and role of antibiotics in the soil. II- Chloromycetin. **Phytopathology**, Saint Paul, v. 42, p. 91-97, 1952.

HAYMAN, D. S. The fisiology of vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v. 61, p. 944-963, 1983.

KATZNELSON, H. Nature and importance of rhizosphere. In: **The Plant Root and Rhizosphere**. Los Angeles: University of Californy, 1965. Part IV. p. 187-209.

LAMBERT, D. H.; LORIA, R. *Streptomyces acidscabies* sp. nov.. **International Journal of Systematic Bacteriology**, Baltimore, v. 39, p. 393-396, 1989a.

LAMBERT, D. H.; LORIA, R. *Streptomyces scabies* sp. nov., nom. rev **International Journal of Systematic Bacteriology**, Baltimore, v. 39, p. 387-392, 1989b.

LECHEVALIER, H. A.; LECHEVALIER, M. P. Biology of Actinomycetes. **Annual Review of Microbiology**, Palo Alto, v. 21, p. 71-100, 1967.

LI, D. M.; ALEXANDER, M. Co-inoculation with antibiotic-producing bacteria to increase colonization and nodulation by rhizobia. **Plant and Soil**, The Hague, v. 108, p. 211-219, 1988.

LYNCH, J. M. Interaction between bacteria and plants in the root environment. In: RHODES-ROBERT, M. E., SKINNER, F. A., (Ed.). **Bacteria and plants**. London: Academic, 1982. p. 1-23.

MEYER, J. R.; LINDERMAN, R. G. Selective influence on populations of rhizosphere or rhizoplane bacteria and actinomycetes by mycorrhizas formed by *Glomus fasciculatum*. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 18, p. 191-196, 1986.

PATEL, J. J. Antagonism of Actinomycetes against rhizobia. **Plant and Soil**, The Hague, v. 41, p. 395-402, 1974.

PEREIRA, J. C.; GAVA, C. A. T.; NEVES, M. C. P. Avaliação da resistência natural de estirpes de *Rhizobium leguminosarum* bv *phaseoli* a antibióticos produzidos por actinomicetos. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO SOBRE MICROBIOLOGIA DO SOLO, 3., REUNIÃO DE LABORATÓRIOS PARA RECOMENDAÇÃO DE ESTIRPES DE RHIZOBIUM E BRADYRHIZOBIUM, 6., 1994, Londrina. **Resumos...** Londrina: IAPAR/EMBRAPA-CNPSo, 1995. p. 120.

PEREIRA, J. C.; PAULA, M. A.; GUERRA, J. G. M.; MONTEIRO, E. M. S. Influência de actinomicetos no sistema simbiótico de *Glycine max-Bradyrhizobium japonicum-Glomus etunicatum* em solos sob cerrado. In: REUNIÃO BRASILEIRA SOBRE MICORRIZAS, 4., 1991, Mendes. **Resumos...** Rio de Janeiro: Embrapa-CNPAB; UFRRJ, 1991. p. 189.

PEREIRA, J. C.; NEVES, M. C. P.; DROZDOWICZ, A. Dinâmica das populações bacterianas em solos de Cerrados. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 34, p. 801-811, 1999a.

PEREIRA, J. C.; NEVES, M. C. P.; DROZDOWICZ, A. Influência da antibiose exercida por actinomicetos às estirpes de *Bradyrhizobium* spp., na nodulação da soja. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 34, p. 99-108, 1999b.

PRAMER, D. Observations on the uptake and translocation of five Actinomycetes antibiotics by cucumber seedlings. **Annals of Applied Bacteriology**, Great Britain, v. 4, p. 617-622, 1953.

PUGASHETTI, B. K.; ANGLE, J. S.; WAGNER, G. H. Soil microorganisms antagonistic towards *Rhizobium japonicum*. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 14, p. 45-49, 1982.

RAMOS, M. L. G.; MAGALHÃES, N. F. M.; BODDEY, R. M. Native and inoculated rhizobia isolated from field grown *Phaseolus vulgaris*: Effects of liming and acid soil on antibiotics resistance. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 19, p. 179-185, 1987.

RANGASWAMI, G.; OBLISAMI, G. A study of the correlation between the antagonistic actinomycetes and the physical and chemical properties of some soils of south India. **Indian Phytopathology**, New Delhi, v. 20, p. 280-290, 1967.

SARDI, P.; SARACHI, M.; AUARONI, B.; PETROLINI, B.; BORGOROVI, G. E.; MERLI, S. Isolation of endophytic *Streptomyces* strains for surface sterilizes roots. **Applied and Environmental Microbiology**, Washington, v. 58, p. 2691-1693, 1992.

SCHWAB, S. M.; MENGE, J. A.; LEONARD, R. Y. Quantitative and qualitative effects of phosphorus on extracts and exudates of sudangrass roots in relation to V. A. mycorrhiza formation. **Plant Physiology**, Rockville, v. 73, p. 761-765, 1983.

SECILIA, J.; BAGYARAJ, D. J. Bacteria and actinomycetes associated with pot cultures of vesicular-arbuscular mycorrhizas. **Canadian Journal of Microbiology**, Ottawa, v. 33, p. 1069-1073, 1987.

SIQUEIRA, J. O.; FRANCO, A. A. **Biotecnologia do solo**; fundamentos e perspectivas. Brasília: MEC, 1988. 236p.

- SPRENT, J. I. **The biology of nitrogen-fixing organisms**. London: McGraw-Hill, 1979. 176p.
- TAGUCHI, S.; KIKUCHI, H.; SUZUKI, M.; KOJUMA, S.; TERABE, M.; MIURA, K. I.; MOMOSE, H. Streptomyces subtilisin inhibitor-like proteins are distributed widely in Streptomyces. **Applied and Environmental Microbiology**, Washington, v. 59, p. 4338-4341, 1993.
- THORNTON, G. C.; ALENCAR, J.; SMITH, F. B. Some effects of *Streptomyces albus* and *Penicillium* spp. on *Rhizobium meliloti*. **Soil Science Society of America Proceeding**, Madison, v. 14, p. 188-191, 1949.
- VOBIS, G. Morphology of actinomycetes. In: MIYADOH, S., (Ed.). **Atlas of actinomycetes**. Japan: Asakura, 1997. p. 180-191.
- WATSON, E. T.; WILLIAMS, S. T. Studies on the ecology of Actinomycetes in soil. VII - Actinomycetes in a coastal sand belt. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 6, p. 43-52, 1974.
- WELLINGTON, E. M. H.; TOTH, I. **Course of actinomycetes ecology**. Rio de Janeiro: EMBRAPA-CNPAB, 1992. Mimeografado.
- WELLINGTON, E. M. H.; TOTH, I. K. Actinomycetes. In: WEAVER, R. W.; ANGLE, J. S.; BOTTOMLEY, P. S., (Ed.). **Methods of soil analysis**. 3.ed. Madison: Soil Science Society of America, 1994. p. 269-290.
- WENDISH, F. K.; KUTZNER, H. J. The Family Streptomycetaceae. In: BALOWS, A.; TRUPER, G.; DWORKIN, M.; HARDER, W.; SCHEIFER, K. M., (Ed.). **The Prokaryotes**. New York: Springer-Verlag, 1992. v. 1. p. 921-995.
- WILLIAMS, S. T.; VICKERS, J. C. The ecology of antibiotic production. **Microbial Ecology**, New York, v. 12, p. 43-52, 1986.
- WILLIAMS, S. T. Are antibiotics produced in soil? **Pedobiologia**, Jena, v. 23, p. 427-453, 1982.
- WILLIAMS, S. T.; DAVIES, F. L.; HAYFIELD, C. I.; KHAN, H. R. Studies on the ecology of Actinomycetes in soil. II- The pH requirements of actinomycetes from two acid soils. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 3, p. 187-195, 1972.
- WILLIAMS, S. T.; SHAMEMULAH, M.; WATSON, E. T.; HAYFIELD, C. I. Studies on the ecology of Actinomycetes in soil. VI- The influence of moisture tension on growth and survival. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 4, p. 215-225, 1972.