

Universidade Federal De São João del-Rei
Programa de Pós-Graduação em Bioengenharia

LOURENÇO VITOR SILVA FERREIRA

**ANÁLISE GENÔMICA DE ESTIRPES DE *Bacillus* SELECIONADAS
SOB ESTRESSE OSMÓTICO VISANDO A IDENTIFICAÇÃO DE
GENES RELACIONADOS À PROMOÇÃO DE CRESCIMENTO DE
PLANTAS**

SÃO JOÃO DEL-REI
MINAS GERAIS – BRASIL
DEZEMBRO DE 2023

LOURENÇO VITOR SILVA FERREIRA

**ANÁLISE GENÔMICA DE ESTIRPES DE *Bacillus* SELECIONADAS
SOB ESTRESSE OSMÓTICO VISANDO A IDENTIFICAÇÃO DE
GENES RELACIONADOS À PROMOÇÃO DE CRESCIMENTO DE
PLANTAS**

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Bioengenharia da Universidade Federal de São João del-Rei como parte dos requisitos necessários para a obtenção do título de “Magister Scientiae” (MS).

SÃO JOÃO DEL-REI
MINAS GERAIS – BRASIL
DEZEMBRO DE 2023

Ficha catalográfica elaborada pela Divisão de Biblioteca (DIBIB)
e Núcleo de Tecnologia da Informação (NTINF) da UFSJ,
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

F383a Ferreira, Lourenço Vitor Silva.
 Análise genômica de estirpes de Bacillus
 selecionadas sob estresse osmótico visando a
 identificação de genes relacionados à promoção de
 crescimento de plantas / Lourenço Vitor Silva
 Ferreira ; orientadora Sylvia Morais de Sousa Tinôco.
 -- São João del-Rei, 2023.
 138 p.

 Dissertação (Mestrado - Programa de Pós-Graduação em
 Bioengenharia) -- Universidade Federal de São João
 del-Rei, 2023.

 1. Bactérias Promotoras de Crescimento de
 Plantas. 2. Estresse Hídrico. 3. Bacillaceae. 4.
 Genoma. I. Tinôco, Sylvia Morais de Sousa, orient.

ATA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO/TESE				
CANDIDATO: Lourenço Vitor Silva Ferreira				
NÍVEL: (X) Mestrado () Doutorado				
DATA DA DEFESA: 11/12/2023				
HORÁRIO DE INÍCIO: 8:30h			LOCAL: https://meet.google.com/jcd-vvaf-mxi	
MEMBROS DA BANCA		FUNÇÃO	TÍTULO	INSTITUIÇÃO DE ORIGEM
NOME COMPLETO	CPF			
Sylvia Morais de Sousa Tinôco	286650018-08	Presidente	DS	UFSJ/Embrapa
Ubiraci Gomes de Paula Lana	012034146-84	Coorientador	DS	Embrapa
Eliane Aparecida Gomes	553485806-00	Coorientador	DS	Embrapa
Isabel Rodrigues Gerhardt	519056120-87	Membro	DS	Embrapa
Andre Luiz Martinez de Oliveira	443517801-00	Membro	DS	UEL
Título definitivo da Dissertação/Tese: Análise genômica de estirpes de <i>Bacillus</i> selecionadas sob estresse osmótico visando a identificação de genes relacionados à promoção de crescimento de plantas.				
Em sessão pública após exposição de 40 min. O candidato foi arguido oralmente pelos membros da banca durante o período de 140 min., tendo a banca chegado ao seguinte resultado:				
(X) Aprovação por unanimidade.				
() Aprovação somente após satisfazer as exigências que constam na folha de modificações, no prazo fixado pela banca (não superior a quarenta e cinco dias).				
() Reprovação.				
Na forma regulamentar, foi lavrada a presente ata, que é abaixo assinada pelos membros da banca, na ordem acima relacionada e pelo candidato.				
Local e data: Sete Lagoas, 11 de dezembro de 2023.				
(Nº do Protocolo: 23122.049080/2023-15)				
<i>(Assinado digitalmente em 13/12/2023 16:47)</i>		<i>(Assinado digitalmente em 14/12/2023 08:22)</i>		
ANTONIO MARCIO RODRIGUES COORDENADOR DE CURSO - TITULAR PPBE (13.03) Matrícula: ###876#0		ELIANE APARECIDA GOMES ASSINANTE EXTERNO CPF: ###.###.806-##		
<i>(Assinado digitalmente em 14/12/2023 09:05)</i>		<i>(Assinado digitalmente em 13/12/2023 17:19)</i>		
ANDRÉ LUIZ MARTINEZ DE OLIVEIRA ASSINANTE EXTERNO CPF: ###.###.801-##		ISABEL RODRIGUES GERHARDT ASSINANTE EXTERNO CPF: ###.###.120-##		
<i>(Assinado digitalmente em 13/12/2023 16:56)</i>		<i>(Assinado digitalmente em 13/12/2023 16:56)</i>		
SYLVIA MORAIS DE SOUZA TINOCO ASSINANTE EXTERNO CPF: ###.###.018-##		UBIRACI GOMES DE PAULA LANA ASSINANTE EXTERNO CPF: ###.###.146-##		
Visualize o documento original em https://sipac.ufsj.edu.br/public/documentos/ informando seu número: 2 , ano: 2023 , tipo: ATA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO , data de emissão: 13/12/2023 e o código de verificação: e972e896a4				

Dedico este trabalho aos meus pais, Ilamar e Ademar, e avós, Antônio e Maria, Alzira e Joaquim (in memoriam), pelo apoio incondicional para construir um caminho de oportunidades em minha vida. Amo vocês!

AGRADECIMENTOS

À minha família, especialmente aos meus pais, Ilamar e Ademar, e aos meus avós paternos, Joaquim e Alzira (*in memoriam*), e maternos, Antônio e Maria, por tornarem meus sonhos realizáveis.

À minha companheira, Maisa Marques de Oliveira, pela paciência, parceria, amor, auxílio, apoio e por nunca deixar-me desacreditar que no final tudo daria certo.

À minha orientadora, Dr^a Sylvia Morais de Sousa, e coorientadores, Dr. Ubiraci Gomes de Paula Lana e Dr^a Eliane Aparecida Gomes, por terem compartilhado suas notórias experiências e pela indispensável contribuição para a conclusão deste trabalho. Agradeço também pela paciência, dedicação e presteza.

À banca examinadora, pelas correções e críticas para aprimorar ainda mais esta pesquisa.

Aos funcionários da Embrapa Milho e Sorgo, por todo apoio na condução do trabalho.

À Universidade Federal de São João del-Rei, pela oportunidade de realizar o curso de Mestrado junto ao Programa de Pós-graduação em Bioengenharia.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão de bolsa e amparo à pesquisa.

À Embrapa Milho e Sorgo, pela estrutura e recursos disponibilizados para a realização desse trabalho e pela formação profissional e pessoal.

E a todos que direta ou indiretamente possibilitaram que essa conquista se tornasse realidade, o meu muito obrigado.

FERREIRA, Lourenço Vitor Silva (MS). Universidade Federal de São João del-Rei, dezembro de 2023. **Análise genômica de estirpes de *Bacillus* selecionadas sob estresse osmótico visando a identificação de genes relacionados à promoção de crescimento de plantas.** Orientadora: Sylvia Morais de Sousa Tinôco. Coorientadores: Eliane Aparecida Gomes e Ubiraci Gomes de Paula Lana.

RESUMO

A seca é um estresse multidimensional que afeta as plantas em vários níveis de organização. O uso de bactérias promotoras do crescimento de plantas (BPCPs) se apresenta como uma alternativa bastante promissora para aumentar a produção agrícola em condições de estresses abióticos, principalmente pelo seu baixo custo e reduzido impacto ambiental. Entre as BPCPs, o gênero *Bacillus* tem se destacado como promotoras de crescimento de plantas em razão de suas características multifuncionais. Este trabalho teve como objetivo caracterizar o genoma de cinco estirpes de *Bacillus* da Coleção de Microrganismos Multifuncionais da Embrapa Milho e Sorgo, isoladas do bioma Caatinga, para predição de características de promoção de crescimento de plantas, principalmente relacionadas à tolerância ao estresse hídrico. Os genomas bacterianos foram sequenciados na plataforma Illumina HiSeq 4000, no Beijing Genomics Institute (BGI), usando a estratégia 150 paired-end. As reads sequenciadas foram montadas usando o software SPAdes e verificadas pelos softwares BUSCO e QUAST, com o alinhamento das sequências realizado pelo software MAUVE. Os genomas foram anotados usando os softwares PROKKA, RAST, eggNOG, BlastKOALA e antiSMASH. A análise filogenética foi realizada com todo o genoma sequenciado, utilizando o software TYGS, por meio da classificação e identificação baseadas em genomas completos. O tamanho total dos genomas variou entre 3,9 e 4,2 milhões de pares de bases (pb), montados entre 27 e 42 contigs. O conteúdo GC variou de 43,5% a 46,5%, com um N50 variando de $4,7 \times 10^5$ a $2,1 \times 10^6$ pb, que apresenta o tamanho do menor contig correspondente à metade do tamanho total do genoma, indicando elevada qualidade de montagem dos genomas. O número de sequências codificadoras obtidas pelas anotações variou de $3,9 \times 10^3$ a $4,5 \times 10^3$. A árvore filogenética baseada no genoma completo revelou que as estirpes 6E9 e 5D5 agruparam com as espécies de *Bacillus velezensis*, enquanto as estirpes 2E7, 1A11 e 1H10 agruparam com as espécies de *Bacillus subtilis*. Foi possível identificar genes

envolvidos em respostas ao choque térmico, osmorregulação, formação de endósporos, produção de exopolissacarídeos e sideróforos, produção de biofilme, produção de fito-hormônios, fixação de nitrogênio e outras respostas aos estresses osmótico e oxidativo. Existem poucas diferenças na presença de genes entre as estirpes, no entanto, *B. velezensis* e *B. subtilis* apresentam algumas diferenças, como no operon de síntese de colina. As estirpes estudadas demonstram ser promissoras candidatas para serem utilizadas como inoculantes microbianos com potencial para atenuar os efeitos prejudiciais do estresse hídrico, regular características morfofisiológicas e promover o crescimento das plantas.

Palavras-Chave: Bactérias Promotoras de Crescimento de Plantas; Estresse Hídrico; *Bacillaceae*; Genoma.

FERREIRA, Lourenço Vitor Silva (MS). Universidade Federal de São João del-Rei, dezembro de 2023. **Genomic analysis of *Bacillus* strains selected under osmotic stress to identify genes related to plant growth promotion.** Orientadora: Sylvia Morais de Sousa Tinôco. Coorientadores: Eliane Aparecida Gomes e Ubiraci Gomes de Paula Lana.

ABSTRACT

Drought is a multidimensional stress that affects plants at various levels of organization. The use of plant growth-promoting bacteria (PGPB) presents itself as a very promising alternative to increase agricultural production under conditions of abiotic stress, mainly due to its low cost and reduced environmental impact. Among PGPBs, the *Bacillus* genus has stood out as potential plant growth promoters due to its multifunctional characteristics. This work aimed to characterize the genome of five *Bacillus* strains from the Embrapa Maize and Sorghum Multifunctional Microorganism Collection, isolated from the Caatinga biome, to predict plant growth-promoting characteristics, mainly related to tolerance to drought stress. The bacterial genomes were sequenced on the Illumina HiSeq 4000 platform at the Beijing Genomics Institute (BGI), using the 150 paired-end strategy. The sequenced reads were assembled using the SPAdes software and verified by the BUSCO and QCAST software, with sequence alignment performed by the MAUVE software. The genomes were annotated using PROKKA, RAST, eggNOG, BlastKOALA and antiSMASH software. Phylogenetic analysis was performed with the entire genome sequenced, using the TYGS software, through classification and identification based on complete genomes. The total size of the genomes varied between 3.9 and 4.2 million base pairs (bp), assembled between 27 and 42 contigs. GC content ranged from 43.5% to 46.5%, with an N50 ranging from $4,7 \times 10^5$ to $2,1 \times 10^6$ bp, which presents the size of the smallest contig corresponding to half of the total genome size, indicating high quality of genome assembly. The number of coding sequences obtained from the annotations ranged from $3,9 \times 10^3$ to $4,5 \times 10^3$. The phylogenetic tree based on the complete genome revealed that strains 6E9 and 5D5 clustered with *Bacillus velezensis* species, while strains 2E7, 1A11 and 1H10 clustered with *Bacillus subtilis* species. It was possible to identify genes involved in responses to heat shock, osmoregulation, endospore formation, production of exopolysaccharides and siderophores, biofilm production, production of

phytohormones, nitrogen fixation and other responses to osmotic and oxidative stress. There are few differences in the presence of genes between the strains, however, *B. velezensis* and *B. subtilis* have some differences, such as in the choline synthesis operon. The studied strains are promising candidates for use as microbial inoculants with the potential to mitigate the harmful effects of drought stress, regulate morphophysiological characteristics, and promote plant growth.

Keywords: *Bacillaceae*; Drought Stress; Genome; Plant Growth Promoting Bacteria.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mecanismos de tolerância ao estresse hídrico induzidos por bactérias promotoras de crescimento de plantas (adaptado de Sousa et al., 2022).....	12
Figura 2. Reordenamento das sequências comuns entre os genomas das estirpes de <i>Bacillus velezensis</i> 6E9 e 5D5, com o genoma de referência <i>Bacillus velezensis</i> JS25R, extraído do banco de dados do NCBI, utilizando o programa MAUVE versão 2.4.0 (Darling et al. 2004).....	37
Figura 3. Reordenamento das sequências comuns entre os genomas das estirpes de <i>Bacillus subtilis</i> 2E7, 1A11 e 1H10, com o genoma de referência <i>Bacillus subtilis</i> 168, extraído do banco de dados do NCBI, utilizando o programa MAUVE versão 2.4.0 (Darling et al. 2004).....	38
Figura 4. Reordenamento das sequências comuns entre os genomas das estirpes 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, de acordo com genomas de referência, extraídos do banco de dados do NCBI, utilizando o programa MAUVE versão 2.4.0 (Darling et al. 2004).....	39
Figura 5. Número de genes com e sem função atribuída das estirpes de <i>Bacillus</i> (1A11, 2E7, 1H10, 5D5, 6E9).....	40
Figura 6. Diagrama de Venn com o número total de genes com (A) e sem (B) função atribuída das estirpes 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11.....	41
Figura 7. Classificação funcional de genes codificadores de proteínas das estirpes 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, promotoras de crescimento de plantas....	43
Figura 8. Classificação funcional de genes codificadores de proteínas presentes nos plasmídeos das estirpes 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11.....	44
Figura 9. Árvore filogenética gerada com o software TYGS, baseada em genoma completo, mostrando a relação entre as espécies do gênero <i>Bacillus</i>	46
Figura 10. Representação da presença de genes nos genomas das estirpes 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, relacionados à absorção de colina e betaína, osmorregulação e metabolismo da trealose.....	48
Figura 11. Mapa da via de metabolismo do triptofano, em que a presença dos genes nas estirpes 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11 está representada em cores específicas para cada estirpe de <i>Bacillus</i>	49
Figura 12. Mapa Metabólico da via de formação de biofilme, em que a presença dos genes nas estirpes 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11 está representada em cores específicas.....	51
Figura 13. Mapa Metabólico da via de formação do flagelo, em que a presença dos genes nas estirpes 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11 está representada em verde.....	52

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Genomas de referência utilizados para alinhamento das sequências genômicas das estirpes estudadas.....	34
Tabela 2. Análise da qualidade de montagem do genoma cinco estirpes de <i>Bacillus</i> (6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11) promotoras de crescimento de plantas.....	36
Tabela 3. Genes relacionados à produção de metabólitos secundários encontrados nas estirpes.....	53
Tabela S1. Localização de coletas das estirpes estudadas	106
Tabela S2. Identificação dos genes presentes nas estirpes de <i>Bacillus</i> 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, relacionados ao estresse oxidativo.....	107
Tabela S3. Identificação dos genes presentes nas estirpes de <i>Bacillus</i> 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, relacionados ao metabolismo e aquisição de ferro.....	110
Tabela S4. Identificação dos genes presentes nas estirpes de <i>Bacillus</i> 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, relacionados à resistência a antibióticos.....	112
Tabela S5. Identificação dos genes presentes nas estirpes de <i>Bacillus</i> 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, relacionados à motilidade e quimiotaxia.....	114
Tabela S6. Identificação dos genes presentes nas estirpes de <i>Bacillus</i> 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, relacionados à produção de exopolissacarídeos.....	119
Tabela S7. Identificação dos genes presentes nas estirpes de <i>Bacillus</i> 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, relacionados ao metabolismo de ácidos orgânicos.....	121
Tabela S8. Identificação dos genes presentes nas estirpes de <i>Bacillus</i> 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, relacionados à produção de fito-hormônios.....	123
Tabela S9. Identificação dos genes presentes nas estirpes de <i>Bacillus</i> 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, relacionados à produção de compostos orgânicos voláteis e compostos inorgânicos voláteis.....	124
Tabela S10. Identificação dos genes presentes nas estirpes de <i>Bacillus</i> 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, relacionados à disponibilização de fósforo.....	125
Tabela S11. Identificação dos genes presentes nas estirpes de <i>Bacillus</i> 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, relacionados ao estresse hídrico.....	127
Tabela S12. Identificação dos genes presentes nas estirpes de <i>Bacillus</i> 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, relacionados à resposta ao estresse hídrico.....	130
Tabela S13. Identificação dos genes presentes nas estirpes de <i>Bacillus</i> 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, relacionados ao metabolismo de nitrogênio.....	132
Tabela S14. Identificação dos genes presentes nas estirpes de <i>Bacillus</i> 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, relacionados à produção de toxinas bacterianas.....	134
Tabela S15. Identificação dos genes presentes nas estirpes de <i>Bacillus</i> 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, relacionados ao sistema de secreção.....	135

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	01
2. REFERENCIAL BIBLIOGRÁFICO	04
2.1. SISTEMAS AGRÍCOLAS E AS MUDANÇAS CLIMÁTICAS.....	04
2.2. BIOMA CAATINGA.....	06
2.3. ESTRESSE OSMÓTICO.....	07
2.4. BACTÉRIAS PROMOTORAS DO CRESCIMENTO DE PLANTAS.....	08
2.5. INTERAÇÃO PLANTA-MICROORGANISMOS.....	10
2.6. MECANISMOS DE PROMOÇÃO DE CRESCIMENTO PELAS BPCPs.	10
2.6.1. Biossíntese de fito-hormônios.....	14
2.6.2. Metabolismo de compostos orgânicos voláteis.....	17
2.6.3. Biossíntese de aminociclopropano-1-carboxilato desaminase.....	18
2.6.4. Metabolismo antioxidante.....	20
2.6.5. Biossíntese de osmólitos compatíveis.....	21
2.6.6. Biossíntese de exopolissacarídeos (EPS).....	23
2.6.7. Formação de biofilme.....	25
2.6.8. Biossíntese de sideróforos.....	25
2.6.9. Solubilização de fosfato.....	26
2.6.10. Fixação de nitrogênio.....	27
2.6.11. Desenvolvimento da raiz.....	28
2.6.12. Mecanismos indiretos.....	29
2.7. SEQUENCIAMENTO E ANÁLISE DOS GENOMAS DE BPCPs.....	30
3. OBJETIVO	32
4. MATERIAL E MÉTODOS	33
4.1. ANÁLISE GENÔMICA.....	33
4.1.1. Sequenciamento dos genomas das estirpes de <i>Bacillus</i>	33
4.1.2. Análise funcional e estrutural do genoma das estirpes de <i>Bacillus</i> ..	34
4.2. ANÁLISE FILOGENÉTICA DAS ESTIRPES.....	34
5. RESULTADOS	36
5.1. ANÁLISE GENÔMICA E FILOGENÉTICA DAS ESTIRPES DE <i>Bacillus</i>	36
5.2. GENES RELACIONADOS À PROMOÇÃO DE CRESCIMENTO DE PLANTAS SOB ESTRESSE HÍDRICO.....	47
6. DISCUSSÃO	54
7. CONCLUSÃO	64
REFERÊNCIAS	65
APÊNDICE A – LOCALIZAÇÃO DE COLETA DAS ESTIRPES ESTUDADAS.	106
APÊNDICE B – IDENTIFICAÇÃO DOS GENES PRESENTES NOS GENOMAS ESTIRPES DE <i>Bacillus</i> 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 E 1A11.....	107

1. INTRODUÇÃO

A atividade agrícola tem uma forte dependência dos recursos naturais, como terra, clima, solo e processos biológicos. Portanto, apresenta reduzida flexibilidade para se ajustar aos ciclos da economia e às mudanças nas conjunturas dos mercados relevantes, sazonalidade da produção e dependência de processos biológicos que são responsáveis diretos pelas operações mais importantes do processo produtivo. Essas condições refletem os riscos que cercam a atividade agrícola, os quais tendem a ser maiores do que aqueles relacionados ao conjunto das demais atividades, como a indústria e o setor de serviços (Embrapa, 2018).

A seca é um fator multidimensional que afeta as plantas em vários níveis de sua organização. O uso de bactérias promotoras do crescimento de plantas (BPCPs) se apresenta com uma alternativa bastante promissora, principalmente pelo seu impacto ambiental reduzido, para aumentar a produção agrícola. O interesse em BPCPs tem aumentado consideravelmente graças à busca por sistemas agrícolas mais sustentáveis devido ao seu potencial na substituição e/ou redução do uso de fertilizantes químicos, assim como para minimizar o efeito de estresses bióticos e abióticos em culturas de interesse agrícola. Essas bactérias irão desempenhar um papel importante na revolução agrícola nas próximas décadas, ganhando atenção de agricultores e pesquisadores (Parnell *et al.*, 2016; Alori *et al.*, 2017; Ramakrishna *et al.*, 2019; Wang *et al.*, 2023).

Entre as BPCPs, estirpes de *Bacillus* são alvos de uma atenção especial pela sua conhecida versatilidade catabólica e capacidade de colonização de raízes, bem como sua capacidade de produzir um grande número de enzimas e metabólitos que podem favorecer o crescimento da planta mesmo sob condições de estresse biótico e abiótico (Gagné-Bourque *et al.* 2016). Este gênero compreende espécies formadoras de endósporos, o que favorece a sobrevivência das mesmas em condições ambientais desfavoráveis, como calor, radiação e seca, como também a manutenção de elevada densidade de células viáveis nas formulações comerciais. (Kavamura *et al.*, 2013).

As BPCPs podem sobreviver em condições de seca por meio de vários mecanismos, como a produção de exopolissacarídeos (EPS) (Nocker *et al.*, 2012), formação de biofilme (Chang *et al.*, 2007), solubilização e mineralização de fosfato e produção de osmólitos e sideróforos que ajudam a evitar a perda de água da célula e impedir o movimento de íons tóxicos e ajustar o equilíbrio iônico e o transporte de água nos tecidos das plantas (McNeil *et al.*, 1999; Zhao, 2010). Em conjunto, estes

mecanismos podem oferecer proteção à planta contra dessecação através da manutenção de um ambiente úmido e propício ao desenvolvimento da raiz, fornecimento de nutrientes, hormônios e atuando como promotores de crescimento das plantas (Kavamura *et al.*, 2013; Wang *et al.*, 2023).

Avanços recentes em tecnologias de sequenciamento de DNA estão viabilizando, pela redução de custo, o conhecimento do conteúdo genômico completo de microrganismos e os estudos de caracterização do conteúdo total de genes, estrutura do genoma e estudos *in silico* de fisiologia, ecologia e evolução (Khan *et al.*, 2017; Ma *et al.*, 2018). Por meio do uso de ferramentas de bioinformática, é possível realizar a anotação do genoma, a reconstrução de vias metabólicas e análises comparativas do genoma para a elucidação dos mecanismos de promoção de crescimento de plantas (Berendsen *et al.*, 2015). Com os genomas sequenciados e anotados por meio de softwares de bioinformática, como SPAdes, para montagem de genomas, e Prokka, Rast, BlastKoala, EggNog e anitSMASH, para análises genômicas estruturais e funcionais, é possível estudar famílias homólogas ou ortólogas de genes relacionados à promoção de crescimento vegetal. O estudo dessas famílias gênicas permite a comparação em um conjunto de genomas para verificar quais possuem determinados genes e quais famílias integram (Setubal *et al.*, 2018; Park *et al.*, 2022).

A elucidação da função dos genes presentes em BPCPs por meio da análise genômica comparativa não apenas aumenta nosso entendimento dos mecanismos de promoção de crescimento, mas também permite o desenvolvimento de abordagens biotecnológicas para melhorar a eficácia dessas bactérias em sistemas agrícolas. Através da modificação genética direcionada, é possível potencializar a expressão de genes benéficos e otimizar as interações planta-microrganismo (Setubal *et al.*, 2018; Park *et al.*, 2022).

A análise genômica comparativa emerge como uma ferramenta indispensável na identificação de genes presentes em bactérias promotoras de crescimento de plantas. Através dessa abordagem, torna-se possível desvendar os mecanismos moleculares subjacentes aos benefícios proporcionados por essas bactérias. O avanço contínuo nesse campo contribuirá para o desenvolvimento de estratégias agrícolas mais sustentáveis e eficazes, promovendo o aumento da produção de alimentos de maneira ambientalmente consciente (Setubal *et al.*, 2018; Park *et al.*, 2022).

Estudos relatam a utilização de BPCPs na mitigação dos efeitos deletérios causados por estresses abióticos no crescimento e desenvolvimento das plantas.

Neste sentido, comunidades microbianas associadas a espécies vegetais provenientes de ambientes historicamente secos são mais propensas a promover tolerância à seca em plantas do que microrganismos originados de ambientes onde a água não é um recurso limitante (Allsup et al., 2023).

Por exemplo, em condições de estresse hídrico, a inoculação de *Lavandula dentata* e *Salvia officinalis* com as bactérias *Bacillus megaterium*, *Enterobacter*, *Bacillus thuringiensis* e *Bacillus* sp., aumenta o peso seco da raiz e da parte aérea das plantas, quando comparadas com as plantas não inoculadas (Armada et al., 2014). Experimentos com *B. subtilis* evidenciam o aumento da capacidade fotossintética das plantas por uma influência direta na condutância estomática e tolerância celular à desidratação (Li et al. 2016; Zhang et al. 2008).

Da mesma forma, plantas de milho cultivadas em déficit hídrico e inoculadas com estirpes de *Pseudomonas* e *Bacillus* apresentam maior biomassa comparadas com o controle não inoculado (Sandhya et al., 2010; Kavamura et al., 2013; Velloso et al., 2020). Em outro estudo com milho sob estresse hídrico, e inoculado com *B. thuringiensis*, as plantas inoculadas apresentam maior biomassa da parte aérea e maior conteúdo de macro e micronutrientes, quando comparadas com as plantas não inoculadas (Armada et al., 2015). A inoculação de plantas de sorgo com estirpes de *Bacillus* também resulta em melhor taxa fotossintética quando comparada com as plantas não inoculadas (Santana et al., 2020).

Portanto, devido às suas múltiplas características, a busca por novas BPCPs torna-se interessante, uma vez que podem ser utilizados como inoculantes para fins de biofertilização, fitoestimulação e biocontrole na agricultura (Bloemberg; Lugtenberg, 2001; Lucy et al., 2004; Wang et al., 2023).

2. REFERENCIAL BIBLIOGRÁFICO

2.1. SISTEMAS AGRÍCOLAS E AS MUDANÇAS CLIMÁTICAS

O cultivo das plantas é dependente das condições edafoclimáticas, socioeconômicas e nível de conhecimento técnico. As técnicas agrícolas são muito diversificadas tanto ao longo do tempo, quanto nas diferentes regiões do planeta. Os progressos alcançados pela agricultura, graças aos avanços científicos e tecnológicos, não têm precedentes na história. Embora uma agricultura moderna, baseada em desenvolvimento científico, deve ter como meta o aumento da produtividade, a preocupação de minimizar danos ao meio ambiente deve ser constante (Paterniani, 2001). A população global ultrapassou 7,9 bilhões de pessoas em 2022 e a previsão é de chegar a 9,2 bilhões em 2050, com um aumento projetado da demanda de alimentos de 59–102%, sendo necessário aumentar a produção agrícola em cerca de 60-70% para fornecer alimentos para a população global em 2050 (Pawlak & Kołodziejczak, 2020; ONU, 2022).

As taxas de crescimento da produção agrícola mundial, superadas pelos incrementos populacionais nos últimos anos, vêm causando grandes intranquilidades em relação à segurança alimentar. Apesar do aumento da oferta de alimentos, há desafios a serem superados, como a degradação dos solos, o uso excessivo de insumos agrícolas e a escassez de água (Christofidis, 1997; Poudel et al., 2021).

A partir da década de 90, o crescimento da agricultura passou a ser o principal responsável pelo superávit da balança comercial brasileira. À medida que esse processo foi se consolidando, o Brasil foi se transformando num grande “player” no negócio agrícola global. Entre 1977 e 2017, a produção de grãos, que era de 47 milhões de toneladas, cresceu mais de cinco vezes, atingindo 237 milhões de toneladas, enquanto a área plantada aumentou 60% (Embrapa, 2018).

Dada a importância da agricultura para a economia brasileira e a expectativa de intensificação de eventos que aumentam os riscos associados à produção agrícola, a gestão dos riscos é tema estratégico para o Brasil (Embrapa, 2018). No Brasil, análises evidenciam perda anual próxima de R\$ 11 bilhões (1% do PIB agrícola) somente devido a eventos extremos de estresse hídrico (Arias *et al.*, 2015).

A pesquisa agropecuária necessita de inovações nas práticas de produção capazes de atender às exigências do mercado e, ao mesmo tempo, satisfazer os preceitos ambiental, social e econômico preconizados pelo desenvolvimento

sustentável (Zolla *et al.*, 2013), gerando o menor impacto negativo possível sobre os recursos naturais e outras externalidades. Uma medida sugerida é a intensificação de sistemas agrícolas sustentáveis (Pretty & Bharucha, 2014), como sistemas ou processos nos quais a produtividade é aumentada sem causar adversidades ambientais e sem a conversão adicional de terras não agricultáveis. A implementação desse tipo de agricultura depende da descoberta de métodos eficientes para reciclar nutrientes, equilibrar populações de insetos-praga e doenças e aliviar os estresses abióticos. Ou seja, utilizar práticas e insumos não dependentes do petróleo e que tenham múltiplas funcionalidades, capazes de manter a saúde do solo e das plantas e a qualidade dos alimentos (Browne *et al.*, 2013).

Dessa forma, a proposta de intensificação de sistemas agrícolas inclui a substituição de insumos, produzidos ao longo de décadas, por processos industriais com acentuado uso de energia, como os fertilizantes para suprir a deficiência de nutrientes do solo e os agroquímicos usados para o controle do estresse biótico em plantas, cujos princípios ativos podem provocar contaminação ambiental e ameaçar a saúde humana (Browne *et al.*, 2013), além de desequilibrar a complexa interação entre os integrantes de cada bioma. Esse tipo de agricultura contribui para acelerar as causas das mudanças globais no clima que, por sua vez, eleva a temperatura da Terra e afeta a estabilidade da biosfera (Duarte *et al.*, 2006).

As mudanças climáticas geram diferentes fatores de estresse abiótico, como temperaturas extremas (calor ou frio), secas, inundações, radiação ultravioleta, salinidade, deficiências de nutrientes essenciais e contaminação por metais pesados, aumento da erosão do solo, doenças, insetos-praga, plantas daninhas, perdas de biodiversidade, fragmentação de paisagens, dentre outros (Vitousek *et al.*, 1997; Chatterjee *et al.*, 2019). Tais condições ambientais adversas influenciam negativamente a sobrevivência de organismos vivos, a produção de biomassa e a safra de alimentos básicos, em até 70% (Vorasoot *et al.*, 2003; Thakur *et al.*, 2010), ameaçando a segurança alimentar em todo o mundo, especialmente nas regiões tropicais (Chakraborty *et al.*, 2015). O estresse de desidratação causado pela seca, pela salinidade e pela severidade da temperatura é o estresse abiótico mais prevalente que limita o crescimento e a produtividade das plantas (Vorasoot *et al.*, 2003; Jaleel *et al.*, 2009; Thakur *et al.*, 2010).

Nesse contexto, uma abordagem promissora na produção agrícola intensiva e sustentável consiste na exploração de microrganismos multifuncionais e benéficos às plantas. Esses microrganismos desempenham serviços salutareos na agricultura, tais

como a melhoria da nutrição e da saúde das plantas, o fortalecimento dos sistemas de defesa natural e o aumento da qualidade do solo, dada a habilidade em decompor a matéria orgânica e liberar nutrientes para as plantas; produzir húmus; ciclar e acumular nutrientes e energia; e produzir compostos complexos, como substâncias gomosas, lipídeos e outras insolúveis em água, essenciais para a formação e estabilidade de agregados do solo e decompor xenobióticos (Barea *et al.*, 2013a; Lugtenberg, 2015; Chatterjee *et al.*, 2019).

2.2. BIOMA CAATINGA

A Caatinga é um bioma exclusivamente brasileiro que se caracteriza por apresentar solos, com raras exceções, ricos em minerais, pedregosos, pouco espessos e com fraca capacidade de retenção da água, fator limitante à fotossíntese e conseqüentemente à produção primária e agrícola nessa região. A cobertura vegetal é representada por formações xerófilas, diversificadas por razões climáticas, edáficas, topográficas e antrópicas. O clima desse bioma faz parte de um dos sistemas mais complexos do mundo, devido não apenas à extensão da área, mas também ao sistema de ventos provenientes do Nordeste e Sudeste, criando uma instabilidade nos padrões de chuva que são concentradas em alguns meses do ano (Giulietti *et al.*, 2006).

A Caatinga possui solo com pH entre 5,4 e 9,1, clima semiárido com pluviosidade anual entre 200 e 800 mm, além de altas taxas de radiação, evapotranspiração e temperatura média anual. O solo apresenta alta diversidade biológica especialmente devido aos micro-habitats formados pela diferente aeração, distribuição de matéria orgânica, nutrientes e íons, por exemplo (Souto *et al.*, 2008). A flora desse bioma desenvolveu adaptações capazes de diminuir a perda de água, como caule fino, espinhoso e folhagem decídua em época de seca intensa. Ademais, a associação com organismos presentes no solo seria uma alternativa para amenizar o impacto de estresses bióticos e abióticos sobre as plantas (Oliveira *et al.*, 2008).

Os diferentes tipos de estresses abióticos afetam tanto as plantas quanto os microrganismos presentes no solo. Por exemplo, alterações na concentração salina no solo ou na disponibilidade de água, são detectadas pelos microrganismos como variações osmóticas, e podem afetar o metabolismo bacteriano (Aguilar, 1996; Gamalero *et al.*, 2020). Dessa forma, regiões semiáridas como a Caatinga podem abrigar microrganismos adaptados ao déficit hídrico, e ainda com capacidade de

promover o crescimento das plantas (Kavamura *et al.*, 2013). Os microrganismos podem sobreviver em condições de seca por meio de mecanismos como a produção de exopolissacarídeos (EPS) (Nocker *et al.* 2012), formação de biofilme (Chang *et al.* 2007) e produção de osmólitos que evitam a perda de água celular (McNeil *et al.* 1999).

2.3. ESTRESSE OSMÓTICO

Diferentes culturas de plantas enfrentam diferentes tipos de estresse bióticos e abióticos. O estresse biótico é qualquer estresse causado por organismos vivos como insetos, vírus, bactérias, fungos e aracnídeos. O estresse abiótico inclui condições como seca, flutuações de temperatura, alta salinidade do solo, toxicidade de metais e estresse oxidativo. Esses estresses podem causar danos permanentes a uma planta, como crescimento atrofiado, metabolismo prejudicado, rendimento reduzido e alteração genética, levando a mutações na progênie (Zaidi *et al.*, 2014; Bhat *et al.*, 2020).

A seca é um grande problema enfrentado pelos agricultores todos os anos. É um fenômeno natural que é desencadeado e sustentado por um período prolongado de disponibilidade inadequada de água doce para as necessidades dos seres humanos e do ecossistema (Balint *et al.*, 2013). A seca é difícil de monitorar, recorrente por natureza e geralmente não está limitada a uma região ou período de tempo específico (Salehi-Lisar e Bakhshayeshan-Agdam, 2016). É um estresse multidimensional que ocorre principalmente devido à insuficiência das chuvas e consequente estiagem (Gogoi e Tripathi, 2019). A seca agrícola está associada à diminuição dos níveis de água no solo e consequente quebra de safras, afetando severamente a produção de alimentos em todo o mundo (Heim, 2002).

Para resistir à seca, as plantas usam diferentes mecanismos de enfrentamento do estresse, como síntese de osmoprotetores, produção de hormônios do estresse como etileno e ácido abscísico e mudanças na morfologia da raiz e da parte aérea (Etesami *et al.*, 2015; Chiappero *et al.*, 2019; Bhat *et al.*, 2021). Esses mecanismos resultam em respostas de curto e longo prazos nas plantas. As respostas de curto prazo geralmente ocorrem quando o período de estresse é muito pequeno. Algumas respostas de curto prazo incluem diminuição da assimilação de carbono, fechamento estomático, ajuste osmótico, inibição do crescimento, mudanças hidráulicas, transporte de sinal e sinalização celular de seca. Essas respostas geralmente não

causam muitos danos às plantas, desde que as condições normais retornem logo. Longos períodos de estresse levam a lesões mais permanentes e até à morte de plantas. As respostas de longo prazo incluem crescimento reprimido de brotos, adaptações metabólicas, área de transpiração limitada, aborto de grãos e senescência (Kaur e Asthir, 2017).

O estresse hídrico nas plantas reduz o potencial de água da célula vegetal, elevando as concentrações de solutos no citosol e matriz extracelular, levando à inibição do crescimento e falha reprodutiva. Isto é seguido pelo acúmulo de ácido abscísico (ABA) e osmólitos compatíveis como prolina que causam murcha (Lisar, *et al.*, 2012). Nesta fase, a superprodução de espécies reativas de oxigênio (ROS) e formação de compostos de eliminação de radicais, como ascorbato e glutatona, ainda agravam a influência adversa. A seca não afeta apenas as relações da planta com a água por meio da redução do teor de água, turgidez e água total. Também afeta o fechamento estomático, limites de troca gasosa, reduz a transpiração e interrompe a assimilação de carbono (fotossíntese) (Lisar, *et al.*, 2012). Efeitos negativos na nutrição mineral (absorção e transporte de nutrientes) e metabolismo leva a uma diminuição na área foliar e alteração na partição de assimilados entre os órgãos. Alterações na elasticidade da parede celular vegetal e interrupção da homeostase e distribuição de íons na célula também têm sido relatadas (Lisar, *et al.*, 2012). A síntese de novas proteínas e mRNAs associados à resposta à seca é outro resultado do estresse hídrico nas plantas, influenciando o crescimento celular mais do que a divisão celular.

Portanto, o crescimento da planta sob seca é influenciado por fotossíntese alterada, respiração, translocação, absorção de íons, carboidratos, metabolismo de nutrientes e hormônios (Lisar, *et al.*, 2012). Com isso, torna-se necessário o desenvolvimento e execução de tecnologias que primem por uma agricultura sustentável e que cumpram a crescente demanda de alimentos para as próximas décadas (Ray *et al.*, 2013; Tilman *et al.*, 2011).

2.4. BACTÉRIAS PROMOTORAS DO CRESCIMENTO DE PLANTAS

As bactérias promotoras de crescimento de plantas (BPCPs) podem aumentar o crescimento das plantas e protegê-las contra estresses bióticos e abióticos por meio de uma ampla variedade de mecanismos, sendo utilizadas muitas vezes como inoculantes microbianos (Souza *et al.*, 2015). Este grupo de bactérias é classificado

como epifíticas, quando colonizam a superfície vegetal, rizobactérias, quando colonizam a região da rizosfera, e endofíticas, quando, em pelo menos uma parte de seu ciclo de vida, habitam o interior das plantas sem causar danos para o hospedeiro. Uma bactéria endofítica pode ser, portanto, epifítica ou rizosférica que colonizou o vegetal e instalou-se em algum de seus órgãos, como caule, folhas ou a própria raiz (Ryan *et al.*, 2008; Santoyo *et al.*, 2016).

Todas as superfícies acima do solo de uma planta que representam habitats microbianos são denominadas filosfera. Em particular, as superfícies foliares possuem uma densa população de bactérias epifíticas mesmo este sendo um ecossistema desafiador para colonizar e crescer devido a exposição constante à radiação ultravioleta, baixa disponibilidade de água e nutrientes e grandes flutuações de temperatura ao longo do dia (Bodenhausem *et al.*, 2013; Schlechter *et al.*, 2019). Essas bactérias são conhecidas por atuar no biocontrole e promover o crescimento de plantas, principalmente através da produção de exopolissacarídeos e formação de biofilme (Gnanamanickam & Immanuel, 2006).

A rizosfera, por sua vez, é o ambiente do solo que compreende a raiz da planta e é o local onde os macros e micronutrientes essenciais são absorvidos pela planta. Dessa forma, a rizosfera apresenta máxima atividade microbiana devido à alta disponibilidade de nutrientes. Neste ambiente, as rizobactérias são capazes de estabelecer associações simbióticas, por exemplo, com plantas leguminosas, beneficiando-as pela fixação do nitrogênio atmosférico em estruturas de raízes específicas conhecidas como nódulos (Vejan *et al.*, 2016).

Por outro lado, as bactérias endofíticas possuem vantagens sobre os demais microrganismos por influenciar positivamente a planta hospedeira e sobreviverem em um ambiente mais uniforme, que são os tecidos internos das plantas, onde são menos afetadas por fatores abióticos como a temperatura, o potencial osmótico e a radiação ultravioleta (Saini *et al.*, 2015; Santoyo *et al.*, 2016; Jha *et al.*, 2018; Afzal *et al.*, 2019). Além disso, o habitat endofítico possui características mais propícias à expressão de genes promotores do crescimento vegetal em comparação à rizosfera, em função da alta disponibilidade de recursos e baixa competitividade com outros organismos (Oliveira *et al.*, 2003). A colonização bacteriana em plantas ocorre em locais de dano epidérmico, de raiz lateral ou emergência de radícula, através de aberturas naturais como estômatos e lenticelas (poros para trocas gasosas), hidátodos (poros de água) e sementes. A densidade populacional de endofíticos é altamente variável, dependendo principalmente das espécies bacterianas e das plantas envolvidas, mas

também do estágio de desenvolvimento da planta, densidade do inóculo e condições ambientais (Hong e Park, 2016; Gadhavé *et al.*, 2018).

2.5. INTERAÇÃO PLANTA-MICRORGANISMOS

A comunicação entre plantas e microrganismos é realizada por meio de trocas de sinais produzidos e liberados pelas plantas, como exsudatos radiculares, ou pelos microrganismos que residem na rizosfera, como produção de moléculas análogas aos fito-hormônios e compostos orgânicos voláteis (COV) (Chagas *et al.*, 2018; Sasse *et al.*, 2018). A produção de exsudatos radiculares representa um custo significativo de carbono para a planta, sendo uma mistura altamente complexa cuja composição pode ser influenciada por diversos fatores, incluindo as espécies e genótipos vegetais, o estágio de desenvolvimento da planta, zona radicular, fatores ambientais e a presença de microrganismos (Mommer *et al.*, 2016; Chagas *et al.*, 2018; Lemanceau *et al.*, 2018; Sasse *et al.*, 2018).

Essas matrizes de compostos solúveis que são liberadas no solo são substratos e/ou moléculas sinalizadoras para os microrganismos, atuando como atrativos químicos ou mesmo repelentes para patógenos (Chagas *et al.*, 2018). O movimento em resposta aos atrativos químicos é iniciado pela detecção de estímulos extracelulares através de receptores específicos nas bactérias e é denominado quimiotaxia (Chagas *et al.*, 2018; Lemanceau *et al.*, 2018). Da mesma forma que os exsudatos radiculares têm influência na constituição do microbioma da rizosfera, este também influencia a exsudação das raízes das plantas ao induzir alteração no metaboloma vegetal e modular a produção de hormônios vegetais (Mommer *et al.*, 2016; Chagas *et al.*, 2018; Lemanceau *et al.*, 2018).

2.6. MECANISMOS DE PROMOÇÃO DE CRESCIMENTO PELAS BPCPs

Dentre os mecanismos de tolerância das plantas à seca relacionados à interação com microrganismos estão mudanças nas atividades de fito-hormônios (ácido abscísico, giberelinas, citocininas e auxinas), a produção da enzima aminociclopropano-1-carboxilato (ACC) desaminase para redução do nível do etileno, o aumento de moléculas antioxidantes, o acúmulo de osmólitos compatíveis, a produção de exopolissacarídeos e biofilmes, além da fixação e solubilização de

nutrientes e a produção de sideróforos (Figura 1) (Yang *et al.*, 2009; Timmusk; Nevo, 2011; Timmusk *et al.*, 2014; Wang *et al.*, 2023).

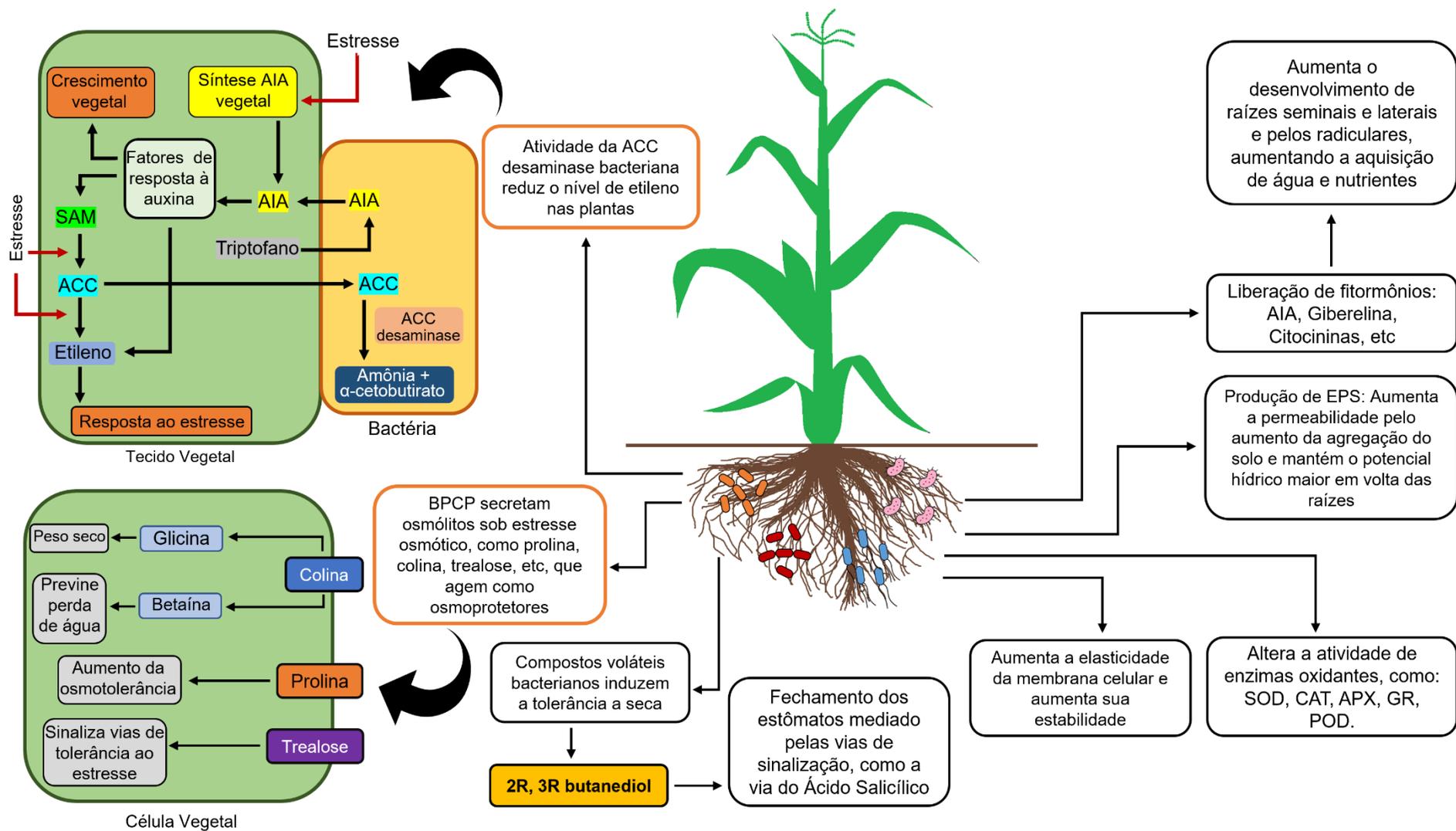


Figura 1. Mecanismos de tolerância ao estresse hídrico induzidos por bactérias promotoras de crescimento de plantas (adaptado de Sousa et al., 2022).

Os principais genes relacionados ao estresse hídrico são: *aqpZ*, *glpF*, operon *bet*, operon *opu*, operon *sox*, e *rsb* (Akbar et al., 1997; Calamita et al., 1998; Brambilla et al., 2020; Olanrewaju et al., 2021; Chandra et al., 2021).

O gene *aqpZ* codifica uma proteína aquaporina, que é um canal de água que permite a passagem de água através da membrana celular. As aquaporinas são essenciais para a manutenção da homeostase da água em células e organismos. Em condições de estresse hídrico, as aquaporinas podem ajudar as bactérias a absorver água do ambiente. O gene *glpF* codifica uma proteína transportadora de glicina, que pode ser usada como fonte de energia ou para a síntese de compostos que ajudam as bactérias a resistir ao estresse (Calamita et al., 1998; Brambilla et al., 2020; Olanrewaju et al., 2021). O operon *bet* codifica uma sequência de genes que são necessários para a biossíntese de betaína. A betaína é um osmólito, que é uma molécula que ajuda a manter a osmolaridade da célula. Em condições de estresse hídrico, a betaína pode ajudar as bactérias a evitar a desidratação.

O operon *opu* codifica uma sequência de genes que são necessários para a síntese de polifosfatos. Os polifosfatos são compostos que ajudam as bactérias a armazenar energia e a manter a estrutura celular. Em condições de estresse hídrico, os polifosfatos podem ajudar as bactérias a sobreviver (Chandra et al., 2021). O operon *sox* está envolvido na oxidação de tiosulfato, sulfeto, sulfito e enxofre elementar e gera sulfato como produto final. O enxofre (S) desempenha um papel na fotossíntese, na respiração e na formação de clorofila e na estrutura da membrana celular nas plantas, que estão relacionadas à qualidade e ao rendimento da produção agrícola. As plantas absorvem S como sulfato do solo. No entanto, os ambientes do solo contêm sulfato apenas 1–5% do enxofre biodisponível total (Jirakkakul et al., 2023).

O operon *rsb* está relacionado ao fator de transcrição σ_B . A atividade σ_B é regulada pós-tradução por uma rede multicomponente composta por dois módulos acoplados de troca, *rsbX-rsbS-rsbT* e *rsbU-rsbV-rsbW*, cada um contendo uma serina fosfatase (X ou U), uma proteína antagonista (S ou V) e uma troca de proteína/serina quinase (T ou W) (Akbar et al., 1997). O módulo *upstream* (XST) é necessário para transmitir sinais de estresse ambiental. Em contraste, o módulo a jusante (UVW) é necessário para transmitir sinais de estresse energético, bem como os sinais ambientais transmitidos a ele pelo módulo a montante. O gene *rsbR* compartilha uma similaridade de sequência significativa com as proteínas antagonistas de *rsbS* e *rsbV*, cujos estados de fosforilação controlam as principais interações proteína-proteína

dentro de seus respectivos módulos (Akbar *et al.*, 1997). O gene *rsbR* está associado ao *rsbS* no módulo de detecção ambiental a montante. O gene *rsbR* é um regulador positivo que modula a atividade σB em resposta ao estresse salino e térmico e também influencia a função antagonista do *rsbS* pela interação direta proteína-proteína, e esta interação com *rsbS* é provavelmente controlada pelo estado de fosforilação do *rsbR* (Akbar *et al.*, 1997).

2.6.1. Biossíntese de fito-hormônios

Os fito-hormônios são reguladores do crescimento e podem ser produzidos pelas plantas, por algas e alguns microrganismos (Ankati; Podile, 2018). Os principais hormônios vegetais conhecidos são citocinina (CK), giberelina (GA), ácido abscísico (ABA), ácido indol-3-acético (AIA), etileno e ácido jasmônico, cujas funções variam desde a regulação da germinação, do metabolismo e do crescimento das plantas até a comunicação intercelular e diferenciação celular e tecidual, sendo também importantes na tolerância a estresses abióticos (Öpik; Rolfe, 2005; Kim *et al.*, 2021).

Os fito-hormônios CK e GA estão envolvidos na promoção de divisão e aumento celular e expansão tecidual na planta, além de estarem associados à diminuição do impacto de estresses ambientais sobre as plantas (Cohen *et al.*, 2009), por meio da diferenciação do meristema da raiz, indução da proliferação de pelos radiculares, inibição da formação de raízes laterais e alongação das raízes primárias (Santner; Estelle, 2009). A biossíntese do ABA é induzida pela desidratação celular, controlando o fechamento estomático, a germinação de sementes, o florescimento e as vias de transdução de sinal relacionadas ao estresse hídrico (Yamaguchi-Shinozaki; Shinozaki, 1994). Sob condições de estresse hídrico, o ABA modifica a arquitetura da raiz aumentando a aquisição de água e nutrientes (Sah *et al.*, 2016; Egamberdieva *et al.*, 2017). Este fito-hormônio também sustenta a condutividade hidráulica das raízes e da parte aérea das plantas para melhor explorar a umidade do solo e manter o potencial de turgescência celular. Consequentemente, leva a uma melhor tolerância à seca por meio de regulação das atividades antioxidantes e do acúmulo de osmólitos compatíveis, que aumentam ainda mais o conteúdo relativo de água (Gomes, *et al.*, 2022).

O efeito do ácido jasmônico exógeno na tolerância à seca também tem sido demonstrado em diversas culturas, incluindo milho (*Zea mays*) e milheto (*Pennisetum*

glaucum) (Kim *et al.*, 2021). Plântulas destas espécies tratadas com ácido jasmônico mostraram maior tolerância ao estresse hídrico ao acumular osmoprotetores, como a prolina, e aumentaram a expressão de genes associados à remoção de espécies reativas de oxigênio (Abdelgawad *et al.*, 2014; Awan *et al.*, 2021).

Por exemplo, a produção de ABA e de GA por *Azospirillum lipoferum* foi capaz de aliviar o estresse hídrico em plantas de milho (Cohen *et al.*, 2009). Nesse estudo, os autores avaliaram os efeitos da inoculação de plantas de milho com *A. lipoferum* tratadas com fluridona e prohexadiona-Ca, respectivamente, os inibidores de ABA e GA. As plantas foram submetidas ao estresse hídrico ou foram hidratadas normalmente. Foi observado que fluridona reduziu o crescimento das plantas hidratadas de uma maneira similar à seca. Porém, a inoculação com *Azospirillum* reverteu completamente este efeito, que foi correlacionado com os níveis de ABA. Os resultados do tratamento com prohexadiona-Ca também indicaram que GAs produzidas pelas bactérias são importantes na redução do estresse hídrico. Assim, concluiu-se que ABA e GAs contribuíram para a redução do estresse hídrico após a inoculação com *A. lipoferum*.

Reduções na taxa de perda de água entre 4% e 10% foram observadas nos tecidos da folha da videira quando inoculadas com *Bacillus licheniformis* e *Pseudomonas fluorescens*, respectivamente (Salomon *et al.*, 2014). *Paenibacillus polymyxa* e *Rhizobium tropici* podem modificar a condutância estomática e ajudar a manter a homeostase hormonal, enquanto o *Azospirillum* mantém o turgor celular ajustando a pressão osmótica em plantas de trigo inoculadas (Creus *et al.*, 2004).

A via de biossíntese de AIA é bastante complexa e ainda não está totalmente elucidada (Zhao *et al.*, 2010; Shao *et al.*, 2015), mas sabe-se que rizobactérias comumente sintetizam AIA a partir de triptofano, que é encontrado em diferentes concentrações nos exsudatos radiculares, variando de acordo com o genótipo da planta (Woodward; Bartel, 2005).

O AIA é a auxina mais importante e está envolvido em inúmeros processos fisiológicos da planta, como a sinalização célula-célula, regulação do desenvolvimento vegetal, indução do sistema de defesa, indução de formação de raízes adventícias e laterais, respostas a estímulos, fotossíntese e a biossíntese de metabólitos, além de mediar também a tolerância a condições de estresse (Woodward; Bartel, 2005; Spaepen *et al.*, 2007; Barnawal *et al.*, 2019). A produção de AIA também pode levar a uma maior proliferação de raízes laterais e aumento da formação de pelos radiculares, resultando em maior superfície total da raiz e a maior absorção de

nutrientes e água pela planta. Entretanto, a produção de AIA pela bactéria não deve ser demasiadamente elevada, pois pode atuar de maneira inversa e prejudicar o crescimento da planta (Malik; Sindhu, 2011). Os genes relacionados à produção de fito-hormônios são: *acdS*, *mao*, *ipdC*, *amiE*, e o operon *tre* (Costacurta & Vanderleyden, 1995; Peng et al., 2019; Pan et al., 2020).

O gene *acdS* codifica a enzima ácido cinamato 4-hidroxilase, que é necessária para a conversão do ácido cinamato em ácido indol-3-acético (IAA), um precursor da auxina. O gene *mao* codifica a enzima 3-metoxi-IAA oxidase, que é necessária para a degradação do AIA (Costacurta & Vanderleyden, 1995; Peng et al., 2019; Pan et al., 2020). O gene *ipdC* codifica a enzima indole-3-acetaldeído descarboxilase, que é necessária para a conversão do AIA em ácido indol-3-butírico (IBA), outro precursor da auxina. O gene *amiE* codifica a enzima triptofano-2-monooxigenase, que é necessária para a conversão do triptofano em ácido indol-3-acético (AIA). O operon *tre* codifica uma sequência de genes que são necessários para a resposta das plantas ao AIA. O gene *treA* codifica uma proteína que é necessária para a transdução do sinal da auxina. O gene *treB* codifica uma proteína que é necessária para a degradação do AIA. O gene *treC* codifica uma proteína que é necessária para a resposta das plantas ao AIA (Costacurta & Vanderleyden, 1995; Peng et al., 2019; Pan et al., 2020).

Experimentos de casa de vegetação com uma estirpe de *A. brasilense* selvagem e uma mutante, deficiente na produção de AIA, mostraram que a inoculação com a estirpe com produção normal de AIA resultou em um aumento da massa seca da parte aérea e das raízes de plantas de trigo, número de espigas e melhor eficiência na absorção de nitrogênio, levando à conclusão de que a produção de auxina é o principal efeito desse microrganismo na promoção de crescimento de plantas (Spaepen et al., 2007). Além de *Azospirillum*, rizobactérias do gênero *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Burkholderia* e *Micrococcus* também são capazes de produzir AIA e CK, e contribuíram para o crescimento de milho após a sua colonização (Pal et al., 2001; Naveed et al., 2014; Raza; Faisal, 2013).

Resultados do grupo de pesquisa da Embrapa Milho e Sorgo com plantas de milho inoculadas individualmente com as estirpes de *Bacillus* B32, B116, B119 e B2084, em condições hidropônicas, mostraram que a inoculação com todas as estirpes aumentou o peso seco da raiz e da parte aérea das plântulas. As plantas inoculadas com as estirpes B2084, B119 e B32 obtiveram a melhor performance, apresentando maior conteúdo de nutrientes na parte aérea e maior superfície de raiz.

Foi observado que todas as estirpes produziram AIA, o que resultou em efeito positivo no crescimento das plantas, além de estímulo no crescimento da raiz (Sousa *et al.*, 2021). Velloso *et al.* (2020) sequenciaram o genoma das estirpes B116 e B119 e observaram que elas possuem diferentes vias de produção de AIA em seus genomas. Enquanto os genes da estirpe B116 são da via de triptamina, indol-3-acetamida e ácido indol-3-pirúvico, a cepa B119 possui genes relacionados à via de oxidase do triptofano. Além disso, a inoculação destas estirpes permitiu uma menor perda da biomassa de milho sob estresse osmótico induzido por polietilenoglicol (PEG) em condições de hidroponia (Gomes, *et al.*, 2022).

2.6.2. Metabolismo de compostos orgânicos voláteis

Os compostos orgânicos voláteis (COVs) produzidos por bactérias são produtos finais de processos de fermentação anaeróbica e degradação extracelular de moléculas orgânicas complexas (Choudhary *et al.*, 2017). Diferentes espécies de BPCPs são capazes de produzir COVs, que atuam em vários processos nas plantas, incluindo tolerância ao déficit hídrico (Timmusk *et al.*, 2014; Poudel *et al.*, 2021). Por exemplo, o tratamento de plântulas de trigo com *B. thuringiensis* resultou em maior biomassa vegetal e sobrevivência da planta sob seca severa por causa das emissões de compostos voláteis relacionados ao estresse (Timmusk *et al.*, 2014). Plantas de *Arabidopsis* inoculadas com *B. amyloliquefaciens* e *B. subtilis* produziram diferentes COVs que aumentaram o crescimento das plantas e modularam a expressão de genes envolvidos na manutenção da estrutura da parede celular e influenciaram inúmeras vias de sinalização de fito-hormônios que incluem etileno, ácido jasmônico e ácido salicílico (Asari *et al.*, 2016).

A aplicação de COVs produzidos por *Pseudomonas chlororaphis* em *Arabidopsis* também estimulou a sobrevivência das plantas sob estresse hídrico, influenciando o fechamento de estômatos, bem como induzindo vias de sinalização (Cho *et al.*, 2013). COVs produzidos por *P. pseudoalcaligenes* promoveram tolerância ao estresse hídrico em milho, reduzindo o vazamento de eletrólitos e o teor de malondialdeído, um marcador amplamente utilizado de lesão lipídica oxidativa, além de aumentar a síntese de pigmentos fotossintéticos, prolina e fito-hormônios (Yasmin, *et al.*, 2021).

Alguns COVs bacterianos também estão envolvidos na formação de biofilme, que contém exopolissacarídeos como constituintes principais, capazes de manter o

teor de umidade do solo e aumentar a tolerância das plantas ao déficit hídrico (Naseem; Bano, 2014). Os principais genes relacionados à produção de compostos orgânicos e inorgânicos voláteis são: *ilvH*, *ilvB*, *alsD*, *bdh*, *acuA*, *acuC*, *acoA* e *acoB* (Grundy et al., 1993; Huang et al., 1999; Chen et al., 2007; Khan et al., 2017; Suarez et al., 2019).

O gene *ilvH* codifica uma enzima chamada 2-oxoglutarato descarboxilase, que é necessária para a biossíntese de ácido isovalérico. O gene *ilvB* codifica uma enzima chamada acetolactato sintase, que é necessária para a biossíntese de acetolactato. O acetolactato é um intermediário na biossíntese de uma variedade de COVs, incluindo ácido isovalérico, ácido 2-metilbutanóico e ácido 3-metilbutanóico (Suarez et al., 2019). O gene *alsD* codifica uma enzima chamada acetolactato descarboxilase, que converte o acetolactato em ácido 2-metilbutanóico. O ácido 2-metilbutanóico é um COV que pode produzir efeitos antimicrobianos, inibindo o crescimento de patógenos de plantas (Chen et al., 2007).

O gene *bdh* codifica uma enzima chamada butanoil-CoA sintase, que é necessária para a biossíntese de butanoil-CoA. O butanoil-CoA é um intermediário na biossíntese de ácido 3-metilbutanóico (Khan et al., 2017). Os genes *acuA* e *acuC* codificam uma enzima chamada ácido 3-metilbutanóico sintase, que converte o butanoil-CoA em ácido 3-metilbutanóico. O ácido 3-metilbutanóico é um COV que pode ativar genes nas plantas que regulam o crescimento e desenvolvimento (Grundy et al., 1993). Os genes *acoA* e *acoB* codificam enzimas necessárias para a biossíntese de ácido 2-hidroxi-3-metilbutírico (HMB). O HMB é um composto orgânico volátil que pode produzir efeitos antimicrobianos, inibindo o crescimento de patógenos de plantas (Huang et al., 1999).

2.6.3. Biossíntese de aminociclopropano-1-carboxilato desaminase

O etileno (C₂H₄) é um hormônio vegetal que promove o amadurecimento dos frutos juntamente com várias outras respostas fisiológicas no ciclo de vida das plantas. É um hormônio gasoso sintetizado a partir da metionina pela maioria dos tecidos da planta, e atua quando a planta é submetida a estresses bióticos ou abióticos, controlando as respostas das plantas, como a iniciação do crescimento da raiz, a senescência das folhas, nodulação da raiz, alongação celular, amadurecimento dos frutos e transporte de auxina (Sun et al., 2012).

Sob condições de estresse, este fito-hormônio pode ser produzido em excesso, resultando em uma cascata de efeitos prejudiciais que retardam o crescimento das plantas, por exemplo, impedindo a germinação da semente e o desenvolvimento da raiz.

Como precursor do etileno, o 1-aminociclopropano-1-carboxilato (ACC) é encontrado em quantidades excessivas em plantas sob condições de déficit hídrico. Entre os mecanismos das BPCPs que conferem tolerância à seca, o mais estudado é a produção da enzima ACC desaminase (Danish; Zafar-ul-Hye, 2019; Danish *et al.*, 2020), que cliva o ACC, precursor de etileno da planta, em amônia e α -cetobutirato. Assim, a ACC desaminase reduz a formação de etileno endógeno e promove o crescimento das plantas (Chandra *et al.*, 2019).

A inoculação de milho com *Enterobacter cloacae* utilizando carvão vegetal como veículo foi considerada eficaz no aumento da produtividade das plantas sob estresse hídrico em razão do maior potencial de síntese de ACC desaminase, maior solubilização de nutrientes e maior produção de AIA (Danish *et al.*, 2020). Da mesma forma, inoculações com *B. amyloliquefaciens* e *Agrobacterium fabrum* promoveram consideravelmente maiores produções em trigo quando as plantas foram submetidas à seca, sejam inoculadas individualmente ou em conjunto. Essas bactérias produzem ACC desaminase que cataboliza o etileno produzido em resposta ao estresse hídrico (Danish; Zafar-ul-Hye *et al.*, 2019). Estirpes dos gêneros *Agrobacterium*, *Achromobacter*, *Azospirillum*, *Burkholderia*, *Enterobacter*, *Pseudomonas*, *Rhizobium* e *Ralstonia* demonstraram produção de ACC desaminase sob estresse hídrico (Bresson *et al.*, 2014). A bactéria *Variovorax paradoxus* pode reduzir os níveis de etileno nas folhas das plantas e diminuir a síntese de etileno em *Arabidopsis thaliana* tipo selvagem, uma planta com superprodução de etileno.

Plantas de milheto cultivadas em solos áridos estão naturalmente associadas a uma variedade de rizobactérias que exibem alta tolerância ao estresse hídrico e exibem características promotoras de crescimento de plantas (Niu *et al.*, 2018). Niu *et al.* (2018) observaram que as bactérias produtoras de ACC desaminase e EPS associadas ao milheto podem aliviar o estresse hídrico nas plantas, conforme indicado pela melhora na germinação das sementes e no crescimento das plântulas. A produção de EPS por bactérias produtoras de ACC desaminase parece melhorar sua eficiência como BPCP em ambientes secos, possivelmente melhorando a estrutura do solo e a colonização. Esses resultados também sugerem que múltiplas características de promoção do crescimento de plantas (PCP) devem ser

consideradas para identificar inoculantes de BPCP mais eficientes para uso futuro na agricultura (Gomes, *et al.*, 2022).

2.6.4. Metabolismo antioxidante

O déficit hídrico também pode aumentar a geração de espécies reativas de oxigênio (EROs), incluindo ânion superóxido (O_2^-), peróxido de hidrogênio (H_2O_2), hidroxila (OH), oxigênio (O_2) e radicais alcoxi (RO^-). As EROs reagem com proteínas, lipídios e ácido desoxirribonucleico, causando danos oxidativos e prejudicando as funções normais das células vegetais (Vurukonda *et al.*, 2016). Durante a evolução, as plantas e os microrganismos desenvolveram um complexo sistema antioxidante enzimático e não enzimático, capaz de mitigar os efeitos do estresse oxidativo, como antioxidantes de baixa massa molecular (glutathione redutase - GR, ascorbato, carotenoides) e enzimas de eliminação de espécies reativas de oxigênio (superóxido dismutase (SOD), peroxidase (POD), catalase (CAT), ascorbato peroxidase (APX) (Apel; Hirt, 2004). Antioxidantes não enzimáticos cooperam para manter a integridade das membranas fotossintéticas sob estresse oxidativo, enquanto os componentes enzimáticos podem eliminar as EROs ou podem atuar produzindo um antioxidante não enzimático. A presença de microrganismos do solo pode induzir tolerância à seca pela modulação do sistema antioxidante (Gomes *et al.*, 2022).

Plantas de milho inoculadas com cinco estirpes de *Pseudomonas* tolerantes à seca, submetidas ao estresse hídrico, apresentaram atividade significativamente maior de enzimas antioxidantes em comparação com plantas não inoculadas (Sandhya *et al.*, 2010). Por sua vez, plantas de milho inoculadas com espécies de *Bacillus* foram protegidas contra os efeitos do estresse osmótico, aumentando a atividade das enzimas antioxidantes ascorbato peroxidase e glutathione peroxidase (Vardharajula *et al.*, 2011).

A inoculação com diferentes espécies de *Bacillus* resultou em aumentos significativos nos níveis de enzimas que degradam EROS, como CAT, APX e SOD em plantas de batata, com maior atividade de CAT do que em plantas não inoculadas (Gururani *et al.*, 2013). Essa correlação positiva entre os níveis aumentados de CAT nas plantas e a tolerância à seca também foi observada em outras espécies de plantas (Sandhya *et al.*, 2010).

2.6.5. Biossíntese de osmólitos compatíveis

As plantas aumentam a produção de moléculas/íons osmoticamente ativos tais como açúcares solúveis, prolina, glicina, trealose, colina, betaína, ácidos orgânicos, íons cloreto, cálcio e potássio, como uma resposta à aclimatização a condições de déficit hídrico (Huang *et al.*, 2014). A produção de osmólitos por microrganismos da rizosfera ou endofíticos é importante para sua própria sobrevivência, garantindo os meios de promoção do crescimento das plantas em condições de estresse hídrico (Ashraf *et al.*, 2011; Marijuan; Bosch, 2013; Ngumbi; Kloepper, 2016). Vários estudos também têm relatado o papel da glicina e betaína com osmoprotetores responsáveis por mediar várias respostas de plantas ao estresse térmico, incluindo crescimento, modificações de proteínas, fotossíntese, expressão gênica e defesa oxidativa (Zulfiqar *et al.*, 2022). A prolina é outro osmólito importante que se acumula nas plantas sob estresse hídrico, resultando em ajuste osmótico, eliminação de radicais livres e estabilização de estruturas subcelulares em células vegetais, ajudando a superar os efeitos de estresse hídrico (Ngumbi; Kloepper, 2016). A prolina promove o crescimento das plantas preservando as membranas celulares, proteínas e outras estruturas subcelulares, reduzindo o número de radicais livres e tamponando o potencial redox celular.

Assim como as plantas, algumas bactérias da região da raiz liberam prolina, o que auxilia a sua sobrevivência no meio. A inoculação de plantas de pepino com uma mistura de três cepas de BPCP resultou em um aumento de três a quatro vezes do conteúdo de prolina na folha, protegendo as plantas de desidratação excessiva (Wang *et al.*, 2012). Similarmente, o aumento da tolerância à seca das plantas foi observado em plantas de tomate tratadas com cepas de *B. polymyxa*, solubilizadores de fosfato, por causa de um aumento na secreção de prolina (Shintu; Jayaram, 2015).

A tolerância à seca em razão do conteúdo elevado de prolina também tem sido relatada em várias outras culturas. Bano *et al.* (2013) mostraram que plântulas de milho inoculadas com *A. lipoferum* aumentaram o teor de açúcar solúvel e aminoácidos livres, indicando hidrólise do amido, subsequentemente fornecendo açúcar para ajuste osmótico contra a seca.

Sarkar *et al.* (2018) observaram um aumento de osmólitos como a prolina e betaína em duas cultivares de trigo (*Triticum aestivum* L.) inoculadas com *Bacillus safensis* e *Ochrobactrum pseudogrignonense*, cultivadas em vasos em câmara de crescimento, em ambiente com elevada temperatura (40 °C por 12 horas). Verificou-

se que a inoculação com as BPCP resultou em redução do estresse térmico das plantas, o que foi associado com menor quantidade de danos à membrana celular, além da manutenção da estrutura dos cloroplastos, aumento do conteúdo de clorofila e da expressão de enzimas redox e acúmulo de osmólitos, promovendo aumento da tolerância das plantas ao estresse térmico (Gomes, *et al.*, 2022).

Outro importante osmoprotetor é a trealose que é um dissacarídeo não redutor presente em plantas, animais, fungos, leveduras, arqueias e bactérias (Chandra *et al.*, 2011, 2021), podendo desempenhar papéis importantes e diferentes nas células, tais como molécula de sinalização, carboidrato de reserva e protetor contra vários estresses, incluindo dessecação, alta temperatura, seca, frio e estresse salino (Fernandez *et al.*, 2010; Reina-Bueno *et al.*, 2012). Pode ainda conferir estabilidade a enzimas e proteínas produzidas sob condições de seca, protegendo a integridade da membrana celular pela expressão do gene da trealose-6-fosfato sintase (Vílchez *et al.*, 2016). Curiosamente, o conteúdo de trealose tem sido fortemente associado à capacidade de alguns microrganismos de sobreviver em ambientes hostis, sendo produzido por algumas bactérias em condições muito secas, funcionando como um osmoprotetor, estabilizando enzimas e membranas desidratadas (Cheng *et al.*, 2007; Suárez *et al.*, 2008; Yang *et al.*, 2009). Orozco-Mosqueda *et al.* (2019) mostraram, usando diferentes mutantes, que o acúmulo de trealose produzida por *Pseudomonas* sp. UW4 protege plantas de tomate (*Lycopersicon esculentum* cv. Saladette) contra estresse hídrico e salino. Garg *et al.* (2002) desenvolveram com sucesso uma planta de arroz transgênica capaz de tolerar diferentes estresses abióticos pela superexpressão da fusão de dois genes da trealose, *OtsA* e *OtsB*. As plantas transgênicas superaram as plantas não transgênicas em relação ao crescimento, balanço mineral e danos foto-oxidativos sob condições simuladas de seca, frio e estresse salino. As linhagens transgênicas também acumularam 3 a 10 vezes mais trealose do que suas contrapartes não transgênicas. Pode-se concluir que a manipulação de genes biossintéticos da trealose de arroz aumentou a produção de trealose dependente de estresse, portanto, aumentou a tolerância das plantas a estresses abióticos (Gomes, *et al.*, 2022).

2.6.6. Biossíntese de exopolissacarídeos (EPS)

Os exopolissacarídeos (EPS), componentes dos biofilmes bacterianos, são polímeros de carboidratos e proteínas secretados por uma ampla variedade de BPCPs (Nouha *et al.*, 2016; Parada-Pinilla *et al.*, 2021). Alguns microrganismos possuem a habilidade de sintetizar e secretar diferentes EPS, como goma xantana e ácido hiarulônico, que têm sido amplamente utilizados na indústria de alimentos, medicina e cosméticos (Becker *et al.*, 1998; Liu *et al.*, 2011).

Em plantas, os EPS podem permanecer associados à parede celular, formando um biofilme hidrofílico ao redor das raízes das plantas, ou podem ser liberados nas células circundantes como biofilme extracelular, funcionando como uma camada adicional, hidratando a raiz e protegendo as plantas da dessecação e alta temperatura, assim como melhorando a agregação e a estrutura do solo. A presença de substâncias húmicas e ácidos nucleicos, como parte do EPS, também foi relatada em alguns estudos (Nguyen *et al.*, 2016; Nouha *et al.*, 2016).

Os EPS microbianos podem se ligar às partículas do solo formando micro e macroagregados, juntamente com as hifas de fungos, o que aumenta a estabilidade dos solos (Grover *et al.*, 2011). EPS liberados no solo agem como camadas protetoras dos agregados do solo por causa da formação de pontes de cátions, ligações de hidrogênio, forças de Van der Waals e mecanismos de adsorção de ânions (Gomes *et al.*, 2022).

As BPCPs produtoras de EPS podem aumentar significativamente o volume de poros e a agregação do solo da rizosfera, o que resulta em aumento da taxa de infiltração da água e redução da salinidade e aumento da condutividade hidráulica. Como consequência, ocorre o aumento na disponibilidade de água e nutrientes para as plantas, possibilitando maior tolerância ao estresse hídrico em razão da melhoria das condições do solo (Sandhya *et al.*, 2010; Upadhyay *et al.*, 2011). Solos sob déficit hídrico e elevada salinidade podem gerar excesso de radicais livres, que danificam lipídios, proteínas e DNA e, portanto, alteram a fisiologia das plantas (Ahmed *et al.*, 2015). Os EPS das BPCPs ligam-se a cátions, incluindo Na^+ , de modo que um aumento na densidade populacional de bactérias produtoras de EPS na zona radicular possa diminuir a concentração de Na^+ para as plantas e aliviar o estresse salino (Nunkaew *et al.*, 2015) e hídrico (Farooq *et al.*, 2012). Além disso, os EPS têm papel vital em uma variedade de processos, tais como formação de biofilme, proteção de

células bacterianas da dessecação ou outras condições de estresse, privação de nutrientes, manutenção de funções celulares e atividade antibacteriana, na biorremediação, além de auxiliar na fixação de nitrogênio ao evitar a alta concentração de oxigênio, promovendo ambiente propício para atuação do complexo enzimático da nitrogenase (Jha; Saraf, 2015).

Cepas de bactérias isoladas de milho (*Setaria italica* L.) e identificadas como *Pseudomonas fluorescens*, *Enterobacter hormaechei* e *P. migulae* foram capazes de produzir EPS e apresentaram tolerância à seca. A inoculação dessas cepas estimulou a germinação das sementes e o crescimento das plântulas de milho sob estresse hídrico (Gomes *et al.*, 2022). A cepa DR7 de *P. fluorescens* apresentou elevada produção de ACC desaminase e EPS, colonizando com eficiência o solo aderido à raiz, aumentando a umidade do solo e melhorando a relação solo aderente à raiz/tecido radicular. Esses resultados sugerem que estas cepas tolerantes à seca podem aumentar o crescimento da planta de milho sob condições de estresse hídrico e servir como bioinoculantes eficazes para sustentar a produção agrícola em regiões áridas (Niu *et al.*, 2018). Em outro estudo, o tratamento de sementes de feijão com a estirpe *B. amyloliquefaciens*, conhecida por produzir biofilme e elevada quantidade de EPS, levou à proteção contra estresse hídrico (Martins *et al.*, 2018). Sementes de milho tratadas com cepas bacterianas produtoras de EPS promoveram aumento do teor de umidade do solo, da biomassa vegetal, do comprimento de raiz, da parte aérea e da área foliar (Naseem; Bano, 2014). Yadav *et al.* (2018), depois de inocularem plantas de quiabo com rizóbio, observaram mitigação de seca por causa da melhoria da agregação do solo na rizosfera, por meio de produção de EPS. Os principais genes relacionados à produção de EPS são: *wecB*, *cysE*, *tagA*, *rpoN*, *crr* e o operon *eps* (Campbell *et al.*, 2000; Lazarevic *et al.*, 2002; ; Ulrike *et al.*, 2004; Potvin, *et al.*, 2008; Li *et al.*, 2019).

O operon *eps* é responsável por várias etapas da biossíntese de EPS, incluindo síntese, ligação e modificação de açúcares (Li *et al.*, 2019). O gene *wecB* codifica uma enzima chamada UDP-glucosil-transferase, que é necessária para a biossíntese de EPS (Campbell *et al.*, 2000). O gene *cysE* codifica uma enzima chamada 3-desoxi-d-manno-octulosona-6-fosfato transferase, que é necessária para a biossíntese de EPS. O EPS produzido por bactérias e rizobactérias pode conter diferentes açúcares, incluindo manose. A enzima codificada pelo gene *cysE* é responsável pela adição de manose ao EPS (Li *et al.*, 2019). O gene *tagA* codifica uma enzima chamada UDP-N-acetilglucosamina-2-epimerase, que é necessária para a biossíntese de EPS. O EPS

produzido por bactérias e rizobactérias pode conter diferentes açúcares, incluindo N-acetilglucosamina. A enzima codificada pelo gene *tagA* é responsável pela epimerização da N-acetilglucosamina (Lazarevic et al., 2002). Os genes *rpoN* e *crr* codificam proteínas reguladoras necessária para a biossíntese de EPS (Ulrike et al., 2004; Potvin, et al., 2008).

2.6.7. Formação de biofilme

Os biofilmes são constituídos por uma ou mais camadas de diferentes populações microbianas, formando uma matriz, e podem ser encontrados em quase todos os ambientes úmidos, onde o fluxo de nutrientes está disponível e a fixação a uma superfície é possível (Singh *et al.*, 2006; Flemming; Wingender, 2010). Os três componentes principais da matriz do biofilme foram identificados como EPS, DNA e proteínas, que podem ser liberados em diferentes proporções, dependendo das espécies bacterianas que a produzem (Flemming; Wingender, 2010).

A maioria dos microrganismos associa-se a superfícies através de biofilme, sendo a capacidade de formar comunidades multicelulares um comportamento adaptativo generalizado de bactérias, já que os biofilmes são relatados como protetores da comunidade microbiana contra estresses ambientais (Singh *et al.*, 2006; Flemming; Wingender, 2010), podendo também facilitar interações simbióticas e patogênicas com outros organismos. Estirpes de *Pseudomonas putida* colonizam superfícies radiculares e produzem estruturas semelhantes a biofilmes que protegem contra o estresse hídrico (Vurukonda *et al.*, 2016). Do mesmo modo, verificou-se que membros do grupo *Bacillus* também podem formar biofilme nas raízes, protegendo-as contra patógenos, além de promover o crescimento das plantas (Gou *et al.*, 2015) e diminuir os danos causados por estresses salino e hídrico (Kasim *et al.*, 2016; Wang *et al.*, 2019; Velloso *et al.*, 2021).

2.6.8. Biossíntese de sideróforos

Sideróforos são moléculas de baixo peso molecular, produzidas no metabolismo secundário celular e que apresentam potencial para quelar íons de ferro (Fe) presentes no ambiente e transportá-los através da membrana celular (Arora; Verma, 2017). Além do Fe, os sideróforos podem se ligar a outros metais como alumínio (Al), cádmio (Cd) e cobre (Cu) (Rajkumar *et al.*, 2010), sendo a transferência

do complexo de ferro-sideróforo para o citosol mais frequente que outros metais (Złoch *et al.*, 2016). Os sideróforos são produzidos por diferentes bactérias e fungos e são classificados em três classes principais: carboxilato, hidroxamato e catecolato, com base nas suas respectivas características estruturais, grupos funcionais e tipos de ligações (Arora; Verma, 2017).

Diversos fungos e bactérias presentes no ambiente, como BPCP, são reportados como produtores de sideróforos (Arora; Verma, 2017; Ribeiro *et al.*, 2018), que, ao disponibilizarem o ferro para planta, podem privar este nutriente para microrganismos patogênicos (mecanismo indireto de promoção de crescimento) (Sah *et al.*, 2016). Algumas bactérias melhoram o crescimento das plantas durante o estresse hídrico aumentando os níveis de Fe^{2+} (Zawadzka *et al.*, 2009), cujo acúmulo em plantas como a mandioca foi acompanhado por um aumento na taxa fotossintética e na biomassa, e também pode estar associado a maiores níveis de clorofila (Freitas *et al.*, 2015). Além disso, EPS e sideróforos produzidos por *Bacillus* durante a escassez de água podem impedir o movimento de íons tóxicos e ajustar o equilíbrio iônico e o transporte de água nos tecidos das plantas (Zhao, 2010).

2.6.9. Solubilização de fosfato

O fósforo (P) é o segundo nutriente essencial que mais limita o crescimento vegetal. Ele desempenha um papel importante em praticamente todos os processos metabólicos da planta, incluindo a fotossíntese e a respiração. Apesar de estar disponível no solo nas formas orgânica e inorgânica, o P é encontrado predominantemente (95-99%) em formas imobilizadas e precipitadas, enquanto as plantas absorvem apenas duas formas solúveis, o íon monobásico (H_2PO_4^-) e dibásico (HPO_4^{2-}) (Bhattacharyya e Jha, 2012; Nazir *et al.*, 2018).

Quando as plantas estão sob deficiência de P, elas apresentam um conjunto de mecanismos que visam aumentar a absorção de P e redistribuí-lo entre os diferentes órgãos, tecidos, células e organelas que mais necessitam para otimizar seu uso (Hernández *et al.*, 2015). Classicamente, o estudo das respostas das plantas à deficiência de P tem se concentrado principalmente nas raízes, estudando como as plantas modificam a disponibilidade de P no substrato secretando e acumulando fosfatases ácidas, nucleases ou ácidos orgânicos, entre outros; em como as plantas aumentam os esforços de mineração de P modificando a arquitetura radicular e a

micorrização; e em como as plantas otimizam a absorção e o transporte de P ajustando a atividade de transportadores, durante a deficiência de P (Ha e Tran, 2014).

As raízes são o centro da detecção, sinalização e resposta da deficiência de P. Alguns dos sintomas mais bem descritos dessa condição são a diminuição da relação parte aérea/raiz, o aumento do crescimento das raízes laterais em detrimento da raiz primária e o estabelecimento de micorrizas (Niu et al., 2013). No entanto, além das raízes, os tecidos fotossintéticos também apresentam sintomas importantes de deficiência de P, incluindo um crescimento global reduzido, um acúmulo de antocianinas e perda de clorofila, os dois últimos ocorrendo preferencialmente em tecidos e órgãos mais velhos (Marschner, 2012). Baixos níveis de P e mecanismos de redistribuição levam a um desequilíbrio entre a capacidade das plantas de processar a energia luminosa e o rendimento luminoso, o que, por sua vez, pode causar estresse foto-oxidativo (Hernández et al., 2015).

Para suprir a deficiência de P nos solos, ocorrem aplicações frequentes de fertilizantes fosfatados sintéticos nos campos agrícolas, porém as plantas absorvem baixas quantidades destes compostos e os demais são rapidamente convertidos em complexos insolúveis (Bruto *et al.*, 2014). Neste contexto, as BPCP associadas à atividade de solubilização de fosfato são capazes de fornecer o P a partir de fontes insolúveis ou parcialmente solúveis por meio de diferentes mecanismos (Khan *et al.*, 2007), tais como a liberação de compostos de dissolução mineral, como prótons, íons de hidroxila, sideróforos, CO₂ e ácidos orgânicos, como o ácido glucônico, o qual requer glicose desidrogenase e seu cofator pirroloquinolina para ser expresso; além da liberação de enzimas extracelulares, como as fosfatases, para a mineralização do fosfato na forma orgânica (Glick, 2012; Khan *et al.*, 2017).

2.6.10. Fixação de nitrogênio

O nitrogênio (N) é um dos principais fatores limitantes para o crescimento e produtividade das plantas. Cerca de 78% do N está na atmosfera em forma de N₂ e indisponível para ser assimilado diretamente pelas plantas, sendo necessária sua conversão em amônia. No entanto, as plantas não são capazes de reduzi-lo diretamente e bactérias fixadoras de nitrogênio, denominadas diazotróficas, utilizando um sistema enzimático complexo realizam essa conversão (Mus *et al.*, 2016). As bactérias diazotróficas fornecem N₂ às plantas por mecanismos simbióticos ou não-simbióticos (Dai *et al.*, 2014; Remigi *et al.*, 2016). Para fixação biológica de nitrogênio

é necessária a expressão coordenada de vários genes do operon *nif* para a síntese da nitrogenase (Dai *et al.*, 2014; Remigi *et al.*, 2016; Xie *et al.*, 2016), como os envolvidos na ativação da Fe-proteína, na biossíntese de cofator de ferro-molibdênio, na doação de elétrons, além dos genes ligados diretamente à síntese e atividade da nitrogenase (Glick, 2012; Bruto *et al.*, 2014).

2.6.11. Desenvolvimento da raiz

As BPCPs podem influenciar o crescimento e a arquitetura radicular, permitindo que as plantas tolerem o estresse hídrico (Ngumbi; Kloepper, 2016). As mudanças mediadas por bactérias na elasticidade das membranas das células radiculares são um dos primeiros passos para aumentar a tolerância ao déficit hídrico (Dimkpa *et al.*, 2009). As BPCPs melhoram a estabilidade das membranas celulares das plantas, ativando o sistema de defesa antioxidante, aumentando a tolerância à seca nas plantas (Gusain *et al.*, 2015). Rizobactérias influenciam o crescimento e a diferenciação das células radiculares e aumentam a densidade de pelos na raiz, aumentando o número de células corticais em torno do eixo radial, proporcionando indiretamente uma maior área de superfície para as células epidérmicas formadoras de pelos radiculares (Cohen *et al.*, 2008; Salomon *et al.*, 2014). Um estudo em casa de vegetação conduzido por El Zembrany *et al.* (2007) mostrou que plantas de milho inoculadas com *Azospirillum lipoferum* aumentaram o número de raízes e comprimento radicular. Rizobactérias também são capazes de produzir compostos orgânicos voláteis que induzem a divisão nas células da raiz lateral, que se diferenciam ainda nos primórdios foliares. Um estudo concluiu que as alterações radiculares causadas por BPCPs aumentam a absorção de água e nutrientes, aumentando a superfície total da raiz (Timmusk *et al.*, 2014).

Plantas inoculadas com BPCPs sob diferentes níveis de irrigação e de fertilidade do solo apresentam morfologia radicular diferente (Lin *et al.*, 2020). A mistura de quatro BPCP (*Bacillus safensis*, *B. altitudinis*, *Lysinibacillus xylanilyticus* e *Paenibacillus peoriae*) aumentou significativamente o comprimento da raiz. A mistura de cepas de BPCPs levou a uma maior área de superfície radicular, volume total e comprimento específico da raiz de sorgo (*Sorghum bicolor*). A inoculação de *Bacillus* sp. em sorgo sob estresse hídrico resultou em aumento da umidade do solo, no comprimento da parte aérea, e peso seco da raiz, melhorando assim o crescimento de plântulas de sorgo (Grover *et al.*, 2014; Calvo *et al.*, 2017; El Zembrany *et al.*, 2007).

Trabalhos da Embrapa Milho e Sorgo mostraram que plântulas de milho inoculadas com a estirpe de *B. megaterium* B119 apresentaram maior volume de raízes superfinais do que as plantas inoculadas com a estirpe de *B. thuringiensis* B116 e o controle negativo não inoculado. Por outro lado, quando as plântulas foram inoculadas com ambas as estirpes e submetidas ao estresse osmótico (PEG 6000 10%), houve aumento na área de superfície de raízes mais grossas e no peso seco da raiz em relação às plântulas controle não inoculadas. Os resultados indicaram que quando as plântulas de milho foram inoculadas e submetidas ao estresse osmótico induzido por PEG houve redução da área superficial de raízes superfinais e aumento das raízes mais grossas. Esse remodelamento radicular levou a uma menor perda do peso seco total, quando comparado ao controle não inoculado submetido ao estresse osmótico (Velloso *et al.*, 2020).

2.6.12. Mecanismos indiretos

O principal mecanismo indireto de promoção de crescimento presente em BPCP é a atuação como agentes de biocontrole (Glick, 2012). Em geral, a competição por nutrientes e a produção de metabólitos antimicrobianos são os principais modos de ação desse mecanismo. Além disso, a interação de algumas BPCPs com as raízes ou tecidos das plantas pode resultar na resistência contra patógenos, fenômeno chamado de resistência sistêmica induzida (RSI). A RSI envolve a sinalização de jasmonato e etileno dentro da planta e esses hormônios estimulam as respostas de defesa da planta hospedeira contra uma variedade de patógenos (Glick, 2012). Muitos componentes bacterianos individuais induzem a RSI, tais como lipopolissacarídeos, flagelos, sideróforos, lipopeptídeos cíclicos, 2,4-diacetilfloroglucinol, homoserina, lactonas e compostos orgânicos voláteis como, acetoína e 2,3-butanodiol (Nazir *et al.*, 2018). Alguns dos genes envolvidos em mecanismos indiretos são responsáveis pela produção de acetoína, budAB, e 2,3-butanodiol, budC (Shankar *et al.*, 2012; Khan *et al.*, 2017), os quais estão relacionados à RSI em plantas e alongamento das raízes. Além destes, a produção de quitinase (chiA-chiO), fenazina (phzABCDEFGG) e ácido cianídrico (hcnABC), também estão relacionados ao controle de fitopatógenos (Loper e Gross, 2007; Pathma *et al.*, 2011).

2.7. SEQUENCIAMENTO E ANÁLISE DOS GENOMAS DE BPCPs

Avanços recentes em tecnologias de sequenciamento de DNA, como Illumina (Solexa), Ion Torrent, PacBio Biosciences e Oxford Nanopore estão viabilizando, pela redução do custo por base sequenciada, o sequenciamento de genomas completos de microrganismos benéficos como as BPCP e a caracterização do conteúdo total de genes, estrutura do genoma e estudos *in silico* de fisiologia, ecologia e evolução (Qin *et al.*, 2015; Chaudhry *et al.*, 2017; Khan *et al.*, 2017; Ma *et al.*, 2018). Além disso, com a utilização de ferramentas de bioinformática, é possível realizar a anotação do genoma, a construção de vias metabólicas e análises comparativas do genoma para a elucidação dos mecanismos de promoção de crescimento de plantas (Ahmed, 2009; Berendsen *et al.*, 2015).

O sequenciamento Illumina HiSeq 4000 é uma técnica de sequenciamento de nova geração que permite a obtenção de grandes quantidades de dados genômicos de alta qualidade em um curto espaço de tempo e a um custo relativamente baixo. Essa técnica tem sido amplamente utilizada no sequenciamento de genomas bacterianos, o que tem contribuído significativamente para o avanço do estudo da genética e biologia molecular de bactérias. Algumas das principais vantagens do sequenciamento Illumina para o sequenciamento de genomas bacterianos incluem alta cobertura, alta resolução, alta precisão e a possibilidade de detecção de variantes genéticas (Bankevich, *et al.*, 2012; Warr, *et al.*, 2015; Quainoo, *et al.*, 2017). Dentre os principais benefícios do uso do sequenciamento Illumina para o estudo de bactérias promotoras de crescimento de plantas, destacam-se a possibilidade de identificar novos genes com potencial agrônômico e a possibilidade de avaliar a diversidade genética desses microrganismos em diferentes condições ambientais (Rodriguez, *et al.*, 2004; Kwak, *et al.*, 2009; Sugawara, *et al.*, 2013).

A primeira BPCP gram-positiva a ter o genoma completamente sequenciado foi *Bacillus amyloliquefaciens* subsp. *plantarum*, FZB42T em 2007 (Chen *et al.*, 2007). Posteriormente, diversos genomas do gênero *Bacillus* foram disponibilizados (Niazi *et al.*, 2014; Ambrosini *et al.*, 2015; Batista *et al.*, 2016; Egidi *et al.*, 2016; Kavamura *et al.*, 2017; Kim *et al.*, 2017; Wang *et al.*, 2017; Ma *et al.*, 2018; Vílchez *et al.*, 2018; Zhang *et al.*, 2018; Huang *et al.*, 2019), além de genomas de bactérias de outros gêneros como *Azospirillum*, *Rhizobium*, *Agrobacterium* (Alphaproteobacteria), *Azoarcus*, *Burkholderia* (Betaproteobacteria), *Enterobacter*, *Klebsiella*, *Pantoea*,

Pseudomonas e *Serratia* (Bruto *et al.*, 2014; Chen *et al.*, 2015; Lim *et al.*, 2015; Adam *et al.*, 2016; See-Too *et al.*, 2016; Khan *et al.*, 2017; Zekic *et al.*, 2017).

O sequenciamento do genoma da cepa JX285 de *B. megaterium*, isolada a partir de uma amostra de solo rizosférico, capaz de solubilizar fósforo inorgânico e promover o crescimento das plantas, mostrou a presença de genes associados à produção de ácidos orgânicos, além de genes que codificam a fosfatase alcalina e a frutose-1,6-bisfosfatase, indicando as possíveis rotas relacionadas a solubilização de fosfato (Huang *et al.*, 2019). Da mesma forma, *B. flexus* KLBMP 4941, endófito halotolerante isolado do halófito *Limonium sinense*, é capaz de promover o crescimento de plântulas hospedeiras sob condições de estresse salino. Foram encontrados em seu genoma genes relacionados à promoção do crescimento de plantas, como aqueles associados à fixação de nitrogênio, sideróforo, síntese de espermidina e acetoína, e alguns genes responsáveis pela alta tolerância à salinidade, como genes associados ao antiporte Na^+/H^+ , transportador de glicina, betaína e betaína aldeído desidrogenase corroborando os dados obtidos *in vivo*. A análise deste genoma forneceu uma melhor compreensão dos mecanismos subjacentes à promoção do crescimento de plantas inoculadas com a cepa KLBMP 4941 sob condições de estresse salino e sua capacidade de se adaptar a habitats com alto teor de sal (Zhang *et al.*, 2018).

A bactéria *Herbaspirillum seropedicae* SmR1 é capaz de colonizar a superfície das raízes de diversas plantas e promover o crescimento vegetal em condições de estresse hídrico. A análise do genoma dessa bactéria permitiu a identificação de genes envolvidos na produção de metabólitos secundários com atividades promotoras de crescimento, bem como genes envolvidos na fixação biológica de nitrogênio (Baldani *et al.*, 2007).

A bactéria *Azospirillum brasilense* também teve o seu genoma sequenciado em 2011. Esta espécie também é capaz de colonizar a superfície das raízes de diversas plantas e promover o crescimento vegetal em condições de estresse hídrico. A análise do genoma dessa bactéria permitiu a identificação de genes envolvidos na resposta ao estresse osmótico (Wisniewski-Dyé *et al.*, 2011).

3. OBJETIVO

Caracterizar o genoma de cinco estirpes de *Bacillus* da Coleção de Microrganismos Multifuncionais da Embrapa Milho e Sorgo isoladas da Caatinga para predição de genes relacionados à promoção de crescimento de plantas, principalmente relacionados à tolerância ao estresse hídrico.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1. ANÁLISE GENÔMICA

4.1.1. Sequenciamento dos genomas das estirpes de *Bacillus*

Para sequenciamento do genoma, foram selecionadas cinco estirpes de *Bacillus* (6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11) depositadas na Coleção de Microrganismos Multifuncionais da Embrapa Milho e Sorgo. Estas estirpes foram isoladas de solo coletado em diferentes localidades do Estado do Ceará em regiões da Caatinga (Tabela S1), e selecionadas para sequenciamento genômico com base na caracterização de mecanismos associados à promoção de crescimento de plantas (Godinho *et al.*, 2019; Godinho, 2020). As cinco estirpes são capazes de crescer em meio de cultura com baixa atividade de água (520 g L^{-1} de sorbitol), e três estirpes (6E9, 5D5 e 1H10) apresentaram formação de colônias mesmo na concentração de 780 g L^{-1} de sorbitol. Todos os cinco isolados selecionados em meio de cultura com restrição hídrica são eficientes na produção de EPS *in vitro*, produzem sideróforos quando cultivadas em meio cromo azurol S (CAS) com pH neutro. Dentre as estirpes de *Bacillus* avaliadas no presente estudo, apenas a estirpe 1A11 não cresceu no meio de cultura NFb semissólido livre de nitrogênio, sugerindo que as demais cepas são mais eficientes na utilização de Nitrogênio (Godinho, 2020).

As estirpes bacterianas foram inoculadas em meio caldo triptona soja (TSB) e incubados a 28°C por 24 h. A extração de DNA genômico foi realizada utilizando o Kit Wizard Genomic DNA Purification (Promega, EUA) de acordo com as recomendações do fabricante e quantificado no Qubit® 2.0 fluorometer (Life Technologies, EUA). Os genomas das estirpes foram sequenciados na plataforma Illumina HiSeq 4000 (Illumina, San Diego, CA, EUA) no Beijing Genomics Institute - BGI (Shenzhen, China), usando a estratégia 150 paired-end. O DNA genômico foi fragmentado aleatoriamente para construção de duas bibliotecas através de um ultrassonador Bioruptor (Diagenode, Denville, NJ, EUA) e métodos físico-químicos. As bibliotecas de fragmentos *paired end* foram sequenciadas de acordo com o protocolo do sistema Illumina HiSeq 4000. Leituras brutas de baixa qualidade foram descartadas. As *reads* foram preparadas para montagem utilizando o programa Trimmomatic para dados Illumina NGS (Galaxy Version 0.38.0). Após a trimagem, a qualidade das reads foi verificada utilizando o software FastQC (Galaxy Version 0.73+galaxy0), eliminando

reads com qualidade inferior a 20 no índice de qualidade Phred. As reads foram montadas usando o software SPAdes (Bankevich et al., 2012) para a montagem do genoma, e o software plasmidSPAdes foi utilizado para montagem dos plasmídeos. As análises de qualidade de montagem e completude gênica do genoma foram realizadas utilizando os programas QUAST (<https://quast.sourceforge.net/quast>) e BUSCO (Benchmarking Universal Single Copy Orthologs - <https://gitlab.com/ezlab/busco>), respectivamente (Noori *et al.* 2021). As sequências do genoma foram reordenadas de acordo com genomas de referência (Tabela 1), extraído do banco de dados do NCBI, utilizando o programa MAUVE versão 2.4.0 (Darling *et al.* 2004).

Tabela 1. Genomas de referência utilizados para alinhamento das sequências genômicas.

Espécie	Cepa	Genoma de referência	NCBI - ID
<i>Bacillus velezensis</i>	6E9	<i>B. velezensis</i> JS25R	RefSeq GCF_000769555.1
<i>B. velezensis</i>	5D5	<i>B. velezensis</i> JS25R	RefSeq GCF_000769555.1
<i>B. subtilis</i>	1H10	<i>B. subtilis subsp. subtilis</i> 168	RefSeq GCF_000009045.1
<i>B. subtilis</i>	2E7	<i>B. subtilis subsp. Subtilis</i> 168	RefSeq GCF_000009045.1
<i>B. subtilis</i>	1A11	<i>B. subtilis subsp. subtilis</i> 168	RefSeq GCF_000009045.1

4.1.2. Análise funcional e estrutural do genoma das estirpes de *Bacillus*

As sequências genômicas foram anotadas usando o software para anotação rápida do genoma procariótico (PROKKA) versão 1.8 e o software RAST versão 2.0 (Rapid Annotation using Subsystem Technology) (Seemann, 2014; Aziz *et al.*, 2008; Overbeek *et al.*, 2014). A anotação funcional foi realizada utilizando os softwares Protein ANnotation with Z-scoRE - PANNZER (Koskinen *et al.*, 2015), e anotação manual via Blastp de genes de promoção de crescimento relatados na literatura. Anotações funcionais adicionais com as bases de dados biológicos COG (Cluster of Ortholog Groups) e KO (KEGG Orthology) foram realizadas agrupando os genes em grupos ortólogos e categorias funcionais, utilizando os programas eggNOG, BlastKOALA (Huerta-Cepas *et al.*, 2017) e antiSMASH (Blin *et al.*, 2021). Para todos os softwares, nenhum dos parâmetros padrão foram alterados.

4.2. ANÁLISE FILOGENÉTICA DAS ESTIRPES

A análise filogenética foi realizada com base no genoma completo, utilizando o software TYGS, Type (Strain) - Genome Server, <https://tygs.dsmz.de> (Kolthoff &

Göker, 2019). O programa TYGS fornece uma abordagem integrada da taxonomia baseada no genoma, juntando recursos como um banco de dados abrangente dos genomas de cepas "tipo" de espécies e subespécies com nomes validamente publicados, detecção automática de genomas parentais mais próximos e métodos baseados em todo o genoma para filogenia e classificação. A montagem da árvore filogenética foi realizada em duas etapas. A primeira etapa consistiu em inserir apenas as cinco estirpes para a realização da filogenia automática baseada no banco de dados do programa. Com base na primeira montagem, foi realizada a construção final da árvore filogenética com a inserção manual de 30 genomas completos obtidos de bancos de dados públicos, a fim de evidenciar melhor a relação entre as estirpes.

A inserção manual dos genomas na árvore filogenética foi realizada utilizando cinco genomas de *Priestia* (*P. taiwanensis* CGMCC 1.12698, *P. flexa* SSAI1, *P. megaterium* B119, *P. aryabhatai* K13, *P. koreensis* DSM 16467); oito genomas de *Bacillus velezensis* (*B. velezensis* B25, *B. velezensis* FKM10, *B. velezensis* G341, *B. velezensis* JS25R, *B. velezensis* KCTC 13012, *B. velezensis* L-H15, *B. velezensis* M75, *B. velezensis* S3-1); três genomas de *Bacillus amyloliquefaciens* (*B. amyloliquefaciens* B425, *B. amyloliquefaciens* HK1, *B. amyloliquefaciens* ATCC 23350); quatro genomas de *Bacillus thuringiensis* (*B. thuringiensis* 147, *B. thuringiensis* ATCC 10792, *B. thuringiensis* ATCC 35646, *B. thuringiensis* B116); quatro genomas de *Bacillus anthracis* (*B. anthracis* A2084, *B. anthracis* CZC5, *B. anthracis* SK-102, *B. anthracis* STI-1); e seis genomas de *Bacillus subtilis* (*B. subtilis* LK22, *B. subtilis* SG6, *B. subtilis* B4073, *B. subtilis* ATCC 11774, *B. subtilis* ATCC 21228, *B. subtilis* C3).

5. RESULTADOS

5.1. ANÁLISE GENÔMICA E FILOGENÉTICA DAS ESTIRPES DE *Bacillus*

Os genomas das estirpes bacterianas 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11 geraram um total de *reads* que variaram de $1,35 \times 10^7$ a $1,36 \times 10^7$, com um comprimento médio de 150 pares de bases (pb). Todas as *reads* das cinco estirpes foram montadas pelo software SPAdes para montagem dos genomas e pelo software plasmidSPAdes para montagem dos plasmídeos. Os genomas tiveram seus tamanhos variando de $3,89 \times 10^6$ a $4,28 \times 10^6$ pb, com cobertura variando de 453 a 499 vezes (Tabela 2). O conteúdo GC variou de 43,59% a 46,54%. O reordenamento das sequências genômicas permitiu a análise do genoma com base na correta posição das sequências (Figura 2, Figura 3, Figura 4).

Tabela 2. Análise da qualidade de montagem do genoma cinco estirpes de bactérias promotoras de crescimento de plantas (6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11)

Montagem	Estirpe				
	6E9	5D5	1H10	2E7	1A11
# Contigs (≥ 0 pb)	42	27	34	23	35
# Contigs (≥ 1000 pb)	16	16	12	10	11
Total length (≥ 0 pb)	3988266	3894451	4045220	4090212	4285006
Total length (≥ 1000 pb)	3981072	3890131	4038757	4085468	4276844
Largest contig	1300164	1009744	2101641	2082097	1156853
GC (%)	46,37	46,54	43,71	43,68	43,9
N50	475082	703010	2101641	2082097	1144601
N75	258254	405717	1057327	1072156	947072
L50	3	3	1	1	2
L75	5	4	2	2	3
# Total reads	13606800	13623596	13596210	13576868	13544004
Mapped (%)	99,04	99,01	98,85	98,82	98,97
Properly paired (%)	97,58	97,57	97,29	97,22	97,44
Avg. Coverage depth	489	499	480	476	453
Coverage $\geq 1x$ (%)	100	100	100	100	100
N's per 100 kbp	2,36	2,47	0,00	2,37	4,27

Todas as estatísticas são baseadas em contigs de tamanho ≥ 150 pb, salvo indicação em contrário (por exemplo, "# contigs (≥ 0 pb)" e "Total length (≥ 0 pb)" incluem todos os contigs).



Figura 2. Reordenamento das seqüências comuns entre os genomas das estirpes de *Bacillus velezensis* 6E9 e 5D5, com o genoma de referência *Bacillus velezensis* JS25R, extraído do banco de dados do NCBI, utilizando o programa MAUVE versão 2.4.0 (Darling et al. 2004).

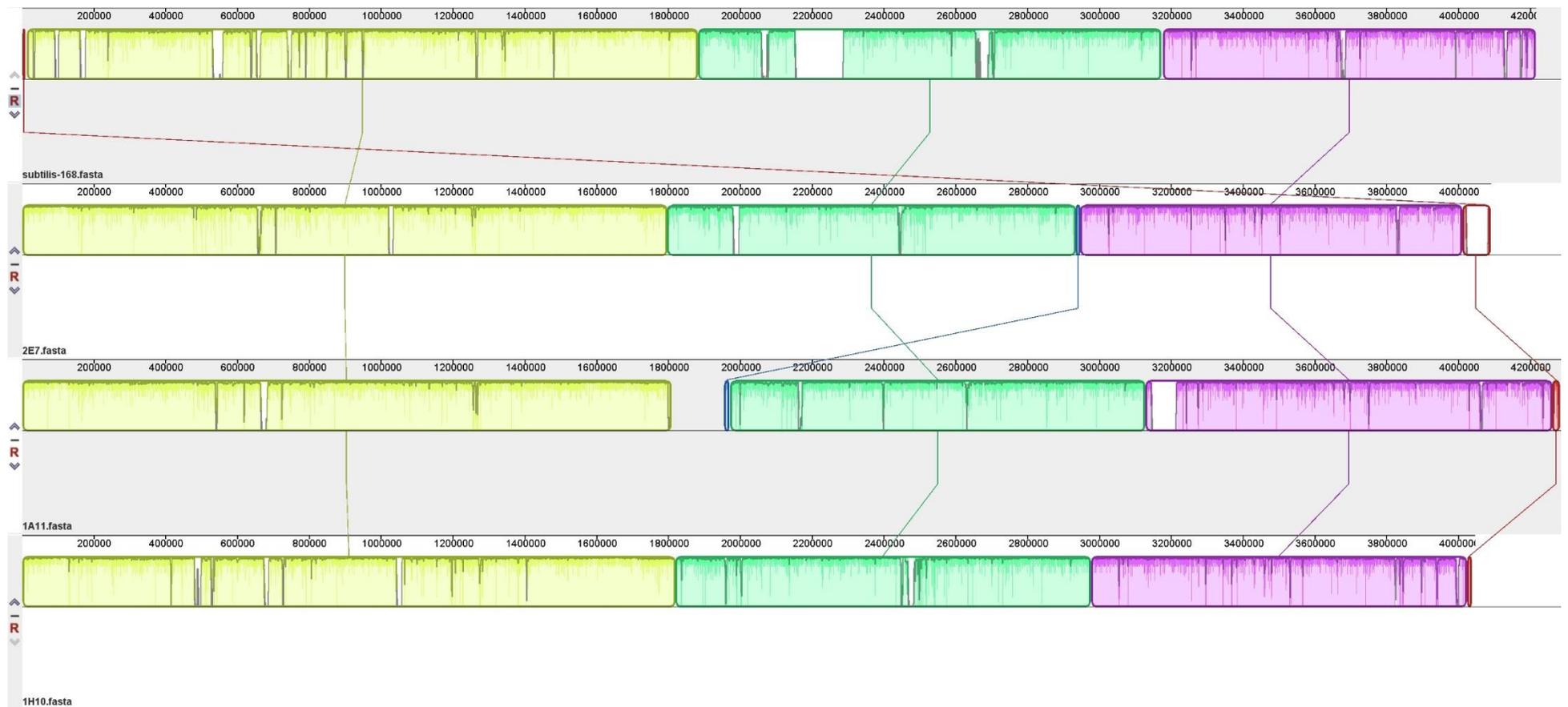


Figura 3. Reordenamento das seqüências comuns entre os genomas das estirpes de *Bacillus subtilis* 2E7, 1A11 e 1H10, com o genoma de referência *Bacillus subtilis* 168, extraído do banco de dados do NCBI, utilizando o programa MAUVE versão 2.4.0 (Darling et al. 2004).

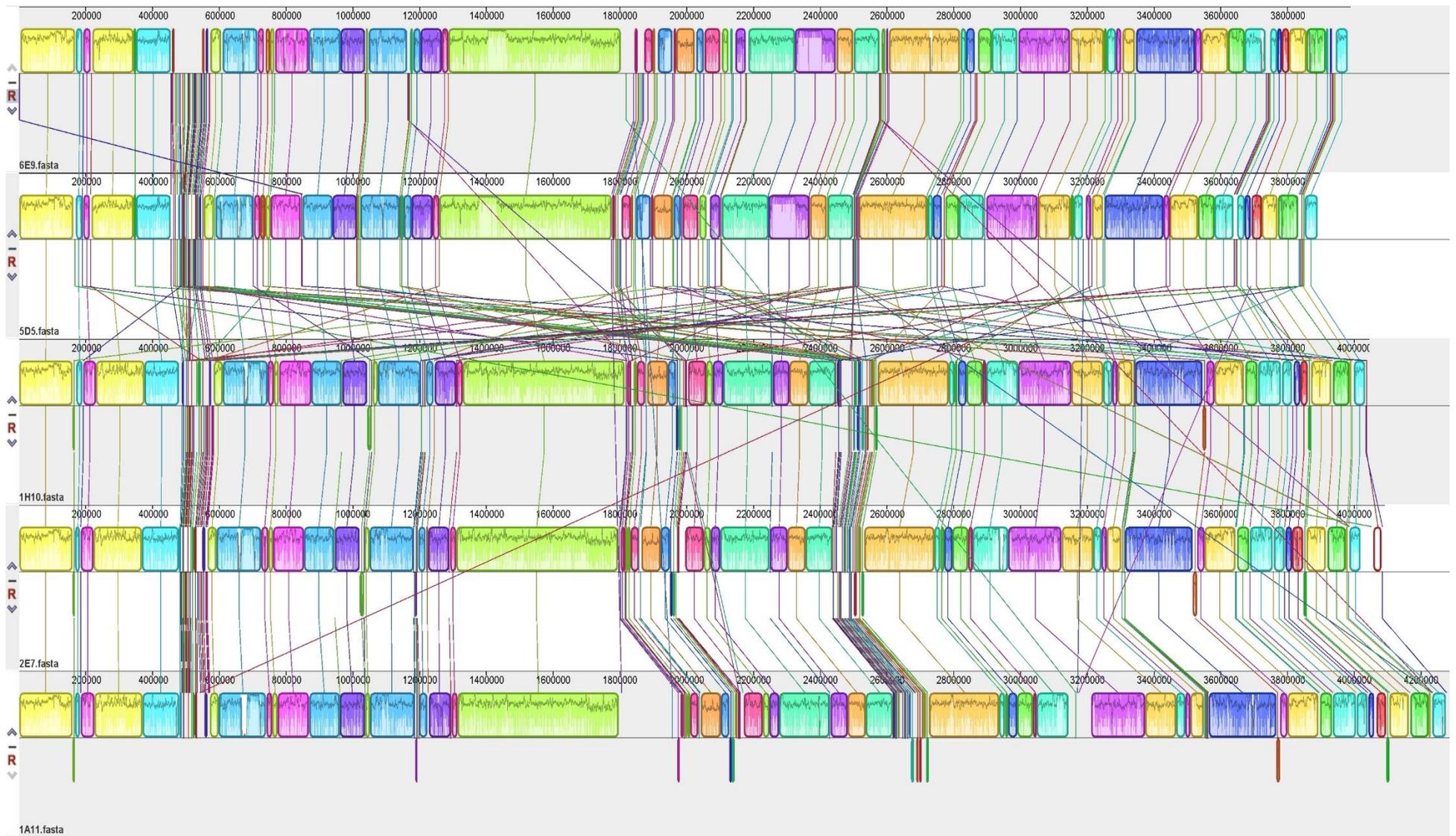


Figura 4. Reordenamento das sequências comuns entre os genomas das estirpes 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, de acordo com genomas de referência, extraídos do banco de dados do NCBI, utilizando o programa MAUVE versão 2.4.0 (Darling *et al.* 2004).

Após a anotação, a quantidade das sequências codificadoras (CDS) variou de 3950 a 4538 entre as cinco estirpes. O número de sequências que apresentaram genes com função atribuída variou de 3018 a 3264, e sem função atribuída variou de 955 a 1274 (Figura 5). O número total de genes com função atribuída presentes concomitantemente nas cinco estirpes é de 2869. Os diagramas de Venn da Figura 6, mostram a quantidade de genes com (A) e sem (B) função atribuída, respectivamente, presentes em uma ou mais estirpes concomitantemente.

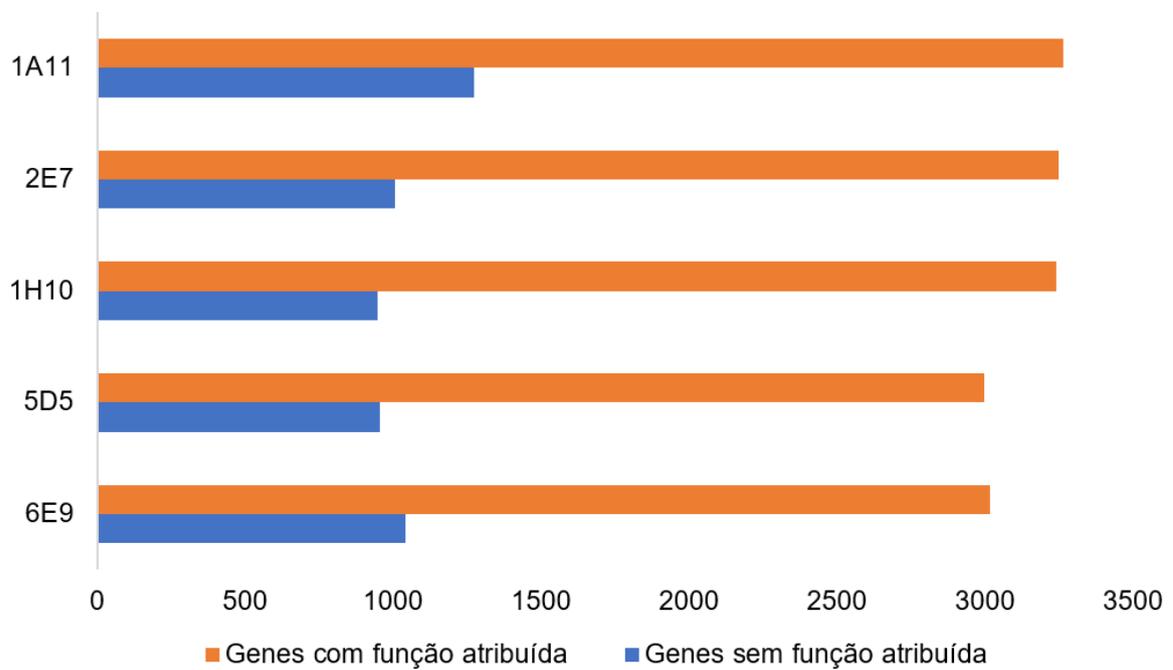
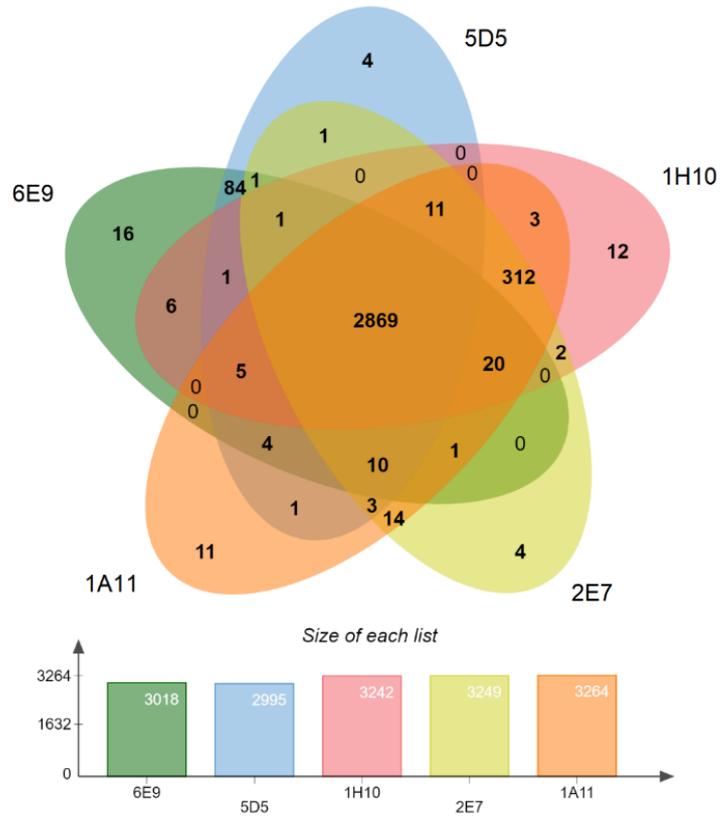


Figura 5. Número de genes com e sem função atribuída das estirpes de *Bacillus* (1A11, 2E7, 1H10, 5D5, 6E9).

A



B

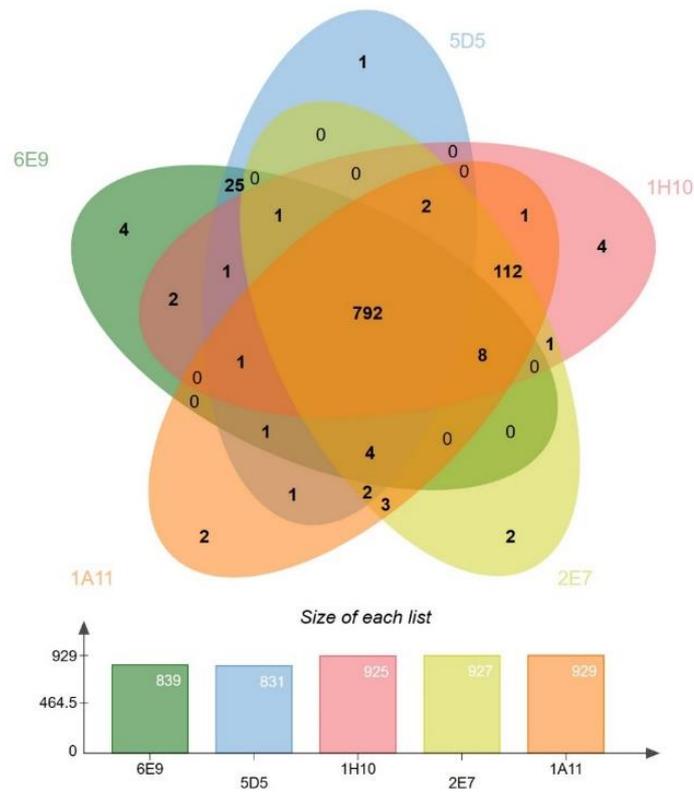


Figura 6. Diagrama de Venn apresentando o número total de genes com (A) e sem (B) função atribuída das estirpes 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11.

A categorização funcional realizada no software eggNOG apresentou um número semelhante de sequências codificadoras nos cinco genomas, considerando as diferentes categorias funcionais (Figura 7). As categorias funcionais de metabolismo apresentaram maior número de CDS, como as relacionadas ao transporte e metabolismo de carboidratos, aminoácidos, íons inorgânicos e derivados. Os softwares Prokka, RAST e eggNOG também foram utilizados para anotação dos genes presentes nos plasmídeos, na qual o número de sequências codificadoras variou de maneira considerável (Figura 8). Na estirpe 6E9 não houve predição de sequências de plasmídeo. Na anotação dos plasmídeos das demais estirpes, não houve presença de genes relacionados à promoção de crescimento de plantas, com exceção ao plasmídeo da estirpe 5D5, onde constatou-se a presença dos genes *opuAA*, *opuAB*, *opuAC*, relacionados à biossíntese de glicina e betaína.

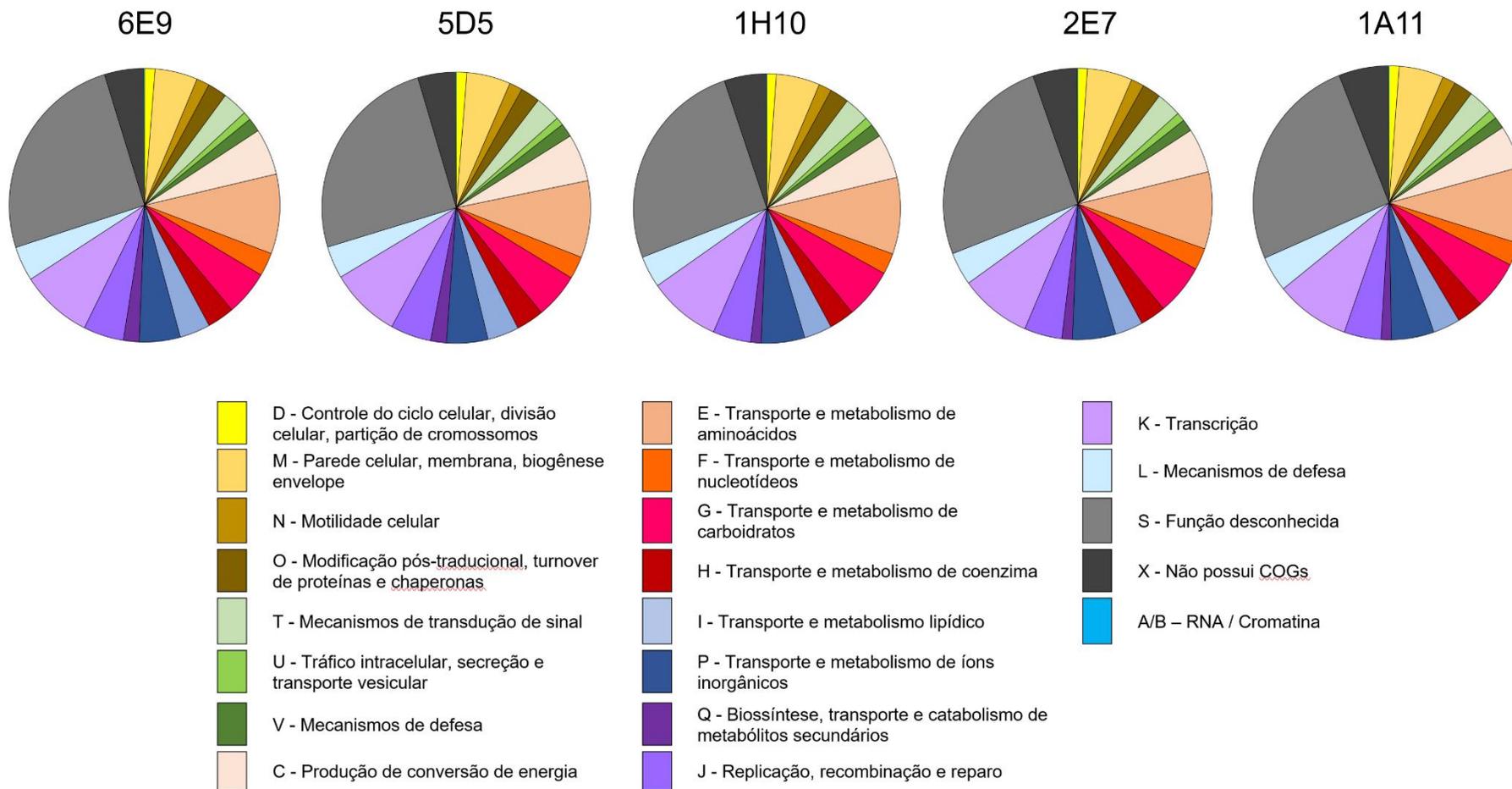


Figura 7. Classificação funcional de genes codificadores de proteínas das estirpes 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, promotoras de crescimento de plantas.

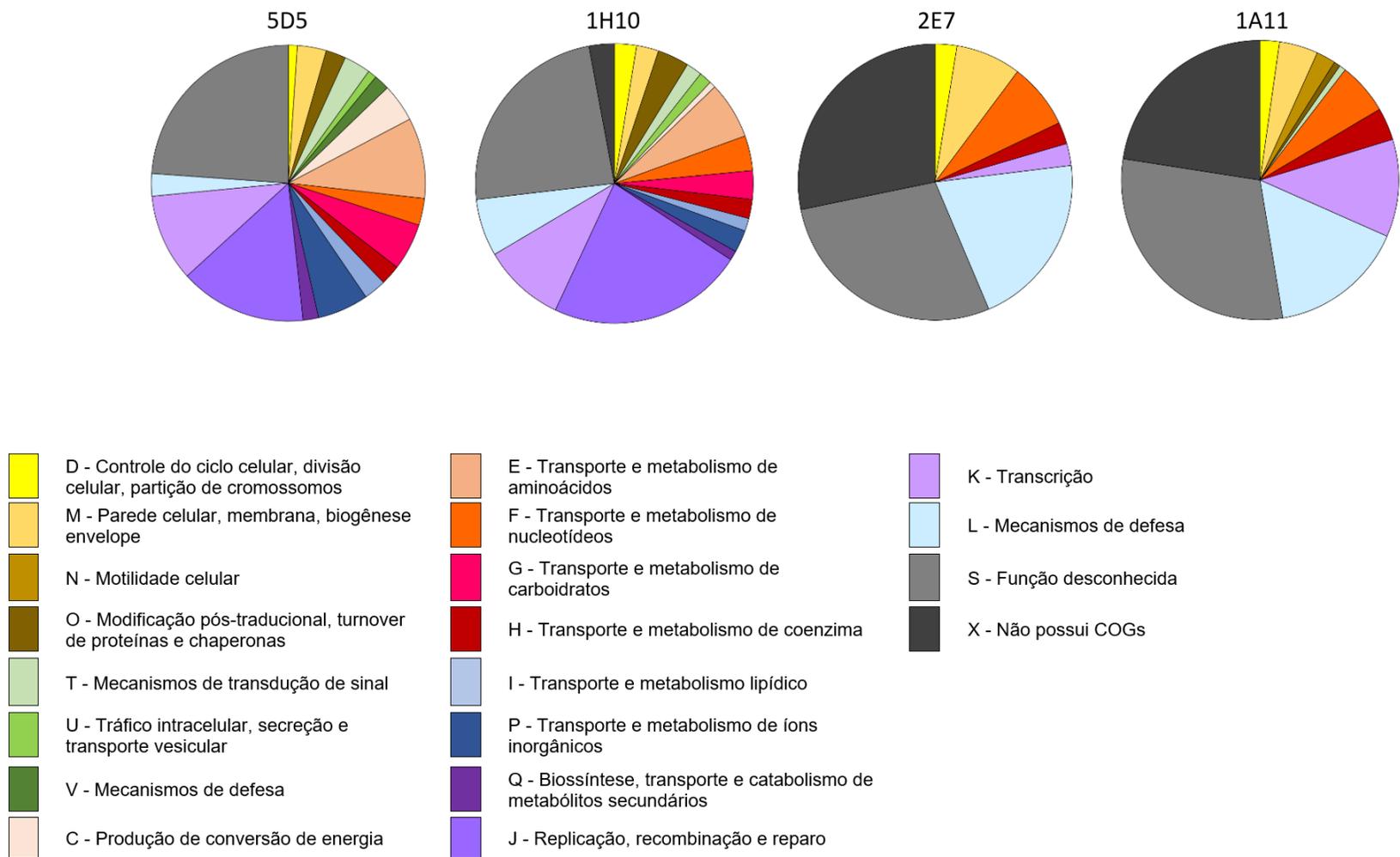


Figura 8. Classificação funcional de genes codificadores de proteínas presentes nos plasmídeos das estirpes 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11.

A árvore filogenética baseada no genoma completo revelou que as estirpes 6E9 e 5D5 agruparam com as espécies de *Bacillus velezensis*, enquanto as estirpes 2E7, 1A11 e 1H10 agruparam com as espécies de *Bacillus subtilis* (Figura 9). As espécies identificadas como *B. subtilis* apresentaram um menor percentual de GC. Na terceira coluna está representada a estatística delta para avaliação da precisão filogenética em termos de semelhanças, variando a intensidade da cor vermelha, ficando mais intensa à medida em que aumenta o índice. Quanto menor o valor delta, maior a precisão. Desse modo, é possível concluir que a caracterização das estirpes obteve uma boa precisão. A quarta coluna representa tamanho do genoma, variando o tamanho da barra horizontal na cor preta, à medida em que aumenta o tamanho do genoma. A quinta coluna representa a contagem de proteínas, variando o tamanho da barra horizontal na cor marrom, à medida em que aumenta a contagem de proteínas.

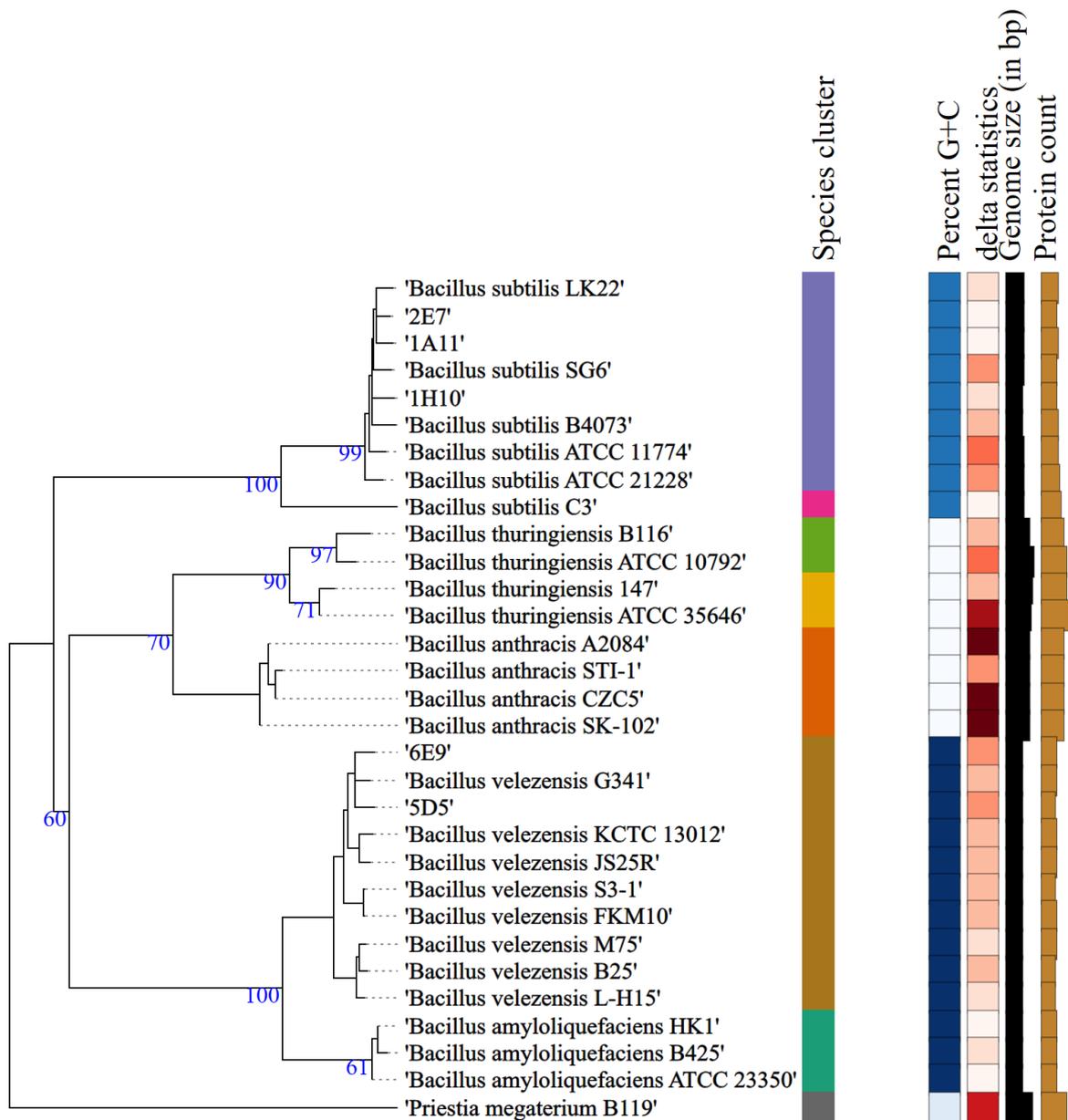


Figura 9. Árvore filogenética gerada com o software TYGS, baseada em genoma completo, mostrando a relação entre as espécies do gênero *Bacillus*. As estirpes 6E9 e 5D5 agruparam-se com as espécies de *Bacillus velezensis*, enquanto as estirpes 2E7, 1A11 e 1H10 agruparam-se com as espécies de *Bacillus subtilis*. As colunas, da esquerda para a direita, representam os grupos de mesma espécie (variação de cor para cada grupo), percentual de conteúdo GC (variação da intensidade de cor, ficando mais intensa à medida em que aumenta o percentual), estatística delta para avaliação da precisão filogenética em termos de semelhança (variação da intensidade de cor, ficando mais intensa à medida em que aumenta o índice; quanto menor o valor delta, maior a precisão), tamanho do genoma (variação do tamanho da barra horizontal à medida em que aumenta o tamanho do genoma), e contagem de proteínas (variação do tamanho da barra horizontal à medida em que aumenta a contagem de proteínas).

5.2. GENES RELACIONADOS À PROMOÇÃO DE CRESCIMENTO DE PLANTAS SOB ESTRESSE HÍDRICO

Em todas as estirpes de *Bacillus* analisadas foram encontrados genes relacionados ao estresse oxidativo (Tabela S2), metabolismo e aquisição de ferro (Tabela S3), resistência a antibióticos (Tabela S4), motilidade e quimiotaxia (Tabela S5), produção de exopolissacarídeos (Tabela S6), produção de ácidos orgânicos (Tabela S7), produção de fito-hormônios (Tabela S8), produção de compostos voláteis orgânicos e inorgânicos (Tabela S9), disponibilização de fósforo (Tabela S10), estresse hídrico (Tabela S11), resposta ao estresse hídrico (Tabela S12), metabolismo de nitrogênio (Tabela S13), produção de toxinas bacterianas (Tabela S14) e sistema de secreção (Tabela S15).

Os grupos de genes relacionados à promoção de crescimento de plantas estão, em sua maioria, compartilhados entre as cinco estirpes de *Bacillus*, com exceção dos genes *opuBB* (estresse osmótico), *aadK*, relacionado à resistência a antibióticos; *ahpC*, relacionado ao estresse oxidativo; *glgC* e *glgP*, relacionados à produção de EPS; *efeU* e *ddc*, relacionados ao metabolismo e aquisição de ferro; *kduD*, relacionado ao metabolismo de ácidos orgânicos; *aofH*, relacionado à produção de fito-hormônios; *nplT*, relacionado à resposta ao estresse hídrico, que não estão presentes nas estirpes 6E9 e 5D5.

Em relação ao subsistema de genes relacionados ao estresse hídrico (Tabela S11), os genes que compõem os operons *opu*, os genes *betI*, *gbsB* e *cdD* relacionados à biossíntese de betaína e colina, o gene *glpF* relacionado à osmorregulação e o operon *tre* foram encontrados nas cinco estirpes analisadas e estão representados na Figura 10, com exceção do gene *opuBB*, que não está presente nas estirpes 6E9 e 5D5.

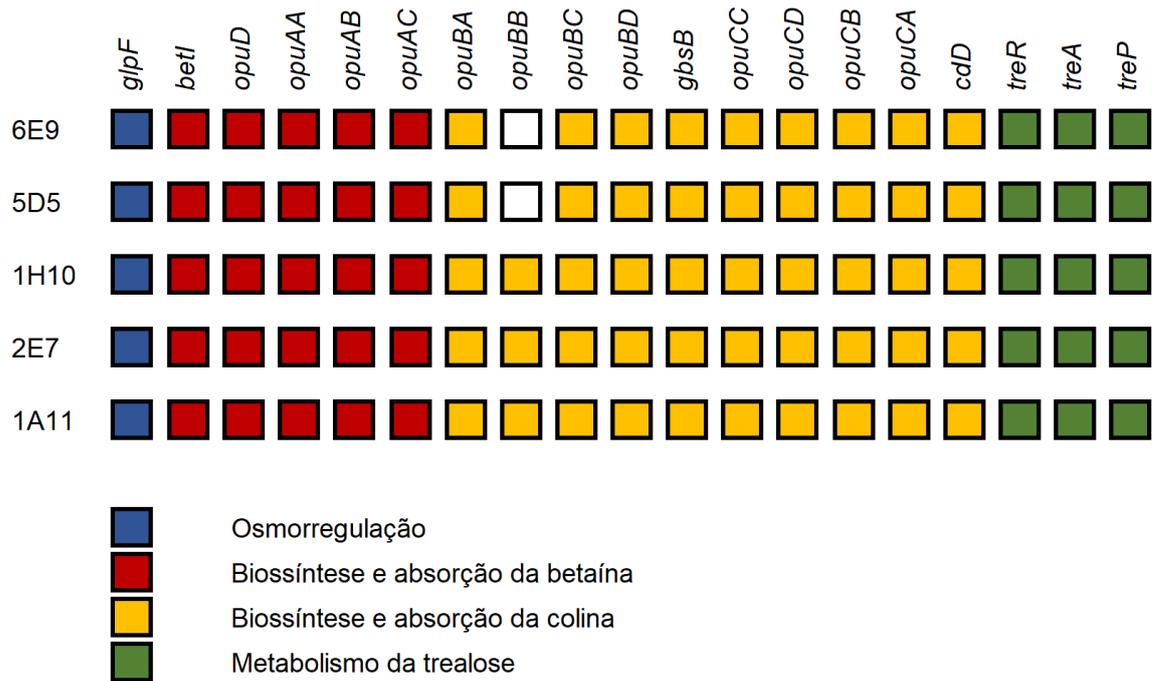


Figura 10. Representação da presença de genes nos genomas das estirpes 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, relacionados à absorção de colina e betaína, osmorregulação e metabolismo da trealose. A presença dos genes está representada pelos quadrados coloridos e a ausência de genes pelos quadrados em branco.

O gene *glpF* codifica uma proteína transportadora de glicina, que é um aminoácido essencial. A glicina é necessária para a síntese de DNA, RNA e proteínas. Em condições de estresse hídrico, a glicina pode ser usada como fonte de energia ou para a síntese de compostos que ajudam as bactérias a resistir ao estresse (Jensen *et al.*, 2002; Mondal *et al.*, 2021).

Foram encontrados nos cinco genomas analisados os genes que codificam a aldeído desidrogenase (NAD⁺) [EC:1.2.1.3] e monoamina oxidase [EC:1.4.3.4], pertencentes à cadeia lateral do triptofano, relacionados à biossíntese do AIA pela via do ácido indol-3-pirúvico (IPA) e pela via da triptamina, respectivamente (Figura 11; Tabela S8). Também há a presença do cluster *trpAF* para biossíntese do triptofano, o qual é precursor para biossíntese dessa auxina.

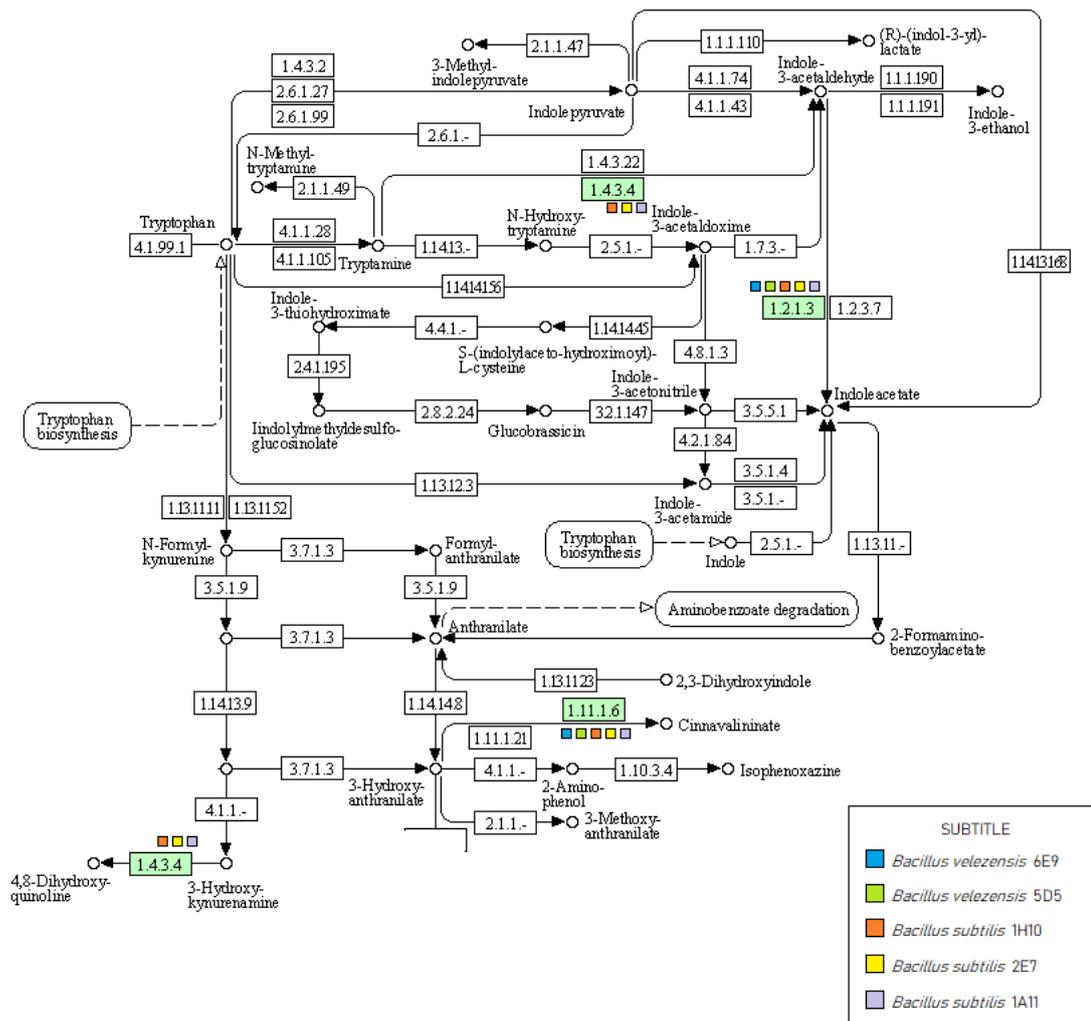


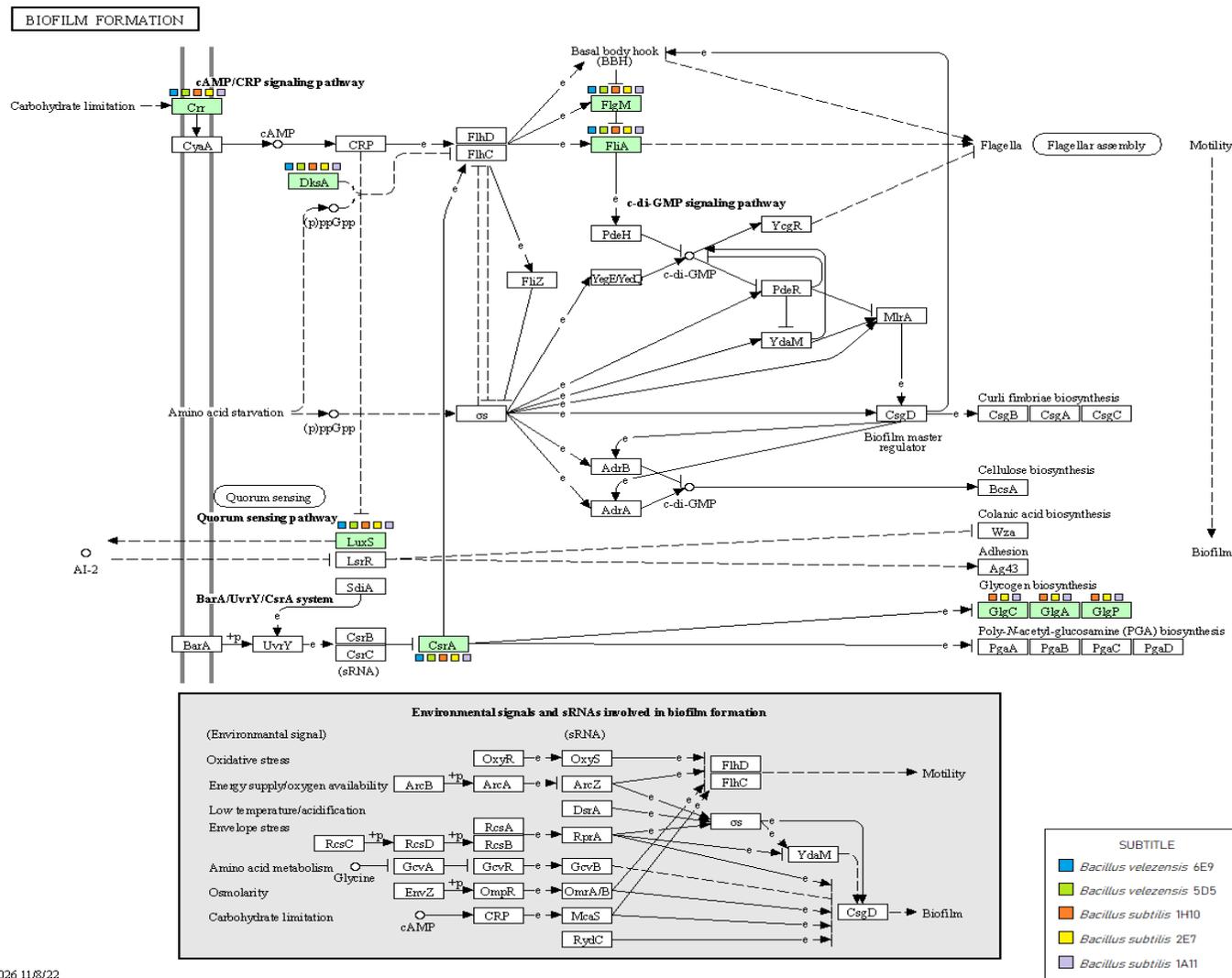
Figura 11. Mapa da via de metabolismo do triptofano, em que a presença dos genes nas estirpes 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11 está representada em cores específicas para cada estirpe de *Bacillus*.

O operon *rsb* (Tabela S12) presente nas cinco estirpes está relacionado à uma resposta induzida quando encontram uma variedade de estresses limitantes do crescimento, e essa indução confere um fenótipo de resistência ao estresse múltiplo (Akbar, 2001; Haldenwang, 1995; Hecker, 1998; Price, 2000). A expressão deste operon tem sua atividade governada por uma via de transdução de sinal com dois ramos distintos. Um ramo é específico para estresses energéticos, como limitação de carbono, fósforo ou oxigênio, e o outro é específico para estresses ambientais, como estresse ácido, etanol, calor ou salínico (Akbar, 2001; Kang *et al.*, 1996; Vijay *et al.*, 2000; Voelker *et al.*, 1995; Yang *et al.*, 1996).

Os operons *pst*, *pho* e os genes *pitA*, *ppaC*, *ppaX*, *yjbB* encontrados nas cinco estirpes, estão relacionados à disponibilização de fósforo (Tabela S10). Já os operons *gnt*, *lld* e *prp*, presentes nas cinco estirpes analisadas (Tabela S7), pertencentes ao ciclo do metilcitrato, módulo propionato-CoA para succinato, metabolismo do glicerato e alfa-acetolactato, estão relacionados à produção de ácidos orgânicos.

Os operons *suf*, *fhu*, *ent*, *ABC.FEV* e os genes *menF*, *besA*, *ymfD*, *FTR*, *ddc*, *fecB* e *ompR*, relacionados ao metabolismo e aquisição de ferro, também foram encontrados nas cinco estirpes (Tabela S3) e pertencem aos subsistemas sideróforo bacillibactina e de absorção e utilização de heme e hemina em bactérias gram-positivas.

Além disso, nas cinco estirpes foram encontrados genes relacionados à produção de exopolissacarídeos e formação de biofilme, como o operon *eps* e *glg* (Figura 12, Tabela S6).



02/06 11/8/22
 (c) Kanehisa Laboratories
Figura 12. Mapa Metabólico da via de formação de biofilme, em que a presença dos genes nas estirpes 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11 está representada em cores específicas.

Os genes *sod1*, *sod2*, *cat*, *dps*, *rex*, *fur*, *zurR*, *ahpC* e *ahpF* relacionados ao estresse oxidativo encontrados nas cinco estirpes analisadas (Tabela S2) pertencem a diferentes vias. No entanto, todos eles atuam na resposta dos organismos a diferentes tipos de estresse oxidativo.

Os genes relacionados à resistência a antibióticos (Tabela S4) pertencem à homeostase do cobre, resistência cobalto-zinco-cádmio, resistência à estreptotricina, resistência à fosfomicina, resistência a fluoroquinolonas e beta-lactamase. O único gene relacionado à produção de toxinas bacterianas identificado nas cinco estirpes foi o *HlyIII*, codificador da hemolisina (Tabela S14). Também estão presentes no genoma os genes *yidC*, *ffh*, *ftsY*, e os operons *sec* e *com*, que são codificadores dos sistemas de secreção (Tabela S15).

A análise dos genomas das cinco estirpes pelo software antiSMASH permitiu identificar clusters gênicos de biossíntese de metabólitos secundários (Tabela 3). Os genes identificados são responsáveis pela produção de fengicina, bacileno, macrolactina, difidina, bacilisina, bacilibactina, surfactina, plantazolicina, subtilisina A e fator de morte de esporulação.

Tabela 3. Genes relacionados à produção de metabólitos secundários encontrados nas estirpes 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11.

Metabólito	Genes	Estirpes				
		6E9	5D5	1H10	2E7	1A11
Fengicina	<i>YngEFGHIJKL</i> , <i>fenABCDE</i> , <i>dacC</i>	+	+	+	+	+
Bacileno	<i>baeBCDEGHIJLMNRS</i> , <i>acpK</i>	+	+	+	+	+
Macrolactina	<i>pks2ABCDEFGH</i> , <i>pdhA</i>	+	+	-	-	-
Difidina	<i>difABCDEFGHIJKLMNO</i>	+	+	-	-	-
Bacilisina	<i>ywfAG</i> , <i>bacABCDE</i>	+	+	+	+	+
Bacilibactina	<i>mbtH</i> , <i>besA</i> , <i>dhbABCEF</i>	+	+	+	+	+
Surfactina	<i>yciC</i> , <i>yx01</i> , <i>yckCDE</i> , <i>nin</i> , <i>nuc</i> , <i>hx1ABR</i> , <i>xy02</i> , <i>srfAABCD</i> , <i>comS</i> , <i>aat</i> , <i>ycxD</i> , <i>sfp</i> , <i>yczE</i> , <i>yckIJ</i>	-	+	-	+	+
Plantazolicina	<i>ptnABCDEFGHIJKL</i>	-	+	-	-	-
Subtilisina A	<i>sob</i> , <i>ywiA</i> , <i>ywhMNOPQR</i>	-	-	+	+	+
Fator de morte de esporulação	<i>skfABCEFGH</i>	-	-	+	-	-

“+” representa a presença do gene na estirpe indicada, e “-” representa a sua ausência.

6. DISCUSSÃO

As bactérias do gênero *Bacillus* são BPCPs reconhecidas que podem melhorar o crescimento das plantas e a resistência aos stresses bióticos e abióticos. Por isso, são vistas como recursos com potenciais aplicações para o melhoramento da produção agrícola. No entanto, a comunidade rizosférica é influenciada por múltiplos fatores, como a genética da planta hospedeira, o meio ambiente e outros microrganismos (Di *et al.*, 2023). A esporulação desse gênero bacteriano promove sua sobrevivência em muitos ambientes e em diferentes condições ambientais, facilitando assim a adaptação de cepas de *Bacillus* à formulação comercial e à aplicação em campo. Além disso, os *Bacillus* apresentam diversas características que aumentam sua sobrevivência na rizosfera e, portanto, sua eficácia como BPCPs. Essas características conferem uma vantagem relevante a este gênero e proporciona diversidade aos mecanismos de ação relacionados ao controle biológico, bioestimulação e biofertilização (Cherif-Silini *et al.*, 2016).

A análise filogenética das cinco estirpes possibilitou a classificação em dois grupos do gênero *Bacillus*. As estirpes 6E9 e 5D5 agruparam-se com as espécies de *Bacillus velezensis*, enquanto as estirpes 2E7, 1A11 e 1H10 agruparam-se com as espécies de *Bacillus subtilis* (Figura 9).

Estudos de Di *et al.*, 2023, demonstraram que cepas de *Bacillus subtilis* promoveram a produção de ácidos orgânicos, como ácido propiônico, ácido acético, ácido málico e ácido cítrico, e a produção de fitohormônios, incluindo ácido indol-3-acético, citocinina, 6-benziladenina e zeatina. Além disso, as cepas promoveram significativamente o crescimento de mudas de cana-de-açúcar e aumentou o teor de nitrogênio, fósforo e potássio nas mudas em 29,26%, 50,78% e 15,49%, respectivamente. A taxa fotossintética, o desenvolvimento radicular e o conteúdo de clorofila também melhoraram em graus variados em comparação com o controle não inoculado. O cotilédone e o hipocótilo das gemas da cana-de-açúcar germinaram mais rapidamente quando cocultivados com as cepas de *Bacillus subtilis* em comparação com o grupo controle (Di *et al.*, 2023).

No experimento de Bai *et al.*, 2023, a inoculação de *B. velezensis* promoveu significativamente a altura da parte aérea, comprimento da raiz e biomassa da parte aérea da alface sob estresse salino, além de alterar a estrutura da comunidade bacteriana na rizosfera, favorecendo a proliferação de bactérias fixadoras de nitrogênio. Esses resultados mostraram que a inoculação de *B. Velezensis* pode

aliviar o efeito inibitório do estresse salino na alface e promover o seu crescimento (Bai et al., 2023).

A análise genômica das cinco estirpes de *Bacillus* permitiu identificar as principais características de cada genoma. Foram identificados mais de duzentos genes diretamente relacionados à promoção de crescimento de plantas nos genomas das estirpes estudadas como, por exemplo, genes relacionados à produção de metabólitos secundários (Tabela 3), ao estresse oxidativo (Tabela S2), metabolismo e aquisição de ferro (Tabela S3), motilidade e quimiotaxia (Tabela S5), produção de EPS (Tabela S6), metabolismo de ácidos orgânicos (Tabela S7), produção de fito-hormônios (Tabela S8), produção de COVs (Tabela S9), disponibilização de fósforo (Tabela S10), e genes relacionados ao estresse osmótico (Tabelas S11 e S12). Em relação ao conteúdo de GC dos genomas (Tabela 2), a porcentagem foi maior nas estirpes identificadas como *Bacillus velezensis*, que por sua vez obtiveram um número menor de sequências codificadoras de proteínas, além de não apresentarem o operon completo relacionado à biossíntese e absorção da colina, com a ausência do gene *opuBB* (Figura 10). Outros genes envolvidos na promoção de crescimento de plantas que estão ausentes nas estirpes de *Bacillus velezensis*, mas presentes nas estirpes de *Bacillus subtilis* foram: *ywh* e *skf* relacionados à produção de metabólitos secundários, identificados e anotados pelo programa antiSMASH (Tabela 3); *ahpC*, relacionado ao estresse oxidativo (Tabela S2); *efeU* e *ddc*, relacionados ao metabolismo e aquisição de ferro (Tabela S3); *glgC* e *glgP*, relacionados à produção de EPS (Tabela S6); *kduD*, relacionado ao metabolismo de ácidos orgânicos (Tabela S7); *aofH*, relacionado à produção de fito-hormônios (Tabela S8); *npIT*, relacionado à resposta ao estresse hídrico (Tabela S12).

As BPCPs são reconhecidas por promover o crescimento e desenvolvimento de plantas, aumentar a biomassa vegetal e modular o sistema radicular positivamente para aquisição de nutrientes e tolerância a estresses (Barnawal, 2019). Dessa forma, as BPCPs apresentam algumas características distintas tais como, capacidade de sobrevivência na rizosfera e colonização da superfície da raiz da planta; competição, vantagem competitiva em relação à microbiota; e promoção do crescimento das plantas (Maheshwari et al., 2015; Barnawal, 2019; Wang et al., 2023).

Para sobreviver na rizosfera, os organismos apresentam uma variedade de mecanismos de defesa que operam de forma coordenada. Por exemplo, as plantas possuem diversos mecanismos de defesa contra patógenos bacterianos, virais e fúngicos, incluindo a produção de espécies reativas de oxigênio, tais como peróxido

de hidrogênio, radicais hidroperoxila, hidroxila, superóxido, óxido nítrico e fitoalexinas (Apel e Hirt, 2004; Camejo et al., 2016; Wang et al., 2023). Portanto, a colonização bacteriana das superfícies radiculares em um ambiente rizosférico oxidativo requer respostas de defesa específicas, rápidas e intensas (Doornbos et al., 2012). Os genes *sod1*, *od2*, *cat*, *dps*, *rex*, *fur*, *zurR*, *ahpC* e *ahpF*, identificados nas cinco estirpes analisadas (Tabela S2), estão relacionados a diferentes tipos de estresse oxidativo, bem como a mecanismos de defesa contra patógenos bacterianos, virais e fúngicos. Isso inclui a produção de espécies reativas de oxigênio, como peróxido de hidrogênio, radicais hidroperoxila, hidroxila, superóxido, óxido nítrico e fitoalexinas (Apel e Hirt, 2004; Camejo et al., 2016).

Além da interação cruzada com as respostas de defesa das plantas, uma bactéria precisa competir com os demais microrganismos presentes na rizosfera vegetal. Ao colonizar a raiz da planta, as bactérias precisam de estratégias para inibir o crescimento de bactérias ou fungos fitopatogênicos, ou também com qualquer microrganismo com potencial competitivo, privando-os do ferro essencial ou protegendo-se da ação de antibióticos/bacteriocinas secretados por esses microrganismos (Hassani et al., 2018; Ab Rahman et al., 2018). Nas cinco estirpes estudadas foi identificada a via completa para aquisição de ferro e biossíntese de sideróforos (Tabela S3). Além disso, a produção de sideróforos pode ser considerada um mecanismo direto de promoção de crescimento de plantas. Por exemplo, a inoculação de rizobactérias produtoras de sideróforos resulta no aumento do peso seco e conteúdo de ferro nas raízes e parte aérea de milho e canola em comparação com o controle não inoculado (Ghavami et al., 2017).

Quanto à resistência aos antibióticos, o genoma das cinco bactérias estudadas também revelou a presença de uma série de genes relacionados à resistência e transporte de antibióticos (Tabela S4).

Os genes responsáveis pela produção de fengicina, bacileno, macrolactina, difidina, bacilisina, bacillibactina, surfactina, plantazolicina, subtilisina A e fator de morte de esporulação (Tabela 3), são responsáveis pela ativação de diferentes mecanismos de defesa. A fengicina é ativa contra fungos filamentosos e inibe a fosfolipase A_2 (Koumoutsi et al., 2004). A macrolactina tem atividade antibacteriana (Chen et al., 2006), e a surfactina exerce efeito antimicrobiano e antiviral, alterando a integridade da membrana (Koumoutsi et al., 2004). A bacillibactina, como visto anteriormente, é utilizada por *B. subtilis* para adquirir ferro de seus sideróforos endógenos (Dertz et al., 2006). Plantazolicina funciona como um composto

antibacteriano de espectro estreito, destinando-se a suprimir o crescimento de concorrentes taxonomicamente relacionados dentro da rizosfera vegetal (Scholz et al., 2010). A difigidina e bacilisina têm capacidade de suprimir doenças em plantas, como o arroz (Wu et al., 2015). A difigidina e bacilisina causam uma expressão regulada negativamente de genes envolvidos na virulência, na divisão celular e na síntese de proteínas e da parede celular. Em conjunto, há grande potencial desses metabólitos como agentes de biocontrole (Wu et al., 2015).

O bacileno tem ação antagônica a bactérias e fungos fitopatogênicos, o que favorece a sobrevivência e competição de bactérias do gênero *Bacillus* no meio ambiente (Chen et al., 2006). A subtilisina A pode refletir um importante papel fisiológico, pois, como é produzida ao final da fase de crescimento exponencial, particularmente sob condições de estresse, pode ser considerada como antibiótico, fator de senescência ou como feromônio durante o crescimento anaeróbico ou de formação de biofilme de *B. subtilis* (Stein et al., 2004). O fator de senescência de esporulação está envolvido no processo de canibalismo bacteriano, onde uma subpopulação bacteriana diferenciada colhe nutrientes de populações geneticamente idênticas para permitir o crescimento contínuo em condições de nutrientes limitados (Liu et al., 2010).

A difigidina e bacilisina têm capacidade de suprimir doenças em plantas, como o arroz (Wu et al., 2015). A ferrugem bacteriana e a estria bacteriana nas folhas são doenças graves e economicamente prejudiciais do arroz, causadas pela bactéria *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* e *X. oryzae* pv. *oryzicola* (Wu et al., 2015). Foi demonstrado que *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 possui atividade de biocontrole contra essas cepas de *Xanthomonas*, produzindo os compostos antibióticos difigidina e bacilisina. A difigidina e a bacilisina regulam negativamente a expressão de genes envolvidos na virulência de *Xanthomonas*, na divisão celular e na síntese de proteínas e da parede celular (Wu et al., 2015).

Para estabelecer uma interação sinérgica com a planta hospedeira, a bactéria deve possuir potencial metabólico diversificado para utilizar os nutrientes disponíveis dentro do ambiente rizosférico. As raízes das plantas liberam uma ampla gama de compostos contendo carbono, incluindo carboidratos, aminoácidos, ácidos orgânicos, compostos fenólicos, ácidos graxos, esterol, vitaminas, enzimas, purinas/nucleotídeos, bem como moléculas inorgânicas, que são coletivamente conhecidos como exsudatos radiculares (Chagas et al., 2018; Ray et al., 2018). O genoma das cinco bactérias codifica as vias do metabolismo dos hidratos de carbono centrais, incluindo o ciclo do

ácido tricarboxílico, o Entner-Doudoroff, o Embden-Meyerhof-Parnas e a via das pentoses fosfato. Além disso, foi detectada a presença de proteínas envolvidas no processo de fermentação anaeróbia e fotorrespiração, e a capacidade de utilizar uma grande variedade de compostos derivados de plantas, tais como D-manitol, sacarose, salicina, trealose, celobiose, D-manose, L-arabinose, maltose, xilose, glucose, entre outros.

O próximo passo para a colonização de plantas pelas bactérias é a capacidade de atingir a superfície das raízes, seja por movimento passivo em fluxos de água ou por movimentos ativos com propulsão flagelar (Harshey et al., 2003). As cinco estirpes de *Bacillus* estudadas possuem em seu genoma operons de biossíntese de flagelos e o elemento estator *motAB* (Tabela S5). Este sistema é semelhante ao encontrado na maioria das espécies de *Bacillus*, por exemplo nas cepas FZB42 de *B. amyloliquefaciens* (Chen et al., 2007), XF-1 de *B. subtilis* (Guo et al., 2015), CC09 de *B. velezensis* (Cai et al., 2016), AR156 de *B. cereus* (Jiang et al., 2017) e AB211 de *B. aryabhatai* (Bhattacharyya et al., 2017). A ativação e expressão dos genes necessários para o movimento flagelar são necessárias para garantir a motilidade celular e quimiotaxia em resposta a exsudatos radiculares (Allard-Massicotte et al., 2016; Chagas et al., 2018; Lemanceau et al., 2018). Genes pertencentes aos operons *fli*, *mot* e *flg*, relacionados à motilidade e quimiotaxia (Tabela S5), foram identificados nas estirpes estudadas e estão ligados aos mecanismos de sobrevivência às condições adversas na rizosfera.

Para estabelecer a colonização bacteriana ocorre a interação planta-microrganismo, seja por ligação não específica (fixação superficial) ou por uma ancoragem firme. A aderência bacteriana (fixação) à raiz depende de uma série de fatores da superfície celular, tais como pili, flagelo e polissacarídeos extracelulares (EPS), seguido pela formação de biofilme (Bogino et al., 2013). O biofilme não apenas fortalece a interação entre plantas e BPCPs ao formar poros e redes que facilitam tanto o fluxo de nutrientes e oxigênio, quanto a comunicação intercelular (quorum sensing), mas também fornece ao sistema radicular da planta uma barreira protetora contra o ataque de organismos patogênicos (Vlamakis et al., 2013; Deng et al., 2015). Os EPS são carboidratos de alto peso molecular ligados à superfície externa das bactérias, relacionados à formação de biofilmes e à fixação das células bacterianas em superfícies, incluindo raízes de plantas e partículas do solo. Como os EPS são compostos hidratados, incluindo 97% de água em uma matriz polimérica, são capazes de aumentar o crescimento e garantir a sobrevivência das plantas sob estresse hídrico

(Vu et al., 2009; Nocker et al., 2012). Além disso, podem proteger a planta contra a dessecação devido à formação de biofilmes hidrofílicos na superfície da raiz (Rossi et al., 2012). As cinco estirpes estudadas foram capazes de formar biofilme e produzir EPS *in vitro*, corroborando a presença de genes relacionados à biossíntese de pili (*comC*), flagelos (Tabela S5) e biofilme, como o operon *eps* e *glg* (Tabela S6).

Os ácidos orgânicos podem estar envolvidos tanto na quimiotaxia quanto na formação de biofilme. Também podem estar relacionados à disponibilidade de fósforo no solo, por meio da secreção de ácidos orgânicos que são capazes de mobilizá-los (Kashyap et al., 2019). Os operons *gnt*, *lld* e *prp*, relacionados à produção de ácidos orgânicos, presentes nas cinco estirpes analisadas (Tabela S7), estão relacionados ao ciclo do metilcitrato, módulo propionato-CoA para succinato, metabolismo do glicerato e alfa-acetolactato. A maior resposta contra a quimiotaxia foi demonstrada pelo ácido málico, enquanto a formação de biofilme induzida foi demonstrada significativamente pelo ácido fumárico (Kashyap et al., 2019). Existem certos genes transcricionais como *yqxM* e *epsD* que também foram encontrados envolvidos na formação de biofilme revelada pela reação em cadeia da polimerase com transcriptase reversa quantitativa (qRT-PCR) (Yuan et al. 2015).

Após a colonização da célula vegetal pela bactéria, é estabelecida uma associação simbiótica na qual a planta fornece proteção e nutrientes, enquanto as bactérias auxiliam no desenvolvimento e crescimento vegetal por meio de diferentes mecanismos. Dentre estes, destacam-se a produção de fitormônios, produção de enzimas, disponibilização de nutrientes, controle biológico de fitopatógenos e a indução de resistência sistêmica (Saini et al., 2015; Varma et al., 2017; Nazir et al., 2018; Wallace e May, 2018).

A produção de fitormônio é a característica mais comum compartilhada por bactérias promotoras de crescimento de plantas (Hardoim et al., 2008; Bulgarelli et al., 2013; Sukumar et al., 2013; Duca et al., 2014;). As bactérias associadas às plantas utilizam preferencialmente o triptofano presente no exsudato da planta como um precursor para a biossíntese do AIA (Hardoim et al., 2008). O AIA liberado por essas bactérias pode agir conjuntamente com esta mesma molécula liberada pela planta. Dessa forma, o efeito da biossíntese da AIA por bactérias associativas nas plantas pode ser positivo ou negativo dependendo da quantidade de AIA produzida e liberada, além da sensibilidade do tecido vegetal a esta molécula (Ali e Hasnain, 2010; Duca et al., 2014). As raízes das plantas, por exemplo, são sensíveis às diferentes concentrações de AIA, e as respostas variam desde o alongamento das raízes

primárias, formação de raízes laterais e adventícias à inibição do crescimento das raízes (Davies, 1995; Dimkpa, et al., 2008). Baixas concentrações de AIA exógeno podem estimular o alongamento da raiz primária, enquanto altos níveis diminuem o comprimento desta raiz, aumentando a formação de pelos radiculares e estimulando a formação de raízes laterais (Overvoorde et al., 2010; Khan et al., 2016).

Os genes pertencentes à biossíntese da cadeia lateral do triptofano, relacionados à biossíntese do AIA pela via do ácido indol-3-pirúvico (IPA) e pela via da triptamina, respectivamente (Figura 11; Tabela S8), foram encontrados nas cinco estirpes analisadas. Também há a presença do cluster *trpAF* para biossíntese do triptofano, o qual é precursor dessa auxina. Diversas cepas de *Bacillus* já foram relatadas na literatura como produtoras de AIA, com valores de produção variando de 0,80 a 73,60 $\mu\text{g mL}^{-1}$, e foram capazes de promover o crescimento de diferentes culturas (Batista et al., 2016; Bhattacharyya et al., 2017; Kavamura et al., 2017; Kim et al., 2017; Bahadir et al., 2018; Montoya et al., 2019).

Outro mecanismo de promoção do crescimento das plantas que as bactérias podem apresentar é a produção de COV, tais como acetoína e butanodiol, que podem aumentar a resistência das plantas contra patógenos (Kai et al., 2009; Johnston-Monje e Raizada 2011; D'Alessandro et al., 2014; Taghavi et al., 2015). Além disso, o aumento da produção desses compostos benéficos resulta em crescimento e desenvolvimento das raízes através da modulação hormonal, melhorando assim o acesso a nutrientes e água e conseqüentemente aumentando o estabelecimento de plantas hospedeiras em condições extremas, tais como condições de estresse abiótico (Zhang et al., 2007; Kai et al., 2009; Taghavi et al., 2015; Tahir et al., 2017). Os genes que codificam a via de produção de COV estão presentes no genoma das cinco estirpes estudadas (Tabela S9), indicando que essas bactérias podem promover o crescimento de plantas através desse mecanismo. Linhagens mutantes de *Bacillus* sem o gene responsável pela produção de 2,3-butanodiol não apresentam proteção contra doenças causadas por patógenos de plantas, confirmando a atividade destes compostos em induzir resistência contra doenças (Ryu et al., 2003). Além disso, a cepa GB03 de *B. subtilis* inoculada em *Arabidopsis* aumenta o crescimento das plantas pela produção de compostos orgânicos voláteis com ação moduladora na expressão de genes associados a expansão e relaxamento da parede celular (Zhang et al., 2007).

Outra característica importante compartilhada pelas BPCPs é a capacidade

de fixar nitrogênio (Dai et al., 2014; Alves et al., 2015; Mus et al., 2016). A associação de plantas com bactérias fixadoras de nitrogênio, também conhecidas como diazotróficas, é uma importante na aquisição deste nutriente pelas plantas. Estas bactérias podem colonizar a rizosfera e/ou rizoplano de leguminosas ou não-leguminosas (Aryantha e Hidiyah, 2018), ou serem endofíticas, colonizando o interior das plantas ou outras estruturas como os nódulos nas raízes (Deng et al., 2015) disponibilizando o amônio reduzido a partir do N_2 da atmosfera. Nas cepas estudadas neste trabalho, a capacidade de fixação de N_2 , apesar de baixa, foi mostrada por teste qualitativo *in vitro*, sendo que apenas a estirpe 1A11 não obteve resultado positivo (Godinho, 2020). Diversas bactérias diazotróficas do gênero *Bacillus* já foram identificadas e relatadas na literatura como fixadoras de nitrogênio e promotoras de crescimento de milho como, por exemplo, as cepas *B. megaterium* NCT-2 e *B. pumilus* S1r1 (Kuan et al., 2016; Chu et al., 2018).

Outro nutriente necessário para o crescimento das plantas e com disponibilidade mínima para a absorção por estas é o fósforo, sendo que a capacidade de solubilização de fosfato pelos microrganismos possui extensas aplicações agrícolas (Arcand e Schneider, 2006; Behera et al., 2014; Hussein e Joo, 2015). Os mecanismos utilizados pelas bactérias solubilizadoras de fosfato, que convertem formas insolúveis de fosfato em formas disponíveis, são complexos e envolvem reações de acidificação, oxidação e redução, secreção de ácidos e ligantes orgânicos, e a produção de substâncias poliméricas extracelulares pelos microrganismos (Delvasto et al., 2006; Young et al., 2013; Zhu e Whelan, 2018), assim como a síntese de enzimas fosfatases (Richardson, 2001; Zhu e Whelan, 2018). Os operons *pst*, *pho* e os genes *pitA*, *ppaC*, *ppaX*, *yjbB*, relacionados à disponibilização de fósforo, foram encontrados nas cinco estirpes (Tabela S10). Estes mecanismos estão relacionados à conversão de formas insolúveis de fosfato em formas disponíveis. Já foi descrito na literatura, cepas de *Bacillus* capazes de solubilizar *in vitro* de 72 mg L^{-1} a $957,3 \text{ mg L}^{-1}$ de fosfato (Chen et al., 2006; Mehta et al., 2010; Kavamura et al., 2013; Bhattacharyya et al., 2017; Ibarra-Galeana et al., 2017; Prakash e Arora, 2019; Yu et al., 2019).

Microrganismos, especialmente os xerotolerantes, apresentam potencial como inoculantes microbianos, constituindo alternativas para mitigar os efeitos da seca em plantas por produzir substâncias como EPS e biofilmes que protegem as plantas contra a perda de água (Lebre et al., 2017). Ao realizar a caracterização das estirpes

estudadas, observou-se que as cinco bactérias foram capazes de crescer em meio de cultura com baixa atividade de água com 520 g L^{-1} de sorbitol, e as estirpes 6E9, 5D5 e 1H10 foram capazes de crescer no meio com 780 g L^{-1} de sorbitol (Godinho *et al.*, 2019). Os genes relacionados ao estresse hídrico (Tabela S11) e resposta ao estresse hídrico (Tabela S12), que compõem os operons *opu*, os genes *betI*, *gbsB* e *cdD*, ligados à biossíntese de glicina betaína e colina, o gene *glpF* relacionado à osmorregulação e o operon *tre* encontrados nas cinco estirpes analisadas, conferem a capacidade de amenizar os efeitos do estresse osmótico, bem como auxiliam na sua sobrevivência no ambiente.

As plântulas de milho inoculadas com as cepas de *Bacillus* na presença de déficit hídrico induzido por polietileno glicol (PEG) apresentaram maior peso seco da raiz quando comparados com o controle não inoculado (dados não publicados). Ao comparar os tratamentos na presença e ausência de PEG, notou-se que, para os tratamentos com a inoculação das estirpes de *Bacillus* na presença de PEG, houve redução significativa da área de superfície de raízes superfinas e redução do volume de raízes finas e peso seco da parte aérea

De forma geral, as cepas de *Bacillus* foram capazes de remodelar as raízes das plântulas de milho, reduzindo as raízes superfinas e aumentando as finas e grossas, levando a uma menor perda do peso seco total, quando comparado ao controle não inoculado. Raízes de maior diâmetro podem apresentar maior condutividade hidráulica, o que facilitaria o transporte da água (Passioura, 1988; Doussan *et al.*, 1998; Wan *et al.*, 2000; Ho *et al.*, 2005). Em um estudo em casa de vegetação envolvendo dois híbridos tolerantes (TAES176 e P3223) e um suscetível à seca (P3225) foi investigado a condutividade hidráulica durante o florescimento. Os genótipos de milho tolerantes à seca apresentam raízes com maiores diâmetros e volume de raiz no solo superior em relação ao suscetível, o que contribuiu para maior condutância hidráulica da raiz e maior fluxo de água a partir das raízes (Wan *et al.*, 2000). Plantas de *Arabidopsis* inoculadas com a cepa *B. megaterium* BOFC15 na presença de déficit hídrico induzido por PEG apresentam um maior número de raízes laterais e biomassa radicular em relação ao controle não inoculado sob a mesma condição (Zhou *et al.*, 2016). Da mesma forma, a cepa FD48 de *B. altitudinis* modifica a arquitetura radicular de arroz, aumentando a espessura da raiz e o número de raízes laterais emergentes, enquanto diminuiu o comprimento da raiz, em comparação com o controle não inoculado (Ambreetha *et al.*, 2018). Bactérias do gênero *Bacillus* podem

induzir o desenvolvimento radicular lateral, o que é crucial para a aquisição de água e minerais (Ambreetha et al., 2018).

Em conjunto, é possível sugerir que a modulação da morfologia radicular nos estágios iniciais do desenvolvimento do milho promovida pela ação de ambas cepas de *Bacillus* pode levar a uma maior resistência a estresses abióticos e maior produtividade na fase adulta. Esse remodelamento radicular provavelmente está relacionado a mais de um dos mecanismos de promoção do crescimento encontrados na predição genômica e confirmados *in vitro*.

Os resultados indicam que *Bacillus* spp. isolados da região semi-árida brasileira com múltiplas características para promoção de crescimento são indicados para promoção de crescimento do milho sob estresse hídrico. Portanto, as estirpes bacterianas 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11 são alternativas factíveis e viáveis para mitigar os efeitos do estresse hídrico, pois podem facilitar o crescimento e desenvolvimento das plantas por diferentes mecanismos morfofisiológicos e bioquímicos.

7. CONCLUSÃO

As análises genômicas e filogenéticas identificaram que as estirpes bacterianas 6E9 e 5D5 pertencem à espécie *Bacillus velezensis*, enquanto as estirpes 1H10, 2E7, 1A11 são da espécie *Bacillus subtilis*. Tais estirpes compartilham genes que conferem proteção contra o estresse hídrico, produção de fito-hormônios, disponibilização de fósforo, produção de ácidos orgânicos, metabolismo de nitrogênio, metabolismo e aquisição de ferro, produção de exopolissacarídeos, produção de compostos voláteis orgânicos e inorgânicos, motilidade e quimiotaxia, contra estresse oxidativo, que são relacionados aos principais mecanismos associados à promoção de crescimento de plantas.

As bactérias promotoras do crescimento de plantas têm potencial de utilização como inoculantes visando mitigar os efeitos do estresse hídrico. Entretanto, estudos adicionais em condições controladas e de campo sob restrição hídrica serão fundamentais para avaliação e validação destes microrganismos para futuras aplicações biotecnológicas na agricultura.

REFERÊNCIAS

- Abdelgawad, Z.; Khalafaallah, A. A.; Abdallah, M. Impact of methyl jasmonate on antioxidant activity and some biochemical aspects of maize plant grown under water stress condition. *Agricultural Sciences*, v. 5, n. 12, p. 1077-1088, 2014. DOI: <http://dx.doi.org/10.4236/as.2014.512117>
- Ab Rahman, S. F. S., Singh, E., Pieterse, C. M., and Schenk, P. M. (2018). Emerging microbial biocontrol strategies for plant pathogens. *Plant Sci.* 267, 102-111. doi: 10.1016/j.plantsci.2017.11.012
- Abou-Shanab RA, van Berkum P, Angle JS. Heavy metal resistance and genotypic analysis of metal resistance genes in gram-positive and gram-negative bacteria present in Ni-rich serpentine soil and in the rhizosphere of *Alyssum murale*. *Chemosphere*. 2007 Jun;68(2):360-7. Epub 2007 Feb 5.
- Adam, E., Müller, H., Erlacher, A., and Berg, G. (2016). Complete genome sequences of the *Serratia plymuthica* strains 3Rp8 and 3Re4-18, two rhizosphere bacteria with antagonistic activity towards fungal phytopathogens and plant growth promoting abilities. *Stand. Genomic. Sci.* 11:61. doi: 10.1186/s40793-016-0185-3
- Afzal, I., Shinwari, Z. K., Sikandar, S., and Shahzad, S. (2019). Plant beneficial endophytic bacteria: Mechanisms, diversity, host range and genetic determinants. *Microbiol. Res.* 221, 36-49. doi: 10.1016/j.micres.2019.02.001
- Afzal, M.; Yousaf, S.; Reichenauer, T. G.; Sessitsch, A. Ecology of alkane-degrading bacteria and their interaction with the plant. In: BRUIJN, F. J. de (ed.). *Molecular microbial ecology of the rhizosphere*. Hoboken: J. Wiley, 2013. v. 2, p. 975-989. DOI: <https://doi.org/10.1002/9781118297674.ch92>.
- Aguilar, A. 1996. Extremophile research in the European Union: from fundamental aspects to industrial expectation. *FEMS Microbiology Reviews*. 18, 89-92.
- Ahmed, E., and Holmström, S. J. M. (2014). Siderophores in environmental research: roles and applications. *Microb. Biotechnol.* 7, 196-208. doi: 10.1111/1751-7915.12117
- Ahmed, N. (2009). A flood of microbial genomes-do we need more?. *PLoS One* 4:e5831. doi: 10.1371/journal.pone.0005831
- Akbar S., Tatiana A. Gaidenko, Choong Min Kang, Mary O'Reilly, Kevin M. Devine, Chester W. (2001), New Family of Regulators in the Environmental Signaling Pathway Which Activates the General Stress Transcription Factor ζ B of *Bacillus subtilis*. *ASM Journals. Journal of Bacteriology*. Vol. 183, No. 4. doi: <https://doi.org/10.1128/JB.183.4.1329-1338.2001>
- Akbar, S., Kang, C.M., Gaidenko, T.A. and Price, C.W. (1997), Modulator protein RsbR regulates environmental signalling in the general stress pathway of *Bacillus subtilis*. *Molecular Microbiology*, 24: 567-578. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2958.1997.3631732.x>

- Al-Ali, A., Deravel, J., Krier, F., Béchet, M., Ongena, M., and Jacques, P. (2018). Biofilm formation is determinant in tomato rhizosphere colonization by *Bacillus velezensis* FZB42. *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.*, 25, 29910-29920. doi: 10.1007/s11356-017-0469-1
- Allard-Massicotte, R., Tessier, L., Lécuyer, F., Lakshmanan, V., Lucier, J. F., Garneau, D., et al. (2016). *Bacillus subtilis* early colonization of *Arabidopsis thaliana* roots involves multiple chemotaxis receptors. *MBio*, 7:e01664-16. doi: 10.1128/mBio.01664-16
- Alori, E. T., Dare, M. O., and Babalola, O. O. (2017). "Microbial inoculants for soil quality and plant health." in *Sustainable agriculture reviews*, Springer, Cham., 281-307. doi: 10.1007/978-3-319-48006-0_9
- Ali, B., Sabri, A. N., and Hasnain, S. (2010). Rhizobacterial potential to alter auxin content and growth of *Vigna radiata* (L.). *World J. Microbiol. Biotechnol.* 26, 1379-1384. doi: 10.1007/s11274-010-0310-1
- Allsup, Cassandra M. et al. Shifting microbial communities can enhance tree tolerance to changing climates. *Science* 380, 835-840 (2023). DOI: 10.1126/science.adf2027
- Alves, G. C., Videira, S. S., Urquiaga, S., and Reis, V. M. (2015). Differential plant growth promotion and nitrogen fixation in two genotypes of maize by several *Herbaspirillum* inoculants. *Plant Soil.* 387, 307-321. doi: 10.1007/s11104-014-2295-2
- Amaral, F. P., Bueno, J. C. F., Hermes, V. S., and Arisi, A. C. M. (2014). Gene expression analysis of maize seedlings (DKB240 variety) inoculated with plant growth promoting bacterium *Herbaspirillum seropedicae*. *Symbiosis* 62, 41-50. doi: 10.1007/s13199-014-0270-6
- Amaral, F. P., Pankiewicz, V. C., Arisi, A. C. M., De Souza, E. M., Pedrosa, F., and Stacey, G. (2016). Differential growth responses of *Brachypodium distachyon* genotypes to inoculation with plant growth promoting rhizobacteria. *Plant Mol. Biol.* 90, 689-697. doi: 10.1007/s11103-016-0449-8
- Ambrosini, A., Sant'anna, F. H., De Souza, R., Tadra-sfeir, M., Faoro, H., Alvarenga, S. M., Pedrosa, F. O., et al. (2015). Genome sequence of *Bacillus mycoides* B38V, a growth-promoting bacterium of sunflower. *Genome Announc.* 3:e00245-15. doi: 10.1128/genomeA.00245-15
- Andrew W. Woodward, Bonnie Bartel. Auxin: Regulation, Action, and Interaction, *Annals of Botany*, Volume 95, Issue 5, April 2005, Pages 707–735, <https://doi.org/10.1093/aob/mci083>
- Ankati, S.; Podile, A. R. Understanding plant-beneficial microbe interactions for sustainable agriculture. *Journal of Spices & Aromatic Crops*, v. 27, n. 2. p. 93-105, 2018. DOI: <https://doi.org/10.25081/josac.2018.v27.i2.1098>.
- Antonia Costacurta & Jos Vanderleyden (1995) Synthesis of Phytohormones by Plant-Associated Bacteria, *Critical Reviews in Microbiology*, 21:1, 1-18, DOI: 10.3109/10408419509113531

- Apel, K., and Hirt, H. (2004). Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu. Rev. Plant Biol.* 55, 373-399. doi: 10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701
- Araújo, A. E. da S., Baldani, V. L. D., Galisa, P. de S., Pereira, J. A., and Baldani, J. I. (2013). Response of traditional upland rice varieties to inoculation with selected diazotrophic bacteria isolated from rice cropped at the Northeast region of Brazil. *Appl. Soil Ecol.* 64, 49-55. doi: 10.1016/j.apsoil.2012.10.004
- Araújo, E. O., Martins, M. R., Mercante, F. M., Vitorino, A. C. T., and Urquiaga, S. S. (2014). *Herbaspirillum seropedicae* inoculation and nitrogen fertilization on nitrogen use efficiency of different maize genotypes. *Afr. J. Agric. Res.* 9, 3025-3031. doi: doi.org/10.1016/j.apsoil.2012.10.004
- Arcand, M. M., and Schneider, K. D. (2006). Plant-and microbial-based mechanisms to improve the agronomic effectiveness of phosphate rock: a review. *An. Acad. Bras. Ciênc.* 78, 791-807. doi: 10.1590/S0001-37652006000400013
- Arias, D.; Mendes, P.; ABEL, P. (Coord.). *Revisão rápida e integrada da gestão de riscos agropecuários no Brasil*. Brasília, DF: Banco Mundial, 2015. 76 p.
- Aryantha, I. N. P., and Hidiyah, A. R. M. (2018). "Colonization and Performance of Diazotroph Endophytic Bacteria on Palm Oil (*Elaeis guineensis* Jacq L.) Leaves" in IOP Conf. Ser. Earth Environ. Sci. (IOP Publishing), 166: 012012. doi: 10.1088/1755-1315/166/1/012012
- Arkhipova, T. N.; Prinsen, E.; Veselov, S. U.; Martinenko, E. V.; MELENTIEV, A. I.; KUDOYAROVA, G. R. Cytokinin producing bacteria enhance plant growth in drying soil. *Plant and Soil*, v. 292, n. 1/2, p. 305-315, Mar. 2007. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9233-5>.
- Armada, E., Azcon, R., Lopez-Castillo, O.M., Calvo-Polanco, M., Ruiz-Lozano, J.M. 2015. Autochthonous arbuscular mycorrhizal fungi and *Bacillus thuringiensis* from a degraded Mediterranean area can be used to improve physiological traits and performance of a plant of agronomic interest under drought conditions. *Plant Physiology and Biochemistry.* 90, 64–74. doi: 10.1016/j.plaphy.2015.03.004
- Armada, E., Roldan, A., Azcon, R. 2014. Differential activity of autochthonous bacteria in controlling drought stress in native lavandula and salvia plants species under drought conditions in natural arid soil. *Microbial Ecology.* 67, 410–420. doi: 10.1007/s00248-013-0326-9
- Aroca, R.; Porcel, R.; Ruiz-Lozano, J. M. Regulation of root water uptake under abiotic stress conditions. *Journal of Experimental Botany*, v. 63, n. 1, p. 43-57, Jan. 2012. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/err266>.
- Arora, N.K., Verna, M. 2017. Modified microplate method for rapid and efficient estimation of siderophore produced by bacteria. *Biotechnology.* 7, 381. doi: 10.1007/s13205-017-1008-y

- Arshad, M.; Shaharoon, B.; Mahmood, T. Inoculation with *Pseudomonas* spp. containing ACC-deaminase partially eliminates the effects of drought stress on growth, yield, and ripening of pea (*Pisum sativum* L.). *Pedosphere*, v. 18, n. 5, p. 611-620, Oct. 2008. DOI: [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(08\)60055-7](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(08)60055-7).
- Asari, S.; Matzén, S.; Petersen, M. A.; Bejai, S.; Meijer, J. Multiple effects of *Bacillus amyloliquefaciens* volatile compounds: plant growth promotion and growth inhibition of phytopathogens. *FEMS Microbiology Ecology*, v. 92, n. 6, fiw070, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1093/femsec/fiw070>.
- Ashraf, M.; Akram, N. A.; Alqurainy, F.; Foolad, M. R. Drought tolerance: roles of organic osmolytes, growth regulators, and mineral nutrients. *Advances in Agronomy*, v. 111, p. 249-296, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-387689-8.00002-3>
- Ashraf, M.; Foolad, M. R. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental and Experimental Botany*, v. 59, n. 2, p. 206-216, Mar. 2007. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2005.12.006>.
- Awan, S. A.; Khan, I.; Rizwan, M.; Zhang, X.; Brestic, M.; Khan, A.; El-Sheikh, M. A.; Alyemeni, M. N.; Ali, S.; Huang, L. Exogenous abscisic acid and jasmonic acid restrain polyethylene glycol-induced drought by improving the growth and antioxidative enzyme activities in pearl millet. *Physiologia Plantarum*, v. 172, n. 2, p. 809-819, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1111/ppl.13247>.
- Aza, F. A.; Faisal, M. Growth promotion of maize by desiccation tolerant *Micrococcus luteus* chp37 isolated from Cholistan desert, Pakistan. *Australian Journal of Crop Science*, v. 7, n. 11, p. 1693-1698, 2013.
- Azcón, R.; Medina, A.; Aroca, R.; Ruiz-Lozano, J. M. Abiotic stress remediation by the arbuscular mycorrhizal symbiosis and rhizosphere bacteria/yeast interactions. In: BRUIJN, F. J. de (ed.). *Molecular microbial ecology of the rhizosphere*. Hoboken: J. Wiley, 2013. v. 2, p. 991-1002. DOI: <https://doi.org/10.1002/9781118297674.ch93>.
- Aziz, R. K., Bartels, D., Best, A. A., DeJongh, M., Disz, T., Edwards, R. A. *et al.* (2008). The RAST Server: rapid annotations using subsystems technology. *BMC genomics*, 9:75. doi:10.1186/1471-2164-9-75
- Baatout S, De Boever P, Mergeay M. Physiological changes induced in four bacterial strains following oxidative stress. *Prikl Biokhim Mikrobiol.* 2006 Jul-Aug;42(4):418-27.
- Babu, A. G., Kim, J. D., and Oh, B. T. (2013). Enhancement of heavy metal phytoremediation by *Alnus firma* with endophytic *Bacillus thuringiensis* GDB-1. *J. Hazard. Mater.*, 250, 477-483. doi: 10.1016/j.jhazmat.2013.02.014
- Babu, S. V., Triveni, S., Reddy, R. S., and Sathyanarayana, J. (2017). Screening of maize rhizospheric phosphate solubilizing isolates for plant growth promoting characteristics. *Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci*, 6(10), 2090-2101. doi: 10.20546/ijcmas.2017.610.249

- Bahadir, P. S., Liaqat, F., and Eltem, R. (2018). Plant growth promoting properties of solubilizing *Bacillus* species isolated from the Aegean region of Turkey. *Turk J Bot.* 42, 183-196. doi:10.3906/bot-1706-51
- Bahadur, A.; Chatterjee, A.; Kumar, R.; Singh, M.; Naik, P. S. Physiological and biochemical basis of drought tolerance in vegetables. *Vegetable Science*, v. 38, n. 1, p. 1-16, 2011.
- Bai Y., Yifan Zhou, Tong Yue, Yanna Huang, Chuan He, Wei Jiang, Hua Liu, Haijuan Zeng, Jinbin Wang. Plant growth-promoting rhizobacteria *Bacillus velezensis* JB0319 promotes lettuce growth under salt stress by modulating plant physiology and changing the rhizosphere bacterial community. *Environmental and Experimental Botany*, Volume 213, 2023, 105451, ISSN 0098-8472, <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2023.105451>.
- Bal, H. B.; Nayak, L.; Das, S.; Adhya, T. K. Isolation of ACC deaminase producing PGPR from rice rhizosphere and evaluating their plant growth promoting activity under salt stress. *Plant and Soil*, v. 366, n. 1/2, p. 93-105, May 2013. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1402-5>.
- Baldani, J. I., *et al.* (2007). The complete genome sequence of the plant growth-promoting bacterium *Herbaspirillum seropedicae* SMR1, annotated with functions from the genome sequence of its partial methylotrophic relative, *Herbaspirillum seropedicae* Z67. *BMC genomics*, 8(1), 1-19.
- Balint Z., Mutua F., Muchiri P., Omuto, C. T. Chapter 23 - Monitoring Drought with the Combined Drought Index in Kenya, Paolo Paron, Daniel Ochieng Olago, Christian Thine Omuto. *Developments in Earth Surface Processes*, Elsevier, Volume 16, 2013, Pages 341-356, ISSN 0928-2025, ISBN 9780444595591, doi: <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-59559-1.00023-2>.
- Bankevich, A., Nurk, S., Antipov, D., Gurevich, A. A., Dvorkin, M., Kulikov, A. S., ... & Pevzner, P. A. (2012). SPAdes: a new genome assembly algorithm and its applications to single-cell sequencing. *Journal of computational biology*, 19(5), 455-477.
- Bano, Q.; Ilyas, N.; Bano, A.; Zafar, N.; Akram, A.; Hassan, F. Effect of *Azospirillum* inoculation on maize (*Zea mays* L.) under drought stress. *Pakistan Journal of Botany*, v. 45, p. 13-20, Jan. 2013.
- Bano, Q.; Ilyas, N.; Bano, A.; Zafar, N.; Akram, A.; Hassan, F. Effect of *Azospirillum* inoculation on maize (*Zea mays* L.) under drought stress. *Pakistan Journal of Botany*, v. 45, p. 13-20, 2013.
- Bankevich, A., Nurk S., Antipov, D., Alexey A. Gurevich, Mikhail Dvorkin, Alexander S. Kulikov, Valery M. Lesin, Sergey I. Nikolenko, Son Pham, Andrey D. Pribelski, Alexey V. Pyshkin, Alexander V. Sirotkin, Nikolay Vyahhi, Glenn Tesler, Max A. Alekseyev, and Pavel A. Pevzner. SPAdes: A New Genome Assembly Algorithm and Its Applications to Single-Cell Sequencing. *Journal of Computational Biology*. May 2012.455-477. doi: <http://doi.org/10.1089/cmb.2012.0021>

- Barassi, C. A.; Ayrault, G.; Creus, C. M.; Sueldo, R. J.; Sobrero, M. T. Seed inoculation with *Azospirillum mitigates* NaCl effects on lettuce. *Scientia Horticulturae*, v. 109, n. 1, p. 8-14, June 2006. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2006.02.025>.
- Barea, J. M. Future challenges and perspectives for applying microbial biotechnology in sustainable agriculture based on a better understanding of plant-microbiome interactions. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, v. 15, n. 2, p. 261-282, June 2015. DOI: <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-95162015005000021>.
- Barea, J. M.; Pozo, M. J.; Azcón, R.; Azcón-Aguilar, C. Microbial interactions in the rhizosphere. In: BRUIJN, F. J. de (ed.). *Molecular microbial ecology of the rhizosphere*. Hoboken: J. Wiley, 2013a. v. 2, p. 29-44. DOI: <https://doi.org/10.1002/9781118297674.ch4>.
- Barea, J. M.; Pozo, M. J.; López-Ráez, J. A.; Aroca, R.; Ruiz-Lozano, J. M.; Ferrol, N.; Azcón, R.; Azcón Aguilar, C. Arbuscular mycorrhizas and their significance in promoting soil-plant systems sustainability against environmental stresses. In: Rodelas Gonzalez, B.; Gonzalez-López, J. (ed.). *Beneficial plant-microbial interactions: ecology and applications*. Boca Raton: CRC Press, 2013b. p. 353-387. DOI: <https://doi.org/10.1201/b15251>.
- Barka, E. A.; Nowak, J.; Clément, C. Enhancement of chilling resistance of inoculated grapevine plantlets with a plant growth-promoting rhizobacterium, *Burkholderia phytofirmans* strain PsJN. *Applied and Environmental Microbiology*, v. 72, n. 11, p. 7246-7252, Nov. 2006. DOI: <https://doi.org/10.1128/AEM.01047-06>.
- Barnawal, D.; Singh, R.; Singh, R. P. Role of plant growth promoting rhizobacteria in drought tolerance: regulating growth hormones and osmolytes. In: SINGH, A. K.; KUMAR, A.; SINGH, P. K. (ed.). *PGPR amelioration in sustainable agriculture*. Cambridge: Woodhead Publishing, 2019. p. 107-128. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-815879-1.00006-9>.
- Barret, M.; Tan, H.; Egan, F.; Morrissey, J. P.; Reen, J.; O'gara, F. Exploiting new systems-based strategies to elucidate plant-bacterial interactions in the rhizosphere. In: BRUIJN, F. J. de (ed.). *Molecular microbial ecology of the rhizosphere*. Hoboken: J. Wiley, 2013. v. 1, p. 57-68. DOI: <https://doi.org/10.1002/9781118297674.ch6>.
- Bárzana, G.; Aroca, R.; Bienert, G. P.; Chaumont, F.; Ruiz-Lozano, J. M. New insights into the regulation of aquaporins by the arbuscular mycorrhizal symbiosis in maize plants under drought stress and possible implications for plant performance. *Molecular Plant-Microbe Interaction*, v. 27, n. 4, p. 349-363, Apr. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1094/MPMI-09-13-0268-R>.
- Bashan, Y.; De-Bashan, L. E.; Prabhu, S. R.; Hernandez, J. P. Advances in plant growth-promoting bacterial inoculant technology: formulations and practical perspectives (1998-2013). *Plant and Soil*, v. 378, n. 1/2, p. 1-33, May 2014. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1956-x>.
- Bates CS, Montanez GE, Woods CR, Vincent RM, Eichenbaum Z. Identification and characterization of a *Streptococcus pyogenes* operon involved in binding of hemoproteins and acquisition of iron. *Infect Immun*. 2003 Mar;71(3):1042-55

- Batista, B. D., Taniguti, L. M., Almeida, J. R., Azevedo, J. L., and Quecine, M. C. (2016). Draft genome sequence of multitrait plant growth-promoting *Bacillus* sp. strain RZ2MS9. *Genome Announc.* 4:e01402-16. doi: 10.1128/genomeA.01402-16
- Becker, A.; Katzen, F.; Pühler, A.; Ielpi, L. Xanthan gum biosynthesis and application: a biochemical/genetic perspective. *Applied Microbiology and Biotechnology*, v. 50, p. 145-152, 1998.
- Behera, B. C., Singdevsachan, S. K., Mishra, R. R., Dutta, S. K., and Thatoi, H. N. (2014). Diversity, mechanism and biotechnology of phosphate solubilizing microorganism in mangrove-A review. *Biocatal Agric Biotechnol* 3, 97-110.
- Belimov, A. A.; Dietz, K. J. Effect of associative bacteria on element composition of barley seedlings grown in solution culture at toxic cadmium concentrations. *Microbiological Research*, v. 155, n. 2, p. 113-121, 2000. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0944-5013\(00\)80046-4](https://doi.org/10.1016/S0944-5013(00)80046-4).
- Belimov, A. A.; Safronova, V. I.; Sergeyeva, T. A.; Egorova, T. N.; Matveyeva, V. A.; Tsyganov, V. E.; Borisov, A. Y.; Tikhonovich, I. A.; Kluge, C.; Preisfeld, A.; Diets, K. J.; Stepanok, V. V. Characterization of plant growth promoting rhizobacteria isolated from polluted soils and containing 1- aminocyclopropane-1- carboxylate deaminase. *Canadian Journal of Microbiology*, v. 47, n. 7, p. 642-652, July 2001. DOI: <https://doi.org/10.1139/w01-062>.
- Bensalim, S.; Nowak, J.; Asiedu, S. K. A plant growth promoting rhizobacterium and temperature effects on performance of 18 clones of potato. *American Journal of Potato Research*, v. 75, n. 3, p. 145-152, May 1998. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02895849>.
- Berendsen, R. L., Van Verk, M. C., Stringlis, I. A., Zamioudis, C., Tommassen, J., Pieterse, C. M., and Bakker, P. A. (2015). Unearthing the genomes of plantbeneficial
- Beveridge, T. J.; Graham, L. Surface layers of bacteria. *Microbiological Reviews*, v. 55, n. 4, p. 684-705, Dec. 1991.
- Bhat M. A., Kumar V., Bhat M. A., Wani I. A., Dar F. L., Farooq I., Bhatti F., Koser R., Rahman S., Jan A. T. Mechanistic Insights of the Interaction of Plant Growth-Promoting Rhizobacteria (PGPR) With Plant Roots Toward Enhancing Plant Productivity by Alleviating Salinity Stress. *Frontiers in Microbiology*. Vol. 11. 2020. ISSN: 1664-302X. doi: 10.3389/fmicb.2020.01952
- Bhat M.A., Rakeeb Ahmad Mir, Vijay Kumar, Ali Asghar Shah, Sajad Majeed Zargar, Safikur Rahman, Arif Tasleem Jan. Mechanistic insights of CRISPR/Cas-mediated genome editing towards enhancing abiotic stress tolerance in plants *Physiol. Plant.* (2021), pp. 1255-1268. doi: <https://doi.org/10.1111/ppl.13359>
- Bhatt, P.; Verma, A.; Verma, S.; Anwar, M. D. S.; Prasher, P.; Mudila, H.; Chen, S. Understanding Phytomicrobiome: a potential reservoir for better crop

management. Sustainability, v. 12, n. 13, p. 5446, July 2020. DOI: <https://doi.org/10.3390/su12135446>.

- Bhattacharyya, C., Bakshi, U., Mallick, I., Mukherji, S., Bera, B., and Ghosh, A. (2017). Genome-guided insights into the plant growth promotion capabilities of the physiologically versatile *Bacillus aryabhatai* strain AB211. *Front. Microbiol.* 8:411. doi: 10.3389/fmicb.2017.00411
- Bhattacharyya, P. N., and Jha, D. K. (2012). Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): emergence in agriculture. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 28, 1327-1350. doi: 10.1007/s11274-011-0979-9
- Bloemberg GV, Lugtenberg BJJ. Molecular basis of plant-growth promotion and biocontrol by rhizobacteria. *Curr Opin Plant Biol* 2001;4:343–50.
- Blin K., Simon Shaw, Alexander M Kloosterman, Zach Charlop-Powers, Gilles P van Weezel, Marnix H Medema, & Tilmann Weber. AntiSMASH 6.0: improving cluster detection and comparison capabilities. *Nucleic Acids Research* (2021) doi: 10.1093/nar/gkab335.
- Bodenhausen N, Horton M. W., Bergelson J (2013) Bacterial Communities Associated with the Leaves and the Roots of *Arabidopsis thaliana*. *PLoS ONE* 8(2): e56329. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056329>
- Bodhankar, S., Grover, M., Hemanth, S., Reddy, G., Rasul, S., Yadav, S. K., *et al.* (2017). Maize seed endophytic bacteria: dominance of antagonistic, lytic enzyme-producing *Bacillus* spp. *3 Biotech* 7:232. doi: 10.1007/s13205-017-0860-0
- Bogino, P. C., Oliva, M. D., Sorroche, F. G., and Giordano, W. (2013). The role of bacterial biofilms and surface components in plant-bacterial associations. *Int J Mol Sci.* 14, 15838-15859. doi: 10.3390/ijms140815838
- Boncompagni E, Dupont L, Mignot T, Osteräs M, Lambert A, Poggi MC, Le Rudulier D. Characterization of a *Snorhizobium meliloti* ATP-binding cassette histidine transporter also involved in betaine and proline uptake. *J Bacteriol.* 2000 Jul;182(13):3717-25. doi: 10.1128/JB.182.13.3717-3725.2000. PMID: 10850986; PMCID: PMC94542.
- Borah, M., Das, P., Pathak, S. S., Boro, R. C., and Barooah, M. (2017). Phosphate solubilization by endophytic bacteria isolated from *Oryza sativa*. *Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci.* 6, 2713-2721. doi: 10.20546/ijcmas.2017.610.319
- Bradáčová, K.; Weber, N. F.; Morad-Talab, N.; Asim, M.; Imran, M.; Weinmann, M.; Neumann, G. Micronutrients (Zn/Mn), seaweed extracts, and plant growth-promoting bacteria as cold-stress protectants in maize. *Chemical and Biological Technologies in Agriculture*, v. 3, article 19, June 2016. DOI: <https://doi.org/10.1186/s40538-016-0069-1>.
- Brader, G.; Compant, S.; Mitter, B.; Trognitz, F.; Sessitsch, A. Metabolic potential of endophytic bacteria. *Current Opinion in Biotechnology*, v. 27, p. 30-37, June 2014. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2013.09.012>.

- Brambilla S., Romina Frare, Margarita Stritzler, Gabriela Soto, Carolina Berini, Cintia Jozefkowicz, Nicolás Ayub. Synthetic multi-antibiotic resistant plasmids in plant-associated bacteria from agricultural soils, *Journal of Global Antimicrobial Resistance*, Volume 22, 2020, Pages 113-116, ISSN 2213-7165, <https://doi.org/10.1016/j.jgar.2020.01.015>.
- Bresson, J.; Vasseur, F.; Dauzat, M.; Labadie, M.; Varoquaux, F.; Touraine, B.; Vile, D. Interact to survive: *Phyllobacterium brassicacearum* improves Arabidopsis tolerance to severe water deficit and growth recovery. *PLoS ONE*, v. 9, n. 9, e107607, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0107607>.
- Bresson, J.; Vasseur, F.; Dauzat, M.; Labadie, M.; Varoquax, F.; Touraine, B.; Vile, D. Interact to survive: *Phyllobacterium brassicacearum* improves Arabidopsis tolerance to severe water deficit and growth recovery. *PLOS ONE*, v. 9, n. 9, e107607, Sept. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0107607>.
- Browne, P.; Barret, M.; Morrissey, J. P.; O'gara, F. Molecular-based strategies to exploit the inorganic phosphate-solubilization ability of *Pseudomonas* in sustainable agriculture. In: BRUIJN, F. J. de (ed.). *Molecular microbial ecology of the rhizosphere*. Hoboken: J. Wiley, 2013. v. 2, p. 615-628. DOI: <https://doi.org/10.1002/9781118297674.ch58>
- Bruijn, F. J. De. Biological nitrogen fixation. In: LUGTENBERG, B. (ed.). *Principles of plant-microbe interactions: microbes for sustainable agriculture*. Heidelberg: Springer International, 2015. p. 215-224. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-08575-3_23.
- Bruto, M., Prigent-Combaret, C., Muller, D., and Moëgne-Loccoz, Y. (2014). Analysis of genes contributing to plant-beneficial functions in plant growth-promoting rhizobacteria and related Proteobacteria. *Sci. Rep.* 4:6261. doi: 10.1038/srep06261
- Bulgarelli, D., Schlaeppi, K., Spaepen, S., Themaat, E. V. L., and Schulze-Lefert, P. (2013). Structure and functions of the bacterial microbiota of plants. *Annu Rev Plant Biol* 64, 807-838. doi: 10.1146/annurev-arplant-050312-120106
- Burd, G. I.; Dixon, D. G.; Glick, B. R. A plant growth promoting bacterium that decreases nickel toxicity in seedlings. *Applied and Environmental Microbiology*, v. 64, n. 10, p. 3663-3668, Oct. 1998.
- Busse, M. D.; Ellis, J. R. Vesicular-arbuscular mycorrhizal (*Glomus fasciculatum*) influence on soybean drought tolerance in high phosphorus soil. *Canadian Journal of Botany*, v. 63, n. 12, p. 2290-2294, Dec. 1985. DOI: <https://doi.org/10.1139/b85-327>.
- Cai, X., Kang, X., Xi, H., Liu, C., and Xue, Y. (2016). Complete genome sequence of the endophytic biocontrol strain *Bacillus velezensis* CC09. *Genome Announc.* 4:e01048-16. doi: 10.1128/genomeA.01048-16
- Caille O, Rossier C, Perron K. *J Bacteriol.* A copper-activated two-component system interacts with zinc and imipenem resistance in *Pseudomonas aeruginosa*. 2007 Jul;189(13):4561-8. Epub 2007 Apr 20.

- Calamita G., Bettina Kempf, Mélanie Bonhivers and Peter Agre. Authors Info & Affiliations. Regulation of the Escherichia coli water channel gene aqpZ. PROCEEDINGS OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES. Vol. 95, No. 7. March 31, 1998. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.7.362>
- Calvo-Polanco, M.; Sánchez-Romera, B.; Aroca, R. Arbuscular mycorrhizal fungi and the tolerance of plants to drought and salinity. In: AROCA, R. (ed.). Symbiotic endophytes. Heidelberg: Springer, 2013. p. 271-288. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-642-39317-4_14.
- Camejo, D., Guzmán-Cedeño, Á., and Moreno, A. (2016). Reactive oxygen species, essential molecules, during plant-pathogen interactions. Plant Physiol. Biochem. 103, 10-23. doi: 10.1016/j.plaphy.2016.02.035
- Campbell R. E., Steven C. Mosimann, Martin E. Tanner, and Natalie C. J. Strynadka. The Structure of UDP-N-Acetylglucosamine 2-Epimerase Reveals Homology to Phosphoglycosyl Transferases. Biochemistry 2000 39 (49), 14993-15001. DOI: 10.1021/bi001627x
- Carrillo-Castañeda, G.; Muñoz, J. J.; Peralta-Videa, J. R.; Gomez, E.; Gardea-Torresdey, J. L. Plant growth-promoting bacteria promote copper and iron translocation from root to shoot in alfalfa seedlings. Journal of Plant Nutrition, v. 26, n. 9, p. 1801-1814, 2002. DOI: <https://doi.org/10.1081/PLN-120023284>.
- Carvalho, M. H. C. Drought stress and reactive oxygen species. Plant Signaling and Behavior, v. 3, n. 3, p. 156-165, Mar. 2008. DOI: <https://doi.org/10.4161/psb.3.3.5536>.
- Casanovas, E. M.; Barassi, C. A.; Sueldo, R. J. Azospirillum inoculation mitigates water stress effects in maize seedlings. Cereal Research Communications, v. 30, n. 3, p. 343-350, Dec. 2002. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF03543428>.
- Chagas, F. O., Pessotti, R. C., Caraballo-Rodríguez, A. M., and Pupo, M. T. (2018). Chemical signaling involved in plant-microbe interactions. Chem. Soc. Rev. 47, 1652-1704. doi: 10.1039/C7CS00343A
- Chakraborty, U.; Chakraborty, B.; Dey, P.; Chakraborty, A. P. Role of microorganisms in alleviation of abiotic stresses for sustainable agriculture. In: CHAKRABORTY, U.; CHAKRABORTY, B. (ed.). Abiotic stresses in crop plants. Wallingford: CABI, 2015. p. 232-253. DOI: <https://doi.org/10.1079/9781780643731.0232>.
- Chandra A., Priyanka Chandra, Pramila Tripathi. Whole genome sequence insight of two plant growth-promoting bacteria (B. subtilis BS87 and B. megaterium BM89) isolated and characterized from sugarcane rhizosphere depicting better crop yield potentiality, Microbiological Research, Volume 247, 2021, 126733, ISSN 0944-5013. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2021.126733>.
- Chandra, D.; Srivastava, R.; Gupta, V. V. S. R.; Franco, C. M. M.; Sharma, A. K. Evaluation of ACC-deaminase-producing rhizobacteria to alleviate water-stress impacts in wheat (Triticum aestivum L.) plants. Canadian Journal of Microbiology, v. 65, n. 5, p. 387-403, 2019. DOI: <http://dx.doi.org/10.1139/cjm-2018-0636>.

- Chandra, G.; Chater, K. F.; Bornemann, S. Unexpected and widespread connections between bacterial glycogen and trehalose metabolism. *Microbiology*, v. 157, n. 6, p. 1565-1572, 2011. DOI: <http://dx.doi.org/10.1099/mic.0.044263-0>.
- Chandra, P.; Wunnava, A.; Verma, P.; Chandra, A.; Sharma, R. K. Strategies to mitigate the adverse effect of drought stress on crop plants - influences of soil bacteria: a review. *Pedosphere*, v. 31, n. 3, p. 496-509, 2021. DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/S1002-0160\(20\)60092-3](http://dx.doi.org/10.1016/S1002-0160(20)60092-3)
- Chang W. S., Van de Mrotel M., Nielsen L., Guzman G. N., Li X., Halverson L. J. Alginate production by *Pseudomonas putida* creates a hydrated microenvironment and contributes to biofilm architecture and stress tolerance under water-limiting conditions. *J Bacteriol* 2007; 189 (22):8290–9.
- Chatterjee, A.; Pal, R.; Pal, S.; Kundu, R. Morphological and physiological responses of mung bean (*Vigna radiata* var. *radiata* (L.) Wilczek) seedlings under lead stress. *Journal of Botanical Society of Bengal*, v. 62, n. 1, p. 55-60, 2008.
- Chatterjee, A.; Shankar, A.; Singh, S.; Kesari, V.; Rai, R.; Patel, K. A.; Rai, L.C. Beneficial microorganisms and abiotic stress tolerance in plants. In: HASANUZZAMAN, M.; NAHAR, K.; FUJITA, M.; OKU, H.; ISLAM, T. (ed.). Approaches for enhancing abiotic stress tolerance in plants. Boca Raton: CRC Press, 2019. p. 473-502.
- Chatterjee, A.; Solankey, S. S. Functional physiology in drought tolerance of vegetable crops-an approach to mitigate climate change impact. In: CHAUDHARY, M. L.; PATEL, V. B.; SIDDIQUI, M. W.; MAHDI, S. S. (ed.). Climate change: the principles and applications in horticultural science. Boca Raton: Academic Press, 2015. p. 149-171.
- Chaudhary, D.; Narula, N.; Sindhu, S. S.; Behl, R. K. Plant growth stimulation of wheat (*Triticum aestivum* L.) by inoculation of salinity tolerant *Azotobacter* strains. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, v. 19, n. 4, p. 515-519, Oct. 2013. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12298-013-0178-2>.
- Chaudhry, V., Sharma, S., Bansal, K., and Patil, P. B. (2017). Glimpse into the genomes of rice endophytic bacteria: diversity and distribution of firmicutes. *Front. Microbiol.* 7:2115. doi: 10.3389/fmicb.2016.02115
- Chaumont, F.; Tyerman, S. D. Aquaporins: highly regulated channels controlling plant water relations. *Plant Physiology*, v. 164, n. 4, p. 1600-1618, Apr. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.113.233791>.
- Cherif-Silini, H., Silini, A., Yahiaoui, B., Ouzari, I., and Boudabous, A. (2016). Phylogenetic and plant-growth-promoting characteristics of *Bacillus* isolated from the wheat rhizosphere. *Ann Microbiol* 66, 1087-1097. doi: 10.1007/s13213-016-1194-6
- Chen XH, Vater J, Piel J, Franke P, Scholz R, Schneider K, Koumoutsis A, Hitzeroth G, Grammel N, Strittmatter AW, Gottschalk G, Süssmuth RD, Borriss R. Structural and functional characterization of three polyketide synthase gene clusters in

Bacillus amyloliquefaciens FZB 42. J Bacteriol. 2006 Jun;188(11):4024-36. doi: 10.1128/JB.00052-06. PMID: 16707694; PMCID: PMC1482889.

- Chen, L., Liu, Y., Wu, G., Veronican Njeri, K., Shen, Q., Zhang, N., and Zhang, R. (2016). Induced maize salt tolerance by rhizosphere inoculation of *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9. Physiol. Plant. 158, 34-44. doi: doi.org/10.1111/ppl.12441
- Chen, X. H., Koumoutsis, A., Scholz, R., Eisenreich, A., Schneider, K., Heinemeyer, I., et al. (2007). Comparative analysis of the complete genome sequence of the plant growth-promoting bacterium *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42. Nat. Biotechnol. 25, 1007-10014. doi: 10.1038/nbt1325
- Chen, Y. P., Rekha, P. D., Arun, A. B., Shen, F. T., Lai, W. A., and Young, C. C. (2006). Phosphate solubilizing bacteria from subtropical soil and their tricalcium phosphate solubilizing abilities. Appl. Soil Ecol., 34, 33-41. doi: 10.1016/j.apsoil.2005.12.002
- Chen, Y., Shen, X. Peng, H., Hu, H., Wang, W., and Zhang, X. (2015). Comparative genomic analysis and phenazine production of *Pseudomonas chlororaphis*, a plant growth-promoting rhizobacterium. Genomics data 4, 33-42. doi: 10.1016/j.gdata.2015.01.006
- Chen, Y., Yan, F., Chai, Y., Liu, H., Kolter, R., Losick, R., and Guo, J. H. (2013). Biocontrol of tomato wilt disease by *Bacillus subtilis* isolates from natural environments depends on conserved genes mediating biofilm formation. Environ Microbiol Rep. 15, 848-864. doi: 10.1111/j.1462-2920.2012.02860.x
- Cheng, Z.; Park, E.; Glick, B. R. 1-Aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase from *Pseudomonas putida* UW4 facilitates the growth of canola in the presence of salt. Canadian Journal of Microbiology, v. 53, n. 7, p. 912-918, 2007. DOI: <http://dx.doi.org/10.1139/W07-050>.
- Chiappero J., Cappellari L. R., Alderete L. G. S., Palermo, T. B. , Banchio, E. Plant growth promoting rhizobacteria improve the antioxidant status in *Mentha piperita* grown under drought stress leading to an enhancement of plant growth and total phenolic content, Industrial Crops and Products, Volume 139, 2019, ISSN 0926-6690. doi: <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2019.111553>.
- Cho, S. M.; Kang, B. R.; Kim, Y. C. Transcriptome analysis of induced systemic drought tolerance elicited by *Pseudomonas chlororaphis* O6 in *Arabidopsis thaliana*. Plant Pathology Journal, v. 29, n. 2, p. 209-220, 2013. DOI: <http://dx.doi.org/10.5423/PPJ.SI.07.2012.0103>.
- Choudhary, D. K.; Sharma, A. K.; Agarwal, P.; Varma, A.; Tuteja, N. Characterization of bacterial volatiles and their impact on plant health under abiotic stress. In: CHOUDHARY, D.; SHARMA, A.; AGARWAL, P.; VARMA, A.; TUTEJA, N. (ed.). Volatiles and food security. Singapuere: Springer Nature, 2017. DOI: http://dx.doi.org/10.1007/978-981-10-5553-9_2.
- Christofidis, D. A água e a crise alimentar. www.iica.org.br/Aguatrab/Demetrios%20Christofidis/P2TB01.htm. 1997. 14p.

- Chu, S., Zhang, D., Zhi, Y., Wang, B., Chi, C. P., Zhang, D. et al. (2018). Enhanced removal of nitrate in the maize rhizosphere by plant growth-promoting *Bacillus megaterium* NCT-2, and its colonization pattern in response to nitrate. *Chemosphere* 208, 316-324. doi: 10.1016/j.chemosphere.2018.05.189
- Cohen, A. C.; Bottini, R.; Piccoli, P. N. *Azospirillum brasilense* Sp 245 produces ABA in chemically defined culture medium and increases ABA content in Arabidopsis plants. *Plant Growth Regulation*, v. 54, n. 2, p. 97-103, Mar. 2008. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10725-007-9232-9>.
- Cohen, A. C.; Bottini, R.; Pontin, M.; Berli, F. J.; Moreno, D.; Boccanlandro, H.; Travaglia, C. N.; Picocoli, P. N. *Azospirillum brasilense* ameliorates the response of Arabidopsis thaliana to drought mainly via enhancement of ABA levels. *Physiologia Plantarum*, v. 153, n. 1, p. 79-90, Jan. 2015. DOI: <https://doi.org/10.1111/ppl.12221>.
- Cohen, A. C.; Travaglia, C. N.; Bottini, R.; Piccoli, P. N. Participation of abscisic acid and gibberellins produced by endophytic *Azospirillum* in the alleviation of drought effects in maize. *Botany*, v. 87, n. 5, p. 455-462, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1139/B09-023>.
- Conesa, A., Götz, S., García-Gómez, J. M., Terol, J., Talón, M., and Robles, M. (2005). Blast2GO: a universal tool for annotation, visualization and analysis in functional genomics research. *Bioinformatics*, 21, 3674-3676. doi: 10.1093/bioinformatics/bti610
- Cornejo, P.; Meier, S.; Borie, G.; Rillig, M.; Borie, F. Glomalin-related soil protein in a Mediterranean ecosystem affected by a copper smelter and its contribution to Cu and Zn sequestration. *Science of the Total Environment*, v. 406, n. 1/2, p. 154-160, Nov. 2008. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2008.07.045>.
- Costerton, J. W.; Cheng, K. J.; Geesey, G. G.; Ladd, T. L.; Nickel, J. C.; Dasgupta, M.; Marrie, T. J. Bacterial biofilms in nature and disease. *Annual Review of Microbiology*, v. 41, p. 435-464, 1987. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.mi.41.100187.002251>.
- Costerton, J. W.; Lawandowski, Z.; Caldwell, D. E.; Korber, D. R.; Lappin-Scott, H. M. Microbial biofilms. *Annual Review of Microbiology*, v. 49, p. 711-745, 1995. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.mi.49.100195.003431>.
- Creus, C. M.; Sueldo, R. J.; Barassi, C. A. Water relations and yield in *Azospirillum*-inoculated wheat exposed to drought in the field. *Canadian Journal of Botany*, v. 82, n. 2, p. 273-281, 2004. DOI: <http://dx.doi.org/10.1139/b03-119>.
- Dai, Z., Guo, X., Yin, H., Liang, Y., Cong, J., and Liu, X. (2014). Identification of nitrogen-fixing genes and gene clusters from metagenomic library of acid mine drainage. *PLoS One* 9:e87976. doi: 10.1371/journal.pone.0087976
- Danish, S.; Zafar-Ul-Hye, M. Co-application of ACC-deaminase producing PGPR and timberwaste biochar improves pigments formation, growth and yield of wheat under drought stress. *Scientific Reports*, v. 9, article 5999, 2019. DOI: <http://dx.doi.org/10.1038/s41598-019-42374-9>.

- Danish, S.; Zafar-Ul-Hye, M.; Fahad, S.; Saud, S.; Brtnicky, M.; Hammerschmidt, T.; Datta, R. Drought stress alleviation by ACC deaminase producing *Achromobacter xylosoxidans* and *Enterobacter cloacae*, with and without timber waste biochar in maize. *Sustainability*, v. 12, n. 15, 6286, 2020. DOI: <http://dx.doi.org/10.3390/SU12156286>.
- Darling AC, Mau B, Blattner FR, Perna NT. Mauve: multiple alignment of conserved genomic sequence with rearrangements. *Genome Res.* 2004 Jul;14(7):1394-403. doi: 10.1101/gr.2289704. PMID: 15231754; PMCID: PMC442156.
- D'Alessandro, M., Erb, M., Ton, J., Brandenburg, A., Karlen, D., Zopfi, J., and Turlings, T. C. (2014). Volatiles produced by soil-borne endophytic bacteria increase plant pathogen resistance and affect tritrophic interactions. *Plant Cell Environ.* 37, 813-826. doi: 10.1111/pce.12220
- Davies, P. J. (1995). *Plant hormones: physiology, biochemistry and molecular biology.* Kluwer Academic, Boston. doi: 10.1007/978-94-011-0473-9
- De Araujo, F. F., Foloni, J. S. S., Wutzke, M., Melegari, A. D. S., and Rack, E. (2013). Híbridos e variedades de milho submetidos à inoculação de sementes com *Herbaspirillum seropedicae*. *Semina: Ciênc. Agrár.* 34, 1043-1053. doi: 10.5433/1679-0359.2013v34n3p1043
- De Vries, F. T.; Griffiths, R. I.; Knight, C. G.; Nicolitch, O.; Williams, A. Harnessing rhizosphere microbiomes for drought-resilient crop production. *Science*, v. 368, n. 6488, p. 270-274, Apr. 2020. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.aaz5192>.
- Delvasto, P., Valverde, A., Ballester, A., Igual, J. M., Muñoz, J. A., González, F., et al. (2006). Characterization of brushite as a re-crystallization product formed during bacterial solubilization of hydroxyapatite in batch cultures. *Soil Biol. Biochem.* 38, 2645-2654. doi: 10.1016/j.soilbio.2006.03.020
- Deng, J., Orner, E. P., Chau, J. F., Anderson, E. M., Kadilak, A. L., Rubinstein, R. L., et al. (2015). Synergistic effects of soil microstructure and bacterial EPS on drying rate in emulated soil micromodels. *Soil Biol. Biochem.* 83, 116-124. doi: 10.1016/j.soilbio.2014.12.006
- Dertz E. A., Jide Xu, Alain Stintzi, and Kenneth N. Raymond. Bacillibactin-Mediated Iron Transport in *Bacillus subtilis*. *Journal of the American Chemical Society* 2006 128 (1), 22-23. DOI: 10.1021/ja055898c
- Di, Yn., Kui, L., Singh, P. et al. Identification and Characterization of *Bacillus subtilis* B9: A Diazotrophic Plant Growth-Promoting Endophytic Bacterium Isolated from Sugarcane Root. *J Plant Growth Regul* 42, 1720–1737 (2023). <https://doi.org/10.1007/s00344-022-10653-x>
- Dimkpa, C. O., Svatos, A., Dabrowska, P., Schmidt, A., Boland, W., and Kothe, E. (2008). Involvement of siderophores in the reduction of metal-induced inhibition of auxin synthesis in *Streptomyces* spp. *Chemosphere* 74, 19-25. doi: 10.1016/j.chemosphere.2008.09.079

- Dimkpa, C.; Weinand, T.; Asch, F. Plant-rhizobacteria interactions alleviate abiotic stress conditions. *Plant, Cell and Environment*, v. 32, n. 12, p. 1682-1694, Dec. 2009. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02028.x>.
- Dood, I. C.; Pérez-Alfocea, F. Microbial amelioration of crop salinity stress. *Journal of Experimental Botany*, v. 63, n. 9, p. 3415-3428, May 2012. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/ers033>.
- Doornbos, R. F., Van Loon, L. C., and Bakker, P. A. H. M. (2012). Impact of root exudates and plant defense signaling on bacterial communities in the rhizosphere. A review. *Agron Sustain Dev* 32, 227-243. doi: 10.1007/s13593-011-0028-y
- Drazek, E. S., C. A. Hammack, and M. P. Schmitt. 2000. *Corynebacterium diphtheriae* genes required for acquisition of iron from haemin and haemoglobin are homologous to ABC haemin transporters. *Mol. Microbiol.* 36:68–84.
- Duarte, C. M.; Alonso, S.; Benito, G.; Dachs, J.; Fernández Ríos, A. D. L. A.; Montes, C.; Pardo, M.; Simó, R.; Valladares, F. Cambio global: impacto de la actividad humana sobre el sistema Tierra. Madrid: Consejo Superior de Investigaciones Científicas, 2006. 166 p.
- Duca, D., Lorv, J., Patten, C. L., Rose, D., and Glick, B. R. (2014). Indole-3-acetic acid in plant-microbe interactions. *Antonie Van Leeuwenhoek* 106, 85-12. doi: 10.1007/s10482-013-0095-y
- Egamberdieva, D.; Wirth, S. J.; Alqarawi, A. A.; Abd-Allah, E. F.; Hashem, A. Phytohormones and beneficial microbes: essential components for plants to balance stress and fitness. *Frontiers in Microbiology*, v. 8, article 2104, 2017. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02104>.
- Egamberdiyeva, D. Alleviation of salt stress by plant growth regulators and IAA producing bacteria in wheat. *Acta Physiologiae Plantarum*, v. 31, n. 4, p. 861-864, July 2009. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11738-009-0297-0>.
- Egamberdiyeva, D.; Höflich, G. Influence of growth promoting bacteria on the growth of wheat in different soils and temperatures. *Soil Biology and Biochemistry*, v. 35, n. 7, p. 973-978, July 2003. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(03\)00158-5](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00158-5).
- Egidi, E., Wood, J. L., Mathews, E., Fox, E., Liu, W., and Franks, A. E. (2016). Draft genome sequence of *Bacillus cereus* LCR12, a plant growth-promoting rhizobacterium isolated from a heavy metal-contaminated environment. *Genome Announc.* 4:e01041-16.
- El Zemrany, H.; Czarnes, S.; Hallett, P. D.; Alamercery, S.; Bally, R.; Monrozier, L. J. Early changes in root characteristics of maize (*Zea mays*) following seed inoculation with the PGPR *Azospirillum lipoferum* CRT1. *Plant and Soil*, v. 291, n. 1/2, p. 109-118, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-006-9178-0>.
- Elansary, H. O.; Skalicka-Woźniak, K.; King, I. W. Enhancing stress growth traits as well as phytochemical and antioxidant contents of *Spiraea* and *pittosporum* under seaweed extract treatments. *Plant Physiology and Biochemistry*, v. 105, p. 310-320, Aug. 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.05.024>.

- Elhindi, K. M.; El-Din, A. S.; Elgorban, A. M. The impact of arbuscular mycorrhizal fungi in mitigating salt-induced adverse effects in sweet basil (*Ocimum basilicum* L.). *Saudi Journal of Biological Sciences*, v. 24, n. 1, p. 170-179, Jan. 2017. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2016.02.010>.
- Embrapa. *Visão 2030: o futuro da agricultura brasileira*. – Brasília, DF: Embrapa, 2018. 212 p. il.; color.; ISBN: 978-85-7035-799-1
- Etesami, H., Alikhani, H.A., Mirseyed Hosseini, H. (2015). Indole-3-Acetic Acid and 1-Aminocyclopropane-1-Carboxylate Deaminase: Bacterial Traits Required in Rhizosphere, Rhizoplane and/or Endophytic Competence by Beneficial Bacteria. In: Maheshwari, D. (eds) *Bacterial Metabolites in Sustainable Agroecosystem. Sustainable Development and Biodiversity*, vol 12. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-24654-3_8
- Farooq, M.; Hussain, M.; Wahid, A.; Siddique, K. H. M. Drought stress in plants: an overview. In: AROCA, R. (ed.). *Plant responses to drought stress: from morphological to molecular features*. New York: Springer, 2012. p. 1-33. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-642-32653-0_1.
- Farooq, M.; Wahid, A.; Kobayashi, N.; Fujita, D.; Basra, S. M. A. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agronomy for Sustainable Development*, v. 29, n. 1, p. 185-212, Mar. 2009. DOI: <https://doi.org/10.1051/agro:2008021>.
- Farrar, K.; Bryant, D.; Cope-Selby, N. Understanding and engineering beneficial plant-microbe interactions: plant growth promotion in energy crops. *Plant Biotechnology Journal*, v. 12, n. 9, p. 1193-1206, Dec. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1111/pbi.12279>.
- Fasciglione, G.; Casanovas, E. M.; Quillehauquy, V.; Yommi, A. K.; Goñi, M. G.; Roura, S. I.; Barassi, C. A. *Azospirillum* inoculation effects on growth, product quality and storage life of lettuce plants grown under salt stress. *Scientia Horticulturae*, v. 195, p. 154-162, Nov. 2015. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.09.015>.
- Fernandez, O.; Béthencourt, L.; Quero, A.; Sangwan, R. S.; Clément, C. Trehalose and plant stress responses: friend or foe? *Trends in Plant Science*, v. 15, n. 7, p. 409-417, 2010. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.tplants.2010.04.004>.
- Fernandez, O.; Theocharis, A.; Bordiec, S.; Feil, R.; Jacquens, L.; Clément, C.; Fontaine, F.; Barka, E. A. *Burkholderia phytofirmans* PsJN acclimates grapevine to cold by modulating carbohydrate metabolism. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, v. 25, n. 4, p. 496-504, Apr. 2012. DOI: <https://doi.org/10.1094/MPMI-09-11-0245>.
- Ferrol, N.; González-Guerrero, M.; Valderas, A.; Benabdellah, K.; Azcón-Aguilar, C. Survival strategies of arbuscular mycorrhizal fungi in Cu-polluted environments. *Phytochemistry Reviews*, v. 8, article 551, Apr. 2009. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11101-009-9133-9>.
- Figueiredo, M. V. B.; Burity, H. A.; Martínez, C. R.; Chanway, C. P. Alleviation of drought stress in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) by co-inoculation with

Paenibacillus polymyxa and *Rhizobium tropici*. *Applied Soil Ecology*, v. 40, n. 1, p. 182-188, Sept. 2008. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2008.04.005>.

Filippi, M. C. C.; Silva, G. B.; Lobo, V. L. S.; Côrtes, M. V. C. B; Moraes, A. J. G.; Prabhu, A. S. Leaf blast (*Magnaporthe oryzae*) suppression and growth promotion by rhizobacteria on aerobic rice in Brazil. *Biological Control*, v. 58, n. 2, p. 160-166, Aug. 2011. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2011.04.016>.

Flemming, H., Wingender, J. 2010. The biofilm matrix. *Nature Reviews Microbiology*. 8, 623–633.

Fougnies, L.; Renciot, S.; Muller, F.; Plenchette, C.; Prin, Y.; Faria, S. M.; Bouvet, J-M.; Sylla, S. N.; Dreyfus, B.; Bâ, A. M. Arbuscular mycorrhizal colonization and nodulation improve flooding tolerance in *Pterocarpus officinalis* Jacq. seedlings. *Mycorrhiza*, v. 17, n. 3, p. 159-166, May 2007. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00572-006-0085-2>.

Franziska Mika & Regine Hengge (2014) Small RNAs in the control of RpoS, CsgD, and biofilm architecture of *Escherichia coli*, *RNA Biology*, 11:5, 494-507, DOI: 10.4161/rna.28867

Freitas, M.A., Medeiros, F.H., Carvalho, S.P., Guilherme, L.R., Teixeira, W.D., Zhang, H., Paré, P.W. 2015. Augmenting iron accumulation in cassava by the beneficial soil bacterium *Bacillus subtilis* (GB03). *Frontiers in Plant Science*. 6, 1-7. doi:10.3389/fpls.2015.00596.

Gadhave, K. R., Devlin, P. F., Ebertz, A., Ross, A., and Gange, A. C. (2018). Soil inoculation with *Bacillus* spp. modifies root endophytic bacterial diversity, evenness, and community composition in a context-specific manner. *Microb. Ecol.*, 76, 741-750. doi: 10.1007/s00248-018-1160-x

Gagné-Bourque F, Bertrand A, Claessens A, Aliferis KA and Jabaji S (2016) Alleviation of Drought Stress and Metabolic Changes in Timothy (*Phleum pratense* L.) Colonized with *Bacillus subtilis* B26. *Front. Plant Sci*. 7:584. doi: 10.3389/fpls.2016.00584

Gao, T., Foulston, L., Chai, Y., Wang, Q., Losick, R. 2015. Alternative modes of biofilm formation by plant-associated *Bacillus cereus*. *Microbiology Open*. 4:3, 452–464.

Gamalero, E.; Bona, E.; Todeschini, V.; Lingua, G. Saline and Arid Soils: Impact on Bacteria, Plants, and Their Interaction. *Biology* 2020, 9, 116. <https://doi.org/10.3390/biology9060116>

Garg, A. K.; Kim, J.-K.; Owens, T. G.; Ranwala, A. P.; Choi, Y. D.; Kochian, L. V.; Wu, R. J. Trehalose accumulation in rice plants confers high tolerance levels to different abiotic stresses. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 99, n. 25, p. 15898-15903, 2002. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.252637799>.

Germaine, K. J.; McGuinness, M.; Dowling, D. N. Improving phytoremediation through plant-associated bacteria. In: BRUIJN, F. J. de (ed.). *Molecular microbial ecology*

of the rhizosphere. Hoboken: J. Wiley, 2013. v. 2, p. 963-973. DOI: <https://doi.org/10.1002/9781118297674.ch91>.

Ghavami, N., Alikhani, H. A., Pourbabaei, A. A., and Besharati, H. (2017). Effects of two new siderophore-producing rhizobacteria on growth and iron content of maize and canola plants. *J. Plant Nutr.* 40, 736-746. doi: 10.1080/01904167.2016.1262409

Ghyselinck, J., Velivelli, S. L. S., Heylen, K., O'Herlihy, E., Franco, J., Rojas, M. et al. (2013). Bioprospecting in potato fields in the Central Andean Highlands: screening of rhizobacteria for plant growth-promoting properties. *Syst. Appl. Microbiol.* 36, 116-127. doi: 10.1016/j.syapm.2012.11.007

Giulietti, A.M., Harley, R.M., de Queiroz, L.P., Rapini, A. 2006. To set the scene. In: *Towards Greater Knowledge of the Brazilian Semi-arid Biodiversity*. de Queiroz, L. P., Rapini, A., Giulietti, A.M. Ministério da Ciência e Tecnologia. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, p. 48-90. 2004.

Glick, B. R. Plant growth-promoting bacteria: mechanisms and applications. *Scientifica*, ID 963401, Oct. 2012. DOI: <https://doi.org/10.6064/2012/963401>.

Gnanamanickam, Samuel & Immanuel, Ebenezar. (2006). Epiphytic bacteria, their ecology and functions. 10.1007/978-1-4020-4538-7_4.

Godinho, B. T. V. Uso de bactérias do gênero *Bacillus* na promoção de crescimento de plantas de milho em condições de déficit hídrico. 2020. 97 p. Tese (Doutorado em Microbiologia Agrícola) - Universidade Federal de Lavras, Lavras - MG, 2020.

Godinho, B.T.V., Tavares, A.N.G., Lana, U.G.P., Sousa, S.M., Paiva, C.A.O., Marriel, I.E., & Gomes, E.A. (2019). Isolamento e Potencial Uso de Bactérias do Gênero *Bacillus* na Promoção de Crescimento de Plantas em Condições de Déficit Hídrico. 24 p. : il. -- (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento / Embrapa Milho e Sorgo, ISSN 1679-0154; 192).

Gogoi and Tripathi, 2019. Gogoi A., Tripathi B. (2019). Disponível em: <https://www.indiaspend.com/42-indias-land-area-under-drought-worsening-farm-distress-in-election-year/>

Gomes, E. A., Lana, U. G. P., Alves, V. M. C., Oliveira-Paiva, C. A., Godinho, B. T. V., Sousa, S. M. Mecanismos das bactérias promotoras do crescimento de plantas na mitigação dos efeitos do déficit hídrico / – Sete Lagoas : Embrapa Milho e Sorgo, 2022. Documentos 267 - ISSN 1518-4277.

Gómez G., L.; Valero V., N.; Brigard C., R. Halotolerant/alkalophilic bacteria associated with the cyanobacterium *Arthrospira platensis* (Nordstedt) Gomont that promote early growth in *Sorghum bicolor* (L.) Moench. *Agronomía Colombiana*, v. 30, n. 1, p. 111-115, 2012.

González-Guerrero, M.; Benabdellah, K.; Ferrol, N.; Azcón-Aguilar, C. Mechanisms underlying heavy metal tolerance in arbuscular mycorrhizas. In: Azcón-Aguilar, C.; Barea, J.; Gianinazzi, S.; GianinazziPearson, V. (ed.). *Mycorrhizas functional*

processes and ecological impact. Heidelberg: Springer-Verlag, 2009. p. 107-122. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-540-879787_8.

- Gou, W.; Tian, L.; Ruan, Z.; Zheng, P.; Chen, F.; Zhang, L.; Cui, Z.; Pufan, Z.; Li, Z.; Mei, G.; Shi, W.; Lixin, Z.; Liu, J.; Hu, J. Accumulation of choline and glycine betaine and drought stress tolerance induced in maize (*Zea mays*) by three plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) strains. *Pakistan Journal of Botany*, v. 47, n. 2, p. 581-586, 2015.
- Gray, E. J.; Smith, D. L. Intracellular and extracellular PGPR: commonalities and distinctions in the plant-bacterium signaling processes. *Soil Biology and Biochemistry*, v. 37, n. 3, p. 395-412, Mar. 2005. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.08.030>.
- Groppa, M. D.; Benavides, M. P.; Zawoznik, M. S. Root hydraulic conductance, aquaporins and plant growth promoting microorganisms: a revision. *Applied Soil Ecology*, v. 61, p. 247-254, Oct. 2012. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2011.11.013>.
- Grover, M., Ali, S.Z., Sandhya, V., Rasul, A., Venkateswarlu, B. 2011. Role of microorganisms in adaptation of agriculture crops to abiotic stresses. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. 27, 1231–1240.
- Grover, M.; Ali, S. Z.; Sandhya, V.; Rasul, A.; Venkateswarlu, B. Role of microorganisms in adaptation of agriculture crops to abiotic stresses. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, v. 27, p. 1231-1240, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11274-010-0572-7>.
- Grover, M.; Bodhankar, S.; Maheswari, M.; Srinivasarao, C. Actinomycetes as mitigators of climate change and abiotic stress. In: SUBRAMANIAM, G.; ARUMUGAM, S.; RAJENDRAN, V. (ed.). *Growth promoting actinobacteria*. Singapore: Springer, 2016. p. 203-212. DOI: https://doi.org/10.1007/978-981-10-0707-1_13.
- Grover, M.; Madhubala, R.; Ali, S. Z.; Yadav, S. K.; Venkateswarlu, B. Influence of *Bacillus* spp. strains on seedling growth and physiological parameters of sorghum under moisture stress conditions. *Journal of Basic Microbiology*, v. 54, n. 9, p. 951-961, Sept. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12298-017-0449-4>.
- Grundy, F.J., Waters, D.A., Takova, T.Y. and Henkin, T.M. (1993), Identification of genes involved in utilization of acetate and acetoin in *Bacillus subtilis*. *Molecular Microbiology*, 10: 259-271. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2958.1993.tb01952.x>
- Gururani, M. A.; Upadhyaya, C. P.; Baskar, V.; Venkatesh, J.; Nookaraju, A.; Park, S. W. Plant growth-promoting rhizobacteria enhance abiotic stress tolerance in *Solanum tuberosum* through inducing changes in the expression of ROS-scavenging enzymes and improved photosynthetic performance. *Journal of Plant Growth Regulation*, v. 32, p. 245-258, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00344-012-9292-6>.
- Gururani, M. A.; Upadhyaya, C. P.; Strasser, R. J.; Yu, J. W.; Park, S. W. Evaluation of abiotic stress tolerance in transgenic potato plants with reduced expression of

PSII manganese stabilizing protein. *Plant Science*, v. 198, p. 7-16, Jan. 2013. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2012.09.014>.

Guo, S., Li, X., He, P., Ho, H., Wu, Y., and He, Y. (2015). Whole-genome sequencing of *Bacillus subtilis* XF-1 reveals mechanisms for biological control and multiple beneficial properties in plants. *J. Ind. Microbiol. Biotechnol.* 42, 925-937. doi: 10.1007/s10295-015-1612-y

Gusain, Y. S.; Singh, U. S.; Sharma, A. K. Bacterial mediated amelioration of drought stress in drought tolerant and susceptible cultivars of rice (*Oryza sativa* L.). *African Journal of Biotechnology*, v. 14, n. 9, p. 764-773, 2015. DOI: <https://doi.org/10.5897/AJB2015.14405>.

Haldenwang WG. The sigma factors of *Bacillus subtilis*. *Microbiol Rev.* 1995 Mar;59(1):1-30. doi: 10.1128/mr.59.1.1-30.1995

Hamaoui, B.; Abbadi, J. M.; Burdman, S.; Rashid, A.; Sarig, S.; Okon, Y. Effects of inoculation with *Azospirillum brasilense* on chickpeas (*Cicer arietinum*) and faba beans (*Vicia faba*) under different growth conditions. *Agronomie*, v. 21, n. 6/7, p. 553-560, Sept./Nov. 2001. DOI: <https://doi.org/10.1051/agro:2001144>.

Hamdia, M. A. E.; Shaddad, M. A. K.; Doaa, M. M. Mechanisms of salt tolerance and interactive effects of *Azospirillum brasilense* inoculation on maize cultivars grown under salt stress conditions. *Plant Growth Regulation*, v. 44, n. 2, p. 165-174, Oct. 2004. DOI: <https://doi.org/10.1023/B:GROW.0000049414.03099.9b>.

Hardoim, P. R.; Van Elsas, J. D. Properties of bacterial endophytes leading to maximized host fitness. In: BRUIJN, F. J. de (ed.). *Molecular microbial ecology of the rhizosphere*. Hoboken: J. Wiley, 2013. v. 1, p. 405-411. DOI: <https://doi.org/10.1002/9781118297674.ch37>.

Hardoim, P. R., Van Overbeek, L. S., and Van Elsas, J. D. (2008). Properties of bacterial endophytes and their proposed role in plant growth. *Trends Microbiol.* 16, 463-71. doi: 10.1016/j.tim.2008.07.008

Ha S Tran LS . 2014. Understanding plant responses to phosphorus starvation for improvement of plant tolerance to phosphorus deficiency by biotechnological approaches. *Critical Reviews in Biotechnology*34, 16–30.

Harshey, R. M. (2003). Bacterial motility on a surface: many ways to a common goal. *Ann. Rev. Microbiol.* 57, 249-273. doi: 10.1146/annurev.micro.57.030502.091014

Hasanuzzaman, M.; Nahar, K.; Gill, S. S.; Gill, R.; Fujita, M. Drought stress responses in plants, oxidative stress, and antioxidant defense. In: TUTEJA, N.; GILL, S. S. (ed.). *Climate change and plant abiotic stress tolerance*. Weinheim: J. Wiley, 2014. p. 209-249. DOI: <https://doi.org/10.1002/9783527675265.ch09>.

Hassani, M. A., Durán, P., and Hacquard, S. (2018). Microbial interactions within the plant holobiont. *Microbiome* 6:58. doi: 10.1186/s40168-018-0445-0

- Hayat, S.; Hayat, Q.; Alyemeni, M. N.; Wani, A. S.; Pichtel, J.; Ahmad, A. Role of proline under changing environments: a review. *Plant Signaling and Behavior*, v. 7, n. 11, p. 1456-1466, Nov. 2012. DOI: <https://doi.org/10.4161/psb.21949>.
- Hecker M, Völker U. Non-specific, general and multiple stress resistance of growth-restricted *Bacillus subtilis* cells by the expression of the sigmaB regulon. *Mol Microbiol.* 1998 Sep;29(5):1129-36. doi: 10.1046/j.1365-2958.1998.00977.x
- Heim, R. R., 2002: A Review of Twentieth-Century Drought Indices Used in the United States. *Bull. Amer. Meteor. Soc.*, 83, 1149–1166. doi: <https://doi.org/10.1175/1520-0477-83.8.1149>.
- Hernández I, Sergi Munné-Bosch, Linking phosphorus availability with photo-oxidative stress in plants, *Journal of Experimental Botany*, Volume 66, Issue 10, May 2015, Pages 2889–2900, <https://doi.org/10.1093/jxb/erv056>
- Hong, C.E., and Park, J. M. (2016). Endophytic bacteria as biocontrol agents against plant pathogens: current state-of-the-art. *Plant Biotechnol. Rep.*10, 353-357. doi:10.1007/s11816-016-0423-6
- Huang M., Fred Bernd Oppermann-Sanio, Alexander Steinbüchel. Biochemical and Molecular Characterization of the *Bacillus subtilis* Acetoin Catabolic Pathway. 1999, *Journal of Bacteriology*, 3837-3841, Vol.181, 12. doi:10.1128/jb.181.12.3837-3841.1999
- Huang, B.; Costa, M. Da; Jiang, Y. Research advances in mechanisms of turfgrass tolerance to abiotic stresses: from physiology to molecular biology. *Critical Review of Plant Science*, v. 33, n. 2/3, p. 141-189, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1080/07352689.2014.870411>.
- Huang, F. L., Zhang, Y., Zhang, L. P., Wang, S., Feng, Y., and Rong, N. H. (2019). Complete genome sequence of *Bacillus megaterium* JX285 isolated from *Camellia oleifera* rhizosphere. *Comput. Biol. Chem.* 79, 1-5. doi: 10.1016/j.compbiolchem.2018.12.024
- Huerta-Cepas, J., Forslund, K., Coelho, L. P., Szklarczyk, D., Jensen, L. J., Von Mering, C., and Bork, P. (2017). Fast genome-wide functional annotation through orthology assignment by eggNOG-mapper. *Mol. Biol. Evol.* 34, 2115-2122. doi: 10.1093/molbev/msx148
- Hussein, K. A., and Joo, J. H. (2015). Isolation and characterization of rhizomicrobial isolates for phosphate solubilization and indole acetic acid production. *J. Korean Soc. Appl. Bi.* 58, 847-55. doi: 10.1007/s13765-015-0114-y
- Ingo Schmidt, Olav Sliemers, Markus Schmid, Irina Cirpus, Marc Strous, Eberhard Bock, J. Gijss Kuenen, Mike S.M. Jetten, Aerobic and anaerobic ammonia oxidizing bacteria – competitors or natural partners?, *FEMS Microbiology Ecology*, Volume 39, Issue 3, March 2002, Pages 175–181, <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2002.tb00920.x>
- Jahn, L.; Hofmann, U.; Ludwig-Müller, J. Indole-3-Acetic Acid Is Synthesized by the Endophyte *Cyanoderma asteris* via a Tryptophan-Dependent and -Independent

Way and Mediates the Interaction with a Non-Host Plant. *Int. J. Mol. Sci.* 2021, 22, 2651. <https://doi.org/10.3390/ijms22052651>

Jaleel, C. A.; Manivannan, P.; Wahid, A.; Farooq, M.; Somasundaram, R.; Panneerselvam, R. Drought stress in plants: a review on morphological characteristics and pigments composition. *International Journal of Agriculture and Biology*, v. 11, p. 100-105, 2009.

Jensen, M.Ø.; Park, S.; Tajkhorshid, E.; Schulten, K. Energetics of glycerol conduction through aquaglyceroporin GlpF. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 2002, 99, 6731–6736.

Jha, C. K.; Saraf, M. Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): a review. *E3 Journal of Agricultural Research and Development*, v. 5, n. 2, p. 108-119, 2015. DOI: <http://dx.doi.org/10.13140/RG.2.1.5171.2164>.

Jha, P., Panwar, J., and Jha, P. N. (2018). Mechanistic insights on plant root colonization by bacterial endophytes: a symbiotic relationship for sustainable agriculture. *Environmental Sustainability* 1, 1-14. doi: 10.1007/s42398-018-0011-5

Jiao, F., Shi, X. R., Han, F. P., Yuan, Z.Y. 2016. Increasing aridity, temperature and soil pH induce soil C-N-P imbalance in grasslands. *Scientific Reports*. 6, 19601.

Jiang, C. H., Chen, Y., Yan, F., Fan, Z. H., and Guo, J. H. (2017). Whole-genome sequence of *Bacillus cereus* AR156, a potential biocontrol agent with high soilborne disease biocontrol efficacy and plant growth promotion. *Genome Announc.* 5:e00886-17. doi: 10.1128/genomeA.00886-17

Jirakkakul J, Khoiri AN, Duangfoo T, Dulsawat S, Sutheeworapong S, et al. Insights into the genome of *Methylobacterium* sp. NMS14P, a novel bacterium for growth promotion of maize, chili, and sugarcane. (2023) *PLOS ONE* 18(2): e0281505. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0281505>

Johnston-Monje, D., and Raizada, M.N. (2011). Conservation and diversity of seed associated endophytes in *Zea* across boundaries of evolution, Ethnography and Ecology. *PLoS One* 6:e20396. doi: 10.1371/journal.pone.0020396

Kai M, Haustein MF, Petri A, Scholz B, Piechulla B. Bacterial volatiles and their action potential. *Appl Microbiol Biotechnol* 2009; 81:1001–12.

Kang C. M., Brody M. S., Akbar S., Yang X., and Price C. W. Homologous pairs of regulatory proteins control activity of *Bacillus subtilis* transcription factor ζ B in response to environmental stress. *J. Bacteriol.* doi: <https://doi.org/10.1128/jb.178.13.3846-3853.1996>

Kappes RM, Kempf B, Kneip S, Boch J, Gade J, Meier-Wagner J, Bremer E. Two evolutionarily closely related ABC transporters mediate the uptake of choline for synthesis of the osmoprotectant glycine betaine in *Bacillus subtilis*. *Mol Microbiol.* 1999 Apr;32(1):203-16. doi: 10.1046/j.1365-2958.1999.01354.x. PMID: 10216873.

- Kasim, W.A., Gaafar, R.M., Abou-Ali, R.M., Omar, M.N., Hewait, H.M. 2016. Effect of biofilm forming plant growth promoting rhizobacteria on salinity tolerance in barley. *Annals of Agricultural Sciences*. 61:2, 217-227.
- Kashyap, B.K., Solanki, M.K., Pandey, A.K., Prabha, S., Kumar, P., Kumari, B. (2019). *Bacillus* as Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR): A Promising Green Agriculture Technology. In: Ansari, R., Mahmood, I. (eds) *Plant Health Under Biotic Stress*. Springer, Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-13-6040-4_11
- Kaur, G., & Asthir, B. (2017). Molecular responses to drought stress in plants. *Biologia plantarum*, 61(2), 201-209. doi: 10.1007/s10535-016-0700-9
- Kavamura, V. N., Santos, S. N., Silva, J. L., Parma, M. M., Ávila, L. A., Visconti, A., Zucchi, T. D., Taketani, R. G., Andreote, F. D., Melo, I. S. Screening of Brazilian cacti rhizobacteria for plant growth promotion under drought. *Microbiological Research*. Volume 168, Issue 4, 2013. Pages 183-191. ISSN 0944-5013. doi: 10.1016/j.micres.2012.12.002
- Kavamura, V. N., Santos, S. N., Taketani, R. G., Vasconcellos, R. L. F., and Melo, I. S. (2017). Draft Genome Sequence of Plant Growth-Promoting Drought-Tolerant *Bacillus* sp. Strain CMAA 1363 Isolated from the Brazilian Caatinga Biome. *Genome Announc*. 5:e01534-16. doi: 10.1128/genomeA.01534-16
- Khan, A. R., Park, G. S., Asaf, S., Hong, S. J., Jung, B. K., and Shin, J. H. (2017). Complete genome analysis of *Serratia marcescens* RSC-14: A plant growthpromoting bacterium that alleviates cadmium stress in host plants. *PLoS One* 12:e0171534. doi: 10.1371/journal.pone.0171534.
- Khan, M. M. A., Khatun, A., and Islam, M. T. (2016). Promotion of plant growth by phytohormone producing bacteria. Garg N, Aeron A. *Microbes in Action*. USA: Nova Science Publishers, 45-76.
- Khan, M. S., Zaidi, A., and Wani, P. A. (2007). Role of phosphate-solubilizing microorganisms in sustainable agriculture-a review. *Agron. Sustain. Dev.* 27, 29-43. doi: 10.1051/agro:2006011
- Kim, H.; Seomun, S.; Yoon, Y.; Jang, G. Jasmonic acid in plant abiotic stress tolerance and interaction with abscisic acid. *Agronomy*, v. 11, n. 9, article 1886, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy11091886>.
- Kim, S. Y., Song, H., Sang, M. K., Weon, H. Y., and Song, J. (2017). The complete genome sequence of *Bacillus velezensis* strain GH1-13 reveals agriculturally beneficial properties and a unique plasmid. *J. Biotechnol.* 259, 221-227. doi: 10.1016/j.jbiotec.2017.06.1206
- Kohler, J., Hernández, J. A., Caravaca, F., Roldán, A. 2008. Plant growth promoting rhizobacteria and arbuscular mycorrhizal fungi modify alleviation biochemical mechanisms in water stressed plants. *Functional Plant Biology*. 35, 141–151.
- Koskinen, P., Törönen, P., Nokso-Koivisto, J., and Holm, L. (2015). PANNZER: high-throughput functional annotation of uncharacterized proteins in an error-prone environment. *Bioinformatics* 31, 1544-1552. doi: 10.1093/bioinformatics/btu851

- Kolthoff, M., J.P., Göker, M. TYGS is an automated high-throughput platform for state-of-the-art genome-based taxonomy. *Nat Commun* 10, 2182 (2019). <https://doi.org/10.1038/s41467-019-10210-3>
- Koumoutsis A., Xiao-Hua Chen, Anke Henne, Heiko Liesegang, Gabriele Hitzeroth, Peter Franke, Joachim Vater, and Rainer Borriss. Structural and Functional Characterization of Gene Clusters Directing Nonribosomal Synthesis of Bioactive Cyclic Lipopeptides in *Bacillus amyloliquefaciens* Strain FZB42. *JOURNAL OF BACTERIOLOGY*, Feb. 2004, p. 1084–1096 Vol. 186, No. 4 DOI: 10.1128/JB.186.4.1084–1096.2004
- Ku Y, Xu G, Tian X, Xie H, Yang X, *et al.* (2018) Correction: Root colonization and growth promotion of soybean, wheat and Chinese cabbage by *Bacillus cereus* YL6. *PLOS ONE* 13(12): e0210035. doi: doi.org/10.1371/journal.pone.0210035
- Kuan, K. B., Othman, R., Rahim, K. A., and Shamsuddin, Z. H. (2016). Plant growthpromoting rhizobacteria inoculation to enhance vegetative growth, nitrogen fixation and nitrogen remobilisation of maize under greenhouse conditions. *PLoS One* 11: e0152478. doi: [10.1371/journal.pone.0152478](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0152478)
- Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C., and Tamura, K. (2018). MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Molecular biology and evolution*, 35, 1547-1549. doi: [10.1093/molbev/msy096](https://doi.org/10.1093/molbev/msy096)
- Kwak, Y. S., Bakker, P. A., Glandorf, D. C., Rice, J., Kloepper, J. W., & Lugtenberg, B. J. (2009). Systemic resistance induced by rhizosphere bacteria. In *PGPR: Biocontrol and Biofertilization* (pp. 89-118). Springer, Dordrecht.
- Lambrecht M, Okon Y, Broek AV, Vanderleyden J. Indole-3-acetic acid: a reciprocal molecule in bacteria-plant interactions. *Trends Microbiol* 2000;8(7):298–300.
- Lazarevic Vladimir, Abellan François-Xavier, Möller Siham Beggah, Karamata Dimitri, Mauël Catherine. Comparison of ribitol and glycerol teichoic acid genes in *Bacillus subtilis* W23 and 168: identical function, similar divergent organization, but different regulation The EMBL accession numbers for the nucleotide sequences reported in this paper are AJ313428, AJ318465, AJ318466, AJ318467, AJ318468, AJ318469 and AJ318470. 2002, *Microbiology*, 148, N 3, P 815-824. <https://doi.org/10.1099/00221287-148-3-815>
- Lemanceau, P., Barret, M., Blouin, M., Mazurier, S., and Pivato, B. (2018). Plant-Microorganism Interactions in the Rhizosphere. *Soils as a Key Component of the Critical Zone 6: Ecology* 6, 57-81. doi: [10.1002/9781119438274.ch4](https://doi.org/10.1002/9781119438274.ch4)
- Li S, Hong Liang, Zhiyan Wei, Haonan Bai, Mengyun Li, Qiqi Li, Meng Qu, Xihui Shen, Yao Wang, Lei Zhang. An Osmoregulatory Mechanism Operating through OmpR and LrhA Controls the Motile-Sessile Switch in the Plant Growth-Promoting Bacterium *Pantoea alhagi*. *Applied and Environmental Microbiology*, vol. 85, 10, 2019. <https://journals.asm.org/doi/abs/10.1128/aem.00077-19>

- Li R, Zhu H, Ruan J, Qian W, Fang X, Shi Z, Li Y, Li S, Shan G, Kristiansen K, Li S, Yang H, Wang J, Wang J: De novo assembly of human genomes with massively parallel short read sequencing. *Genome Res* 2010, doi: 10.1101/gr.097261.109
- Li Y, Xu S, Gao J, Pan S, Wang G. 2016. *Bacillus subtilis*-regulation of stomatal movement and instantaneous water use efficiency in *Vicia faba*. *Plant Growth Regul.* 78:43–55.
- Lim, Y. L., Yong, D., Ee, R., Krishnan, T., Tee, K. K., Yin, W. F., and Chan, K. G. (2015). Complete genome sequence of *Serratia fonticola* DSM 4576T, a potential plant growth promoting bacterium. *Res. J. Biotechnol.* 214, 43-44. doi: 10.1016/j.jbiotec.2015.09.005
- Lin, Y.; Watts, D. B.; Kloepper, J. W.; Feng, Y.; Torbert, H. A. Influence of plant growth-promoting rhizobacteria on corn growth under drought stress, *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, v. 51, n. 2, p. 250-264, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1080/00103624.2019.1705329>.
- Lindsay WL, Vlek PLG, Chien SH. Phosphate minerals. In: Dixon JB, Weed SB, editors. *Soil environment*. Madison: Soil Science Society of America; 1989. p. 1089–130.
- Lisar, Seyed Y. S., Rouhollah Motafakkerzad, Mosharraf M. Hossain and Ismail M. M. Rahman (2012). *Water Stress in Plants: Causes, Effects and Responses*, Water Stress, Prof. Ismail Md. Mofizur Rahman (Ed.), ISBN: 978-953-307-963-9.
- Liu, L.; Liu, Y.; Li, J.; Du, G.; Chen, J. Microbial production of hyaluronic acid: current state, challenges and perspectives. *Microbial Cell Factories*, v. 10, article 99, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1186/1475-2859-10-99>.
- Liu WT, Yang YL, Xu Y, Lamsa A, Haste NM, Yang JY, Ng J, Gonzalez D, Ellermeier CD, Straight PD, Pevzner PA, Pogliano J, Nizet V, Pogliano K, Dorrestein PC. Imaging mass spectrometry of intraspecies metabolic exchange revealed the cannibalistic factors of *Bacillus subtilis*. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2010 Sep 14;107(37):16286-90. doi: 10.1073/pnas.1008368107. Epub 2010 Aug 30. PMID: 20805502; PMCID: PMC2941286.
- Loper, J. E., and Gross, H. (2007). “Genomic analysis of antifungal metabolite production by *Pseudomonas fluorescens* Pf-5.” in *New Perspectives and Approaches in Plant Growth-Promoting Rhizobacteria Research*. Springer, Dordrecht, 265-278. doi: 10.1007/978-1-4020-6776-1_4
- Lucy M, Reed E, Glick BR. Applications of free living plant growth-promoting rhizobacteria. *Antonie Van Leeuwenhoek* 2004;86:1–25.
- Luo R, Liu B, Xie Y, Li Z, Huang W, Yuan J, He G, Chen Y, Pan Q, Liu Y, Tang J, Wu G, Zhang H, Shi Y, Liu Y, Yu C, Wang B, Lu Y, Han C, Cheung DW, Yiu SM, Peng S, Xiaoqian Z, Liu G, Liao X, Li Y, Yang H, Wang J, Lam TW, Wang J. SOAPdenovo2: an empirically improved memory-efficient short-read de novo assembler. *Gigascience.* 2012 Dec 27;1(1):18. doi: 10.1186/2047-217X-1-18. Erratum in: *Gigascience.* 2015;4:30. PMID: 23587118; PMCID: PMC3626529.

- Ma, J., Wang, C., Wang, H., Liu, K., Zhang, T., Yao, L., *et al.* (2018). Analysis of the complete genome sequence of *Bacillus atrophaeus* GQJK17 reveals its biocontrol characteristics as a plant growth-promoting rhizobacterium. *BioMed Res. Int.* 947:3542. doi: 10.1155/2018/9473542
- Maheshwari, D. K., Dheeman, S., and Agarwal, M. (2015). "Phytohormone-producing PGPR for sustainable agriculture." in *Bacterial metabolites in sustainable agroecosystem*, Springer, Cham, 159-182. doi: 10.1007/978-3-319-24654-3_7
- Malik, D. K.; Sindhu, S. S. Production of indole acetic acid by *Pseudomonas* sp.: effect of coinoculation with *Mesorhizobium* sp. Cicer on nodulation and plant growth of chickpea (*Cicer arietinum*). *Physiology and Molecular Biology of Plants*, v. 17, n. 1, p. 25-32, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12298-010-0041-7>.
- Mandon K, Osterås M, Boncompagni E, Trinchant JC, Spennato G, Poggi MC, Le Rudulier D. The *Sinorhizobium meliloti* glycine betaine biosynthetic genes (*betI/CBA*) are induced by choline and highly expressed in bacteroids. *Mol Plant Microbe Interact.* 2003 Aug;16(8):709-19. doi: 10.1094/MPMI.2003.16.8.709. PMID: 12906115.
- Marijuan, M. P.; Bosch, S. M. Ecophysiology of invasive plants: osmotic adjustment and antioxidants. *Trends in Plant Science*, v. 18, n. 12, p. 660-666, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.08.006>.
- Marschner H . 2012. *Mineral Nutrition of Higher Plants*. Academic Press, London.
- McNeil SD, Nuccio ML, Hanson AD. Betaines and related osmoprotectants. Targets for metabolic engineering of stress resistance. *Plant Physiol* 1999; 120:945–9.
- Mommer, L., Kirkegaard, J., and Van Ruijven, J. (2016). Root-root interactions: towards a rhizosphere framework. *Trends Plant Sci.* 21, 209-217. doi: 10.1016/j.tplants.2016.01.009
- Montoya, R. I. R., Cota, F. I. P., and De Los Santos Villalobos, S. (2019). Draft genome sequence of *Bacillus megaterium* TRQ8, a plant growth-promoting bacterium isolated from wheat (*Triticum turgidum* subsp. *durum*) rhizosphere in the Yaqui Valley, Mexico. *3 Biotech* 9:201. doi: 10.1007/s13205-019-1726-4
- Miethke M, Klotz O, Linne U, May JJ, Beckering CL, Marahiel MA. Ferri-bacillibactin uptake and hydrolysis in *Bacillus subtilis*. *Mol Microbiol.* 2006 Sep;61(6):1413-27. doi: 10.1111/j.1365-2958.2006.05321.x. Epub 2006 Aug 3. PMID: 16889643.
- Minaxi LN, Yadav RC, Saxena J. Characterization of multifaceted *Bacillus* sp. RM-2 for its use as plant growth promoting bioinoculant for crops grown in semi arid deserts. *Appl Soil Ecol* 2012;59:124–35.
- Molina-Heredia FP, Houee-Levin C, Berthomieu C, Touati D, Tremey E, Favaudon V, Adam V, Niviere V. Detoxification of superoxide without production of H₂O₂: antioxidant activity of superoxide reductase complexed with ferrocyanide. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2006 Oct 3;103(40):14750-5. Epub 2006 Sep 25.

- Mondal S., Krishnendu Pramanik, Sudip Kumar Ghosh, Priyanka Pal, Tanushree Mondal, Tithi Soren, Tushar Kanti Maiti. Unraveling the role of plant growth-promoting rhizobacteria in the alleviation of arsenic phytotoxicity: A review, *Microbiological Research*, Volume 250, 2021, 126809, ISSN 0944-5013, <https://doi.org/10.1016/j.micres.2021.126809>.
- Morimoto, Y.V.; Minamino, T. Estrutura e função do motor flagelar bacteriano bidirecional. *Biomoléculas* 2014, 4, 217-234. <https://doi.org/10.3390/biom4010217>
- Mus, F., Crook, M. B., Garcia, K., Costas, A. G., Geddes, B. A., Kouri, E. D. et al. (2016). Symbiotic nitrogen fixation and the challenges to its extension to nonlegumes. *Appl. Environ. Microbiol.* 82, 3698-3710. doi: 10.1128/AEM.01055-16
- Mydel P, Takahashi Y, Yumoto H, Sztukowska M, Kubica M, Gibson FC 3rd, Kurtz DM Jr, Travis J, Collins LV, Nguyen KA, Genco CA, Potempa J. Roles of the host oxidative immune response and bacterial antioxidant rubrerythrin during *Porphyromonas gingivalis* infection. *PLoS Pathog.* 2006 Jul;2(7):e76.
- Naseem, H.; Bano, A. Role of plant growth-promoting rhizobacteria and their exopolysaccharide in drought tolerance of maize. *Journal of Plant Interactions*, v. 9, n. 1, p. 689-701, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1080/17429145.2014.902125>.
- Naveed, M.; Mitter, B.; Reichenauer, T. G.; Wieczorek, K.; Sessitsch, A. Increased drought stress resilience of maize through endophytic colonization by Burkholderia phytofirmans PsJN and Enterobacter sp. FD17. *Environmental and Experimental Botany*, v. 97, p. 30-39, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.09.014>.
- Naylor, D., Coleman-Derr, D. 2018. Drought Stress and Root-Associated Bacterial Communities. *Frontiers in Plant Science*. 8, e2223. doi:10.3389/fpls.2017.02223
- Nazir, N., Kamili, A. N., Shah, D. (2018). Mechanism of Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR) in enhancing plant growth-A Review. *Int. J. Eng. Res. Manag. Technol.* 8, 709-721.
- Ngumbi, E.; Kloepper, J. Bacterial-mediated drought tolerance: current and future prospects. *Applied Soil Ecology*, v. 105, p. 109-125, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.04.009>.
- Nguyen, V. H.; Klai, N.; Nguyen, T. D.; Tyagi, R. D. Impact of extraction methods on bio-flocculants recovered from backwashed sludge of bio-filtration unit. *Journal of Environmental Economic Management*, v. 180, p. 344-350, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2016.05.051>.
- Nguyen, V.H., Klai, N., Nguyen, T.D., Tyagi, R.D. 2016. Impact of extraction methods on bio-flocculants recovered from backwashed sludge of bio-filtration unit. *Journal of Environmental Economics and Management*. 180, 344–350.
- Niazi, A., Manzoor, S., Asari, S., Bejai, S., Meijer, J., and Bongcam-Rudloff, E. (2014). Genome analysis of *Bacillus amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* UCMB5113: a

rhizobacterium that improves plant growth and stress management. PLoS One 9:e104651. doi: 10.1371/journal.pone.0104651

Niu, X.; Song, L.; Xiao, Y.; Ge, W. Drought-tolerant plant growth-promoting rhizobacteria associated with foxtail millet in a semi-arid agroecosystem and their potential in alleviating drought stress. *Frontiers in Microbiology*, v. 8, article 2580, 2018. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02580>.

Niu YF Chai RS Jin GL Wang H Tang CX Zhang YS . 2013. Responses of root architecture development to low phosphorus availability: a review. *Annals of Botany* 112, 391–408.

Nocker, A., Fernández, P. S., Montijn, R., Schuren, F. Effect of air drying on bacterial viability: A multiparameter viability assessment. *Journal of Microbiological Methods*. Volume 90, Issue 2, 2012, Pages 86-95. ISSN: 0167-7012. doi: 10.1016/j.mimet.2012.04.015.

Noori F., Etesami H., Noori S., Forouzan E., Jouzani, G. S., Malboobi, M. A. Whole genome sequence of *Pantoea agglomerans* ANP8, a salinity and drought stress-resistant bacterium isolated from alfalfa (*Medicago sativa* L.) root nodules, *Biotechnology Reports*, Volume 29, 2021, e00600, ISSN 2215-017X, doi: <https://doi.org/10.1016/j.btre.2021.e00600>.

Nouha, K., Hoang, N., Tyagi, R.D. 2016. Fourier transform infrared spectroscopy and liquid chromatography mass spectrometry study of extracellular polymer substances produced on secondary sludge fortified with crude glycerol. *Journal of Material Science Engineering*. 5:240. doi:10.4172/2169-0022.1000240

Nouha, K.; Hoang, N.; Tyagi, R. D. Fourier transform infrared spectroscopy and liquid chromatography mass spectrometry study of extracellular polymer substances produced on secondary sludge fortified with crude glycerol. *Journal of Material Science & Engineering*, v. 5, n. 3, article 100240, 2016. DOI: <https://doi.org/10.4172/2169-0022.1000240>.

Nunkaew, T.; Kantachote, D.; Nitoda, T.; Kanzaki, H.; Ritchie, R. J. Characterization of exopolymeric substances from selected *Rhodospseudomonas palustris* strains and their ability to adsorb sodium ions. *Carbohydrate Polymers*, v. 115, p. 334-341, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2014.08.099>.

Nystrom T. Oxidation of bacterial proteome in response to starvation. *Methods Biochem Anal*. 2006;49:89-95.

Olanrewaju, O.S., Ayilara, M.S., Ayangbenro, A.S. et al. Genome Mining of Three Plant Growth-Promoting *Bacillus* Species from Maize Rhizosphere. *Appl Biochem Biotechnol* 193, 3949–3969 (2021). <https://doi.org/10.1007/s12010-021-03660-3>

Oliveira, A. L. M., Urquiaga, S., and Baldani, J. I. (2003). Processos e mecanismos envolvidos na influência de microrganismos sobre o crescimento vegetal. *Seropédica: Embrapa Agrobiologia*, 40, (Embrapa Agrobiologia. Documentos, 161).

- Oliveira, D. A., Duda, G.P., Mende, A.M.S., de Oliveira, R.A., Fernandes, M.B. 2008. Caracterização química do solo em uma área de implantação do projeto de recuperação de áreas degradadas da jica no município de Pedro Avelino-RN. *Caatinga*. 21:1, 179-188.
- Omar, S. A. The role of rock phosphate solubilizing fungi and vesicular arbuscular mycorrhiza (VAM) in growth of wheat plants fertilized with rock phosphate. *World J Microbiol Biotechnol* 1998; 14:211–9.
- Öpik, H.; Rolfe, S. A. *The physiology of flowering plants*. 4th ed. Cambridge: University Press, 2005. 191 p.
- Osteras M, Boncompagni E, Vincent N, Poggi MC, Le Rudulier D. Presence of a gene encoding choline sulfatase in *Sinorhizobium meliloti* bet operon: choline-O-sulfate is metabolized into glycine betaine. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 1998 Sep 15;95(19):11394-9. doi: 10.1073/pnas.95.19.11394. PMID: 9736747; PMCID: PMC21653.
- Overbeek, R., Olson, R., Pusch, G. D., Olsen, G. J., Davis, J. J., Disz, T., *et al.* (2014). The SEED and the Rapid Annotation of microbial genomes using Subsystems Technology (RAST). *Nucleic Acids Res*. 42, D206-D214. doi: 10.1093/nar/gkt1226
- Overvoorde, P., Fukaki, H., and Beeckman, T. (2010). Auxin control of root development. *CSH Perspect. Biol*. 2:a001537. doi: 10.1101/cshperspect.a001537
- Pan, L., Chen, J., Ren, S. *et al.* Complete genome sequence of *Mycobacterium Myazh01*, an endophytic bacterium, promotes plant growth and seed germination isolated from flower stalk of *Doritaenopsis*. *Arch Microbiol* 202, 1965–1976 (2020). <https://doi.org/10.1007/s00203-020-01924-w>
- Park S, Jung D, O'Brien B, Ruffini J, Dussault F, Dube-Duquette A, Demontier É, Lucier JF, Malouin F, Dufour S, Ronholm J. Comparative genomic analysis of *Staphylococcus aureus* isolates associated with either bovine intramammary infections or human infections demonstrates the importance of restriction-modification systems in host adaptation. *Microb Genom*. 2022 Feb;8(2):000779. doi: 10.1099/mgen.0.000779. PMID: 35179459; PMCID: PMC8942034.
- Pal, K. K.; Tilak, K. V.; Saxena, A. K.; Dey, R.; Singh, C. S. Suppression of maize root diseases caused by *Macrophomina phaseolina*, *Fusarium moniliforme* and *Fusarium graminearum* by plant growth promoting rhizobacteria. *Microbiological Research*, v. 156, n. 3, p. 209-223, 2001. DOI: <https://doi.org/10.1078/0944-5013-00103>.
- Parnell, J. J., Berka, R., Young, H. A., Sturino, J. M., Kang, Y., Barnhart, D. M., and Dileo, M. V. (2016). From the lab to the farm: an industrial perspective of plant beneficial microorganisms. *Front. Plant Sci*. 7:1110. doi: 10.3389/fpls.2016.01110
- Paterniani, Ernesto. *Agricultura sustentável nos trópicos*. Estudos Avançados: Dossiê Desenvolvimento Rural, São Paulo, v. 15, n. 43, p. 303-326, 2001. doi: 10.1590/S0103-40142001000300023

- Pathma, J., Kennedy, R. K., and Sakthivel, N. (2011). "Mechanisms of fluorescent pseudomonads that mediate biological control of phytopathogens and plant growth promotion of crop plants." in *Bacteria in agrobiolgy: Plant growth responses*. Springer, Berlin, Heidelberg, 77-105. doi: 10.1007/978-3-642-20332-9_4
- Pawlak, K.; Kołodziejczak, M. The Role of Agriculture in Ensuring Food Security in Developing Countries: Considerations in the Context of the Problem of Sustainable Food Production. *Sustainability* 2020, 12, 5488. doi: <https://doi.org/10.3390/su12135488>
- Peng, J., Wu, D., Liang, Y., and Guo, Y. B. (2019). Disruption of *acdS* gene reduces plant growth promotion activity and maize saline stress resistance by *Rahnella aquatilis* HX2. *J. Basic Microbiol.* 59, 402–411. doi: 10.1002/jobm.201800510
- Pérez-Miranda, S., Cabirol, N., George-Téllez, R., Zamudio-Rivera, L. S., F.J. Fernández. O-CAS, a fast and universal method for siderophore detection. *Journal of Microbiological Methods*. Volume 70, Issue 1, 2007, Pages 127-131, ISSN 0167-7012. doi: <https://doi.org/10.1016/j.mimet.2007.03.023>.
- Piddock LJ. Multidrug-resistance efflux pumps - not just for resistance. *Nat Rev Microbiol.* 2006 Aug;4(8):629-36. doi: 10.1038/nrmicro1464. PMID: 16845433.
- Pinter, I. F., Salomon, M. V., Berli, F., Bottini, R., and Piccoli, P. (2017). Characterization of the As (III) tolerance conferred by plant growth promoting rhizobacteria to in vitro-grown grapevine. *Appl. Soil Ecol.* 109, 60-68. doi: 10.1016/j.apsoil.2016.10.003
- Posada, D. (2008). jModelTest: phylogenetic model averaging. *Mol. Biol. Evol.* 25, 1253-1256. doi: 10.1093/molbev/msn083
- Potvin E., François Sanschagrín, Roger C. Levesque. Sigma factors in *Pseudomonas aeruginosa*, *FEMS Microbiology Reviews*, Volume 32, Issue 1, January 2008, Pages 38–55, <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2007.00092.x>
- Poudel, M.; Mendes, R.; Costa, L. A. S.; Bueno, C. G.; Meng, Y.; Folimonova, S. Y.; Garrett, K. A.; Martins, S. J. The role of plant-associated bacteria, fungi, and viruses in drought stress mitigation. *Frontiers in Microbiology*, v. 12, 743512, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.743512>.
- Pretty, J., & Bharucha, Z. P. 2014. Sustainable intensification in agricultural systems. *Annals of Botany*, 1-26. Oxford University Press.
- Price C. W. Protective function and regulation of the general stress response in *Bacillus subtilis* and related gram-positive bacteria *Bacterial stress responses*. Storz G. and Hengge-Aronis R. 2000 179 -197 American Society for Microbiology Washington, D.C.
- Promega. Technical Manual: Wizard® Genomic DNA Purification Kit. 2014. [Access: 08 jul 2016]. Available at: <https://www.promega.com.br/resources/protocols/technical-manuals/0/wizard-genomic-dna-purification-kit-protocol/>

- Pseudomonas* model strains WCS358, WCS374 and WCS417. BMC genomics 16:539. doi: 10.1186/s12864-015-1632-z
- Qin, Y., Han, Y., Yu, Y., Shang, Q., Zhang, B., and Li, P. (2015). Complete genome sequence of *Bacillus amyloliquefaciens* L-S60, a plant growth-promoting and antifungal bacterium. J. Biotechnol. 212, 67-68. doi: 10.1016/j.jbiotec.2015.08.008
- Quainoo, S., Coolen, J. P., van Hijum, S. A., & Huynen, M. A. (2017). Whole-genome sequencing of bacterial pathogens: the future of nosocomial outbreak analysis. Clinical microbiology reviews, 30(4), 1015-1063.
- Ramakrishna, W.; Yadav, R.; Li, K. Plant growth promoting bacteria in agriculture: Two sides of a coin. Appl. Soil Ecol. 2019, 138, 10–18.
- Rao, N. N., and A. Torriani. 1990. Molecular aspects of phosphate transport in *Escherichia coli*. Mol. Microbiol. 4:1083-1090.
- Ray, D. K., Mueller, N. D., West, P. C., & Foley, J. A. (2013). Yield Trends Are Insufficient to Double Global Crop Production by 2050. PLoS One, 8(6), e66428.
- Reina-Bueno, M.; Argandoña, M.; Nieto, J. J.; Hidalgo-García, A.; IglesiasGuerra, F.; Delgado, M. J.; Vargas, C. Role of trehalose in heat and desiccation tolerance in the soil bacterium *Rhizobium etli*. BMC Microbiology, v. 12, article 207, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1186/1471-2180-12-207>.
- Remigi, P., Zhu, J., Young, J. P. W., and Masson-Boivin, C. (2016). Symbiosis within symbiosis: evolving nitrogen-fixing legume symbionts. Trends Microbiol. 24, 63-75. doi: 10.1016/j.tim.2015.10.007
- Reniere M.L., Torres V. J., Eric P. Skaar 2007. Intracellular metalloporphyrin metabolism in *Staphylococcus aureus*. Biometals DOI 10.1007/s10534-006-9032-0
- Ribeiro, V. P.; Marriel, I. E.; Sousa, S. M.; Lana, U. G. P.; Mattos, B. B.; Oliveira, C. A.; Gomes, E. A. Endophytic *Bacillus* strains enhance pearl millet growth and nutrient uptake under low-P. Brazilian Journal of Microbiology, v. 49S, p. 40-46, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.bjm.2018.06.005>.
- Richardson, A.E. (2001). Prospects for using soil microorganisms to improve the acquisition of phosphorus by plants. Funct. Plant Biol. 28, 897-906. doi: 10.1071/PP01093
- Rodriguez, H., Gonzalez, T., Goire, I., & Bashan, Y. (2004). Gluconic acid production and phosphate solubilization by the plant growth-promoting bacterium *Azospirillum* spp. Naturwissenschaften, 91(11), 552-555.
- Rossi, F., Potrafka, R. M., Pichel, F. G., and de Philippis, R. (2012). The role of the exopolysaccharides in enhancing hydraulic conductivity of biological soil crusts. Soil Biol. Biochem. 46, 33-40. doi: 10.1016/j.soilbio.2011.10.016
- Rowland BM, Grossman TH, Osburne MS, Taber HW. Sequence and genetic organization of a *Bacillus subtilis* operon encoding 2,3-dihydroxybenzoate

biosynthetic enzymes. *Gene*. 1996 Oct 31;178(1-2):119-23. doi: 10.1016/0378-1119(96)00349-6. PMID: 8921902.

Rowland BM, Taber HW. Duplicate isochorismate synthase genes of *Bacillus subtilis*: regulation and involvement in the biosyntheses of menaquinone and 2,3-dihydroxybenzoate. *J Bacteriol*. 1996 Feb;178(3):854-61. doi: 10.1128/jb.178.3.854-861.1996. PMID: 8550523; PMCID: PMC177735.

Rozco-Mosqueda, M. Del C.; Duan, J.; Dibernardo, M.; Zetter, Z.; Campos García, J.; Glick, B. R.; Santoyo, G. The production of ACC deaminase and trehalose by the plant growth promoting bacterium *Pseudomonas* sp. UW4 synergistically protect tomato plants against salt stress. *Frontiers in Microbiology*, v. 10, article 1392, 2019. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01392>.

Ryan, R. P., Germaine, K., Franks, A., Ryan, D. J., Dowling, D. N. (2008). Bacterial endophytes: recent developments and applications. *FEMS Microbiol. Lett.* 278, 1-9. doi: 10.1111/j.1574-6968.2007.00918.x

Ryu, C. M., Farag, M. A., Hu, C. H., Reddy, M. S., Wei, H. X., Paré, P. W., and Kloepper, J. W. (2003). Bacterial volatiles promote growth in *Arabidopsis*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100, 4927-4932. doi: 10.1073/pnas.0730845100

Sah, S. K.; Reddy, K. R.; Li, J. Abscisic acid and abiotic stress tolerance in crop plants. *Frontiers in Plant Science*, v, 7, article 71, 2016. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00571>.

Saha, M., Sarkar, S., Sarkar, B., Sharma, B.K., Bhattacharjee, S., Tribedi, P. 2016. Microbial siderophores and their potential applications: a review. *Environmental Science and Pollution Research*. 23, 3984–3999.

Saini, R., Kumar, V., Dudeja, S. S., and Pathak, D. V. (2015). Beneficial effects of inoculation of endophytic bacterial isolates from roots and nodules in chickpea. *Int. J. Curr. Microbiol. Appl. Sci.* 4, 207-221.

Salehi-Lisar, S.Y., Bakhshayeshan-Agdam, H. (2016). Drought Stress in Plants: Causes, Consequences, and Tolerance. In: Hossain, M., Wani, S., Bhattacharjee, S., Burritt, D., Tran, LS. (eds) *Drought Stress Tolerance in Plants*, Vol 1. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28899-4_1

Salomon, M. V.; Bottini, R.; Souza Filho, G. A. De; Cohen, A. C.; Moreno, D.; Gil, M.; Piccoli, P. Bacteria isolated from roots and rhizosphere of *Vitis vinifera* retard water losses, induce abscisic acid accumulation and synthesis of defense-related terpenes in in vitro cultured grapevine. *Physiologia Plantarum*, v. 151, n. 4, p. 359-374, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1111/ppl.12117>.

Sandhya, V., Grover, M., Reddy, G., Venkateswarlu, B. 2009. Alleviation of drought stress effects in sunflower seedlings by the exopolysaccharides producing *Pseudomonas putida* strain GAP-P45. *Biology and Fertility of Soils*. 46, 17–26.

Sandhya, V.; Ali, S. Z.; Grover, M.; Reddy, G.; Venkateswarlu, B. Effect of plant growth promoting *Pseudomonas* spp. on compatible solutes, antioxidant status and plant

growth of maize under drought stress. *Plant Growth Regulation*, v. 62, p. 21-30, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10725-010-9479-4>.

Santana, S.R.A., Voltolini, T.V., Antunes, G.R., da Silva, V.M., Simões, W.L., Morgante, C.V., de Freitas, A.D.S., Chaves, A.R.M., Aidar, S.T., Fernandes-Júnior, P.I., 2020. Inoculation of plant growth-promoting bacteria attenuates the negative effects of drought on sorghum. *Arch. Microbiol.* <https://doi.org/10.1007/s00203-020-01810-5>

Santoyo, G., Moreno-Hagelsieb, G., del Carmen Orozco-Mosqueda, M., and Glick, B. R. (2016). Plant growth-promoting bacterial endophytes. *Microbiol. Res.* 183, 92-99. doi: 10.1016/j.micres.2015.11.008

Saraf M, Rajkumar S, Saha T. Perspectives of PGPR in Agri-Ecosystems. In: Maheshwari DKK, editor. *Bacteria in agrobiolgy: crop systems*. Heidelberg: Springer-Verlag; 2011. p. 361–85.

Sardans, J., Peñuelas, J., Estiarte, M. 2006. Warming and drought alter soil phosphatase activity and soil P availability in a Mediterranean shrubland. *Plant Soil.* 289, 227–238.

Sarkar, J.; Chakraborty, B.; Chakraborty, U. Plant growth promoting rhizobacteria protect wheat plants against temperature stress through antioxidant signaling and reducing chloroplast and membrane injury. *Journal of Plant Growth Regulation*, v. 37, p. 1396-1412, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00344-018-9789-8>.

Sasse, J., Martinoia, E., and Northen, T. (2018). Feed your friends: do plant exudates shape the root microbiome?. *Trends Plant Sci.* 23, 25-41 doi: 10.1016/j.tplants.2017.09.003

Shao, J. Xu, Z. Zhang, N., Shen, Q., Zhang, R. (2015). Contribution of indole-3-acetic acid in the plant growth promotion by the rhizospheric strain *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9. *Biology and fertility of soils*, 51(3), 21-330.

Schlechter R. O., Miebach M., Mitja N.P. Remus-Emsermann. Driving factors of epiphytic bacterial communities: A review, *Journal of Advanced Research*, Volume 19, 2019, Pages 57-65, ISSN 2090-1232, doi: <https://doi.org/10.1016/j.jare.2019.03.003>.

Scholz R, Molohon KJ, Nachtigall J, Vater J, Markley AL, Süßmuth RD, Mitchell DA, Borriss R. Plantazolicin, a novel microcin B17/streptolysin S-like natural product from *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42. *J Bacteriol.* 2011 Jan;193(1):215-24. doi: 10.1128/JB.00784-10. Epub 2010 Oct 22. PMID: 20971906; PMCID: PMC3019963.

Seemann, T. (2014). Prokka: rapid prokaryotic genome annotation. *Bioinformatics*, 30, 2068-2069. doi: 10.1093/bioinformatics/btu153

See-Too, W. S., Lim, Y. L., Ee, R., Convey, P., Pearce, D. A., Yin, W. F., and Chan, K. G. (2016). Complete genome of *Pseudomonas* sp. strain L10. 10, a psychrotolerant biofertilizer that could promote plant growth. *J. Biotechnol.* 222, 84-85. doi: 10.1016/j.jbiotec.2016.02.017

- Setubal, J.C., Almeida, N.F., Wattam, A.R. (2018). Comparative Genomics for Prokaryotes. In: Setubal, J., Stoye, J., Stadler, P. (eds) Comparative Genomics. Methods in Molecular Biology, vol 1704. Humana Press, New York, NY. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-7463-4_3
- Sgibnev AV. Mechanisms for survival of bacteria in oxidative stress and iron ions deficiency. *Zh Mikrobiol Epidemiol Immunobiol.* 2006 Jul-Aug;(4):20-2.
- Shankar, M., Ponraj, P., Ilakiam, D., Rajendhran, J., and Gunasekaran, P. (2012). Genome sequence of the plant growth-promoting bacterium *Enterobacter cloacae* GS1. *J. Biotechnol.* 194-4479. doi: 10.1128/JB.00964-12
- Shintu, P. V.; Jayaram, K. M. Phosphate solubilising bacteria (*Bacillus polymyxa*) an effective approach to mitigate drought in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Tropical Plant Research*, v. 2, n. 1, p. 17-22, 2015.
- Sindhu S. S, Dadarwal K. R. Chitinolytic and cellulolytic *Pseudomonas* sp. antagonistic to fungal pathogens enhances nodulation by *Mesorhizobium* sp. Cicer in chickpea. *Microbiol Res* 2001; 156:353–8.
- Singh, R., Paul, D., Jain, R.K. 2006. Biofilms: implications in bioremediation. *Trends in Microbiology.* 14, 389-397.
- Skaar EP, Gaspar AH, Schneewind O (2004a) IsdG and IsdI, heme-degrading enzymes in the cytoplasm of *Staphylococcus aureus*. *J Biol Chem* 279:436–443
- Skaar EP, Humayun M, Bae T, DeBord KL, Schneewind O. Iron-source preference of *Staphylococcus aureus* infections. *Science.* 2004 Sep 10;305(5690):1626-8.
- Skaar EP, Schneewind O. 2004-b Iron-regulated surface determinants (Isd) of *Staphylococcus aureus*: stealing iron from heme. *Microbes and Infection* 6 (2004) 390–397
- Sousa, S. M. De; Oliveira, C. A.; Andrade, D. L.; Carvalho, C. G.; Ribeiro, V. P.; Pastina, M. M.; Gomes, E. A. Tropical *Bacillus* strains inoculation enhances maize root surface area, dry weight, nutrient uptake and grain yield. *Journal of Plant Growth Regulation*, v. 40, p. 867-877, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00344-020-10146-9>.
- Souto, P.C., Souto, J.S., de Miranda, J.R.P., dos Santos, R.V., Alves, A.R. 2008. Comunidade microbiana e mesofauna edáficas em solo sob caatinga no semi-árido da Paraíba. *Revista Brasileira de Ciência do Solo.* 32:32, 151-160.
- Souza Rd, Ambrosini A, Passaglia LM. Plant growth-promoting bacteria as inoculants in agricultural soils. *Genet Mol Biol.* 2015 Dec;38(4):401-19. doi: 10.1590/S1415-475738420150053. Epub 2015 Nov 3. PMID: 26537605; PMCID: PMC4763327.
- Spaepen, S.; Vanderleyden, J.; Remans, R. Indole-3-acetic acid in microbial and microorganism-plant signaling. *FEMS Microbiology Reviews*, v. 31, n. 4, p. 425-448, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2007.00072.x>.

- Stein T, Düsterhus S, Stroh A, Entian KD. Subtilosin production by two *Bacillus subtilis* subspecies and variance of the sbo-alb cluster. *Appl Environ Microbiol.* 2004 Apr;70(4):2349-53. doi: 10.1128/AEM.70.4.2349-2353.2004. PMID: 15066831; PMCID: PMC383111.
- Suárez, R.; Wong, A.; Ramírez, M.; Barraza, A.; Orozco, M. D. C.; Cevallos, M. A.; Lara, M.; Hernandez, G.; Iturriaga, G. Improvement of drought tolerance and grain yield in common bean by overexpressing trehalose-6-phosphate synthase in rhizobia. *Molecular PlantMicrobe Interactions*, v. 21, n. 7, p. 958-966, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1094/MPMI-21-7-0958>.
- Suarez C., Stefan Ratering, Torsten Hain, Moritz Fritzenwanker, Alexander Goesmann, Jochen Blom, Trinad Chakraborty, Boyke Bunk, Cathrin Spröer, Jörg Overmann, Sylvia Schnell, "Complete Genome Sequence of the Plant Growth-Promoting Bacterium *Hartmannibacter diazotrophicus* Strain E19T", *International Journal of Genomics*, vol. 2019, Article ID 7586430, 12 pages, 2019. <https://doi.org/10.1155/2019/7586430>
- Sugawara, M., Epstein, B., Badgley, B. D., Unno, T., Xu, L., Reese, J., ... & Denny, T. P. (2013). Comparative genomics of the core and accessory genomes of 48 *Pseudomonas* strains including insights into evolution and niche adaptation. *Genome biology and evolution*, 5(9), 1917-1934.
- Sukumar, P., Legue, V., Vayssieres, A., Martin, F., Tuskan, G. A., and Kalluri, U.C. (2013). Involvement of auxin pathways in modulating root architecture during beneficial plant-microorganism interactions. *Plant. Cell. Environ.* 36, 909-919. doi: 10.1111/pce.12036
- Sun, B.; Zhang, L.; Yang, L.; Zhang, F.; Norse, D.; Zhu, Z. Agricultural non-point source pollution in China: causes and mitigation measures. *Ambio*, v. 41, n. 4, p. 370-379, 2012.
- Suriyagoda, L.D.B., Ryan, M.H., Renton, M., Lambers, H. 2014. Plant responses to limited moisture and phosphorus availability: a meta-analysis. *Advances in Agronomy*. 124, 143–200.
- Taiz, L., and Zeiger, E. (2013). *Fisiologia Vegetal*. 5. ed. Porto Alegre: Artmed.
- Taghavi, S., Wu, X., Ouyang, L., Zhang, Y. B., Stadler, A., Mccorkle, S., and Van Der Lelie, D. (2015). Transcriptional responses to sucrose mimic the plant-associated life style of the plant growth promoting endophyte *Enterobacter* sp. 638. *PLoS One* 10:e0115455. doi: 10.1371/journal.pone.0115455
- Tahir, H. A., Gu, Q., Wu, H., Raza, W., Hanif, A., Wu, L., and Gao, X. (2017). Plant growth promotion by volatile organic compounds produced by *Bacillus subtilis* SYST2. *Front. Microbiol.* 8:171. doi: 10.3389/fmicb.2017.00171
- Tahir, M., Khalid, U., Khan, M. B., Shahid, M., Ahmad, I., Akram, M., et al. (2019). Auxin and 1-Aminocyclopropane-1-Carboxylate Deaminase Activity Exhibiting Rhizobacteria Improved Maize Quality and Productivity under Drought Conditions. *Int. J. Agric. Biol.* 21, 943-954. doi: 10.17957/IJAB/15.0979

- Tasaki, S., Nakayama, M., Shoji, W., 2017. Morphologies of *Bacillus subtilis* communities responding to environmental variation. *Dev. Growth Differ.* 59, 369–378.
- Thakur, P.; Kumar, S.; Malik, J. A.; Berger, J. D.; Nayyar, H. Cold stress effects on reproductive development in grain crops: an overview. *Environmental and Experimental Botany*, v. 67, n. 3, p. 429-443, Jan. 2010. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2009.09.004>.
- The impact of natural hazards and disasters on agriculture and food security and nutrition: a call for action to build resilient livelihoods. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2015. Disponível em: <<http://www.fao.org/3/a-i4434e.pdf>>. Acesso em: 16 set. 2021.
- Tilman, D., Balzer, C., Hill, J., & Befort, B. L. (2011). Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(50), 20260-20264.
- Timmusk, S.; El-Daim, I. A. A.; Copolovici, L.; Tanilas, T.; Kannaste, A.; Behers, L.; Nevo, E.; Seisenbaeva, G.; Stenstrom, E.; Niinemets, U. Drought-tolerance of wheat improved by rhizosphere bacteria from harsh environments: enhanced biomass production and reduced emissions of stress volatiles. *PLoS ONE*, v. 9, n. 5, e96086, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0096086>.
- Timmusk, S.; Nevo, E. Plant root associated biofilms. In: Maheshwari, D. K. (ed.). *Bacteria in agrobiolgy: plant nutrient management*. Berlin: Springer Verlag, 2011. v. 3, p. 285-300.
- Tiwari, S., Prasad, V., and Lata, C. (2019). “*Bacillus*: Plant Growth Promoting Bacteria for Sustainable Agriculture and Environment.” in *New and Future Developments in Microbial Biotechnology and Bioengineering*, Elsevier, 43-55. doi: 10.1016/B978-0-444-64191-5.00003-1
- Torriani, A. 1959. Influence of inorganic phosphate in the formation of phosphatases by *Escherichia coli*. *Biochim. Biophys. Acta*38:460-469.
- Uhlich GA, Wonderling LD, Luchansky JB. Analyses of the putative Crp/Fnr family of transcriptional regulators of a serotype 4b strain of *Listeria monocytogenes*. *Food Microbiol.* 2006 May;23(3):300-6. Epub 2005 May 31.
- Ulrike D, Jaeger Tina, Nguyen Bao Trâm, Sattler Julia M, Mayer Christoph. Identification of a Phosphotransferase System of *Escherichia coli* Required for Growth on N-Acetylmuramic Acid. *Journal of Bacteriology*, American Society for Microbiology 186, 8, 2004. <https://doi.org/10.1128/jb.186.8.2385-2392.2004>
- Upadhyay, S., Singh, J., Singh, D., 2011. Exopolysaccharide-producing plant growth-promoting rhizobacteria under salinity condition. *Pedosphere*. 21, 214–222.
- Vardharajula, S.; Ali, S. Z.; Grover, M.; Reddy, G.; Bandi, V. Drought-tolerant plant growth promoting *Bacillus* spp.: effect on growth, osmolytes, and antioxidant status of maize under drought stress. *Journal of Plant Interactions*, v. 6, n. 1, p. 1-14, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1080/17429145.2010.535178>.

- Varma, P. K., Uppala, S., Pavuluri, K., Chandra, K. J., Chapala, M. M., Kumar, K. V. K. (2017). "Endophytes: Role and Functions in Crop Health." in Singh D., Singh H., Prabha R. (eds) *Plant-Microbe Interactions in Agro-Ecological Perspectives*. Springer, Singapore, 1, 291-310. doi: 10.1007/978-981-10-6593-4
- Vejan, P., Abdullah, R., Khadiran, T., Ismail, S., Nasrulhaq Boyce, A. (2016). Role of plant growth promoting rhizobacteria in agricultural sustainability-a review. *Molecules* 21-573. doi: 10.3390/molecules21050573
- Velloso, C. C. V.; Oliveira-Paiva, C. A.; Gomes, E. A.; Lana, U. G. De P.; Carvalho, C. G. De; Guimaraes, L. J. M.; Pastina, M. M.; Sousa, S. M. de. Genome-guided insights of tropical *Bacillus* strains efficient in maize growth promotion. *FEMS Microbiology Ecology*, v. 96, n. 9, f157, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1093/femsec/f157>.
- Velloso, C. C. V.; Ribeiro, V. P.; Carvalho, C. G. De; Oliveira-Paiva, C. A.; Lana, U. G. De P.; Marriel, I. E.; Sousa, S. M. De; Gomes, E. A. Tropical endophytic *Bacillus* species enhance plant growth and nutrient uptake in cereals. In: Maheshwari, D. K.; DHEEMAN, D. (ed.). *Endophytes: mineral nutrient management*. Cham: Springer, 2021. v. 3, p. 157-180. (Sustainable Development and Biodiversity, 26). Disponível em: https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-030-65447-4_7. Acesso em: 02 jun. 2023.
- Verneuil N, Maze A, Sanguinetti M, Laplace JM, Benachour A, Auffray Y, Giard JC, Hartke A. Implication of (Mn)superoxide dismutase of *Enterococcus faecalis* in oxidative stress responses and survival inside macrophages. *Microbiology*. 2006 Sep;152(Pt 9):2579-89.
- Vijay K, Brody MS, Fredlund E, Price CW. A PP2C phosphatase containing a PAS domain is required to convey signals of energy stress to the sigmaB transcription factor of *Bacillus subtilis*. *Mol Microbiol*. 2000 Jan;35(1):180-8. doi: 10.1046/j.1365-2958.2000.01697.x
- Vílchez, J. I., Tang, Q., Kaushal, R., Wang, W., Lv, S., He, D., Chu, Z., Zhang, H., Liu, R., and Zhang; H. (2018). Genome Sequence of *Bacillus megaterium* Strain YC4-R4, a Plant Growth-Promoting Rhizobacterium Isolated from a High-Salinity Environment. *Genome Announc*. 6:e00527-18. doi: 10.1128/genomeA.00527-18
- Vílchez, J. I.; García-Fontana, C.; Román-Naranjo, D.; González-López, J.; Manzanera, M. Plant drought tolerance enhancement by trehalose production of desiccation-tolerant microorganisms. *Frontiers in Microbiology*, v. 7, article 1577, 2016. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01577>.
- Vitousek, P. M.; Mooney, H. A.; Lubchenco, J.; Melillo, J. M. Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, v. 277, n. 5325, p. 494-499, July 1997. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.277.5325.494>.
- Vlamakis, H., Chai, Y., Beaugard, P., Losick, R., and Kolter, R. (2013). Sticking together: building a biofilm the *Bacillus subtilis* way. *Nat. Rev. Microbiol*. 11, 157-68. doi: :10.1038/nrmicro2960

- Voelker U, Voelker A, Maul B, Hecker M, Dufour A, Haldenwang WG. Separate mechanisms activate sigma B of *Bacillus subtilis* in response to environmental and metabolic stresses. *J Bacteriol.* 1995 Jul;177(13):3771-80. doi: 10.1128/jb.177.13.3771-3780.1995
- Von Rozycki T, Nies DH. *Cupriavidus metallidurans*: evolution of a metal-resistant bacterium.
- Vorasoot, N.; Songsri, P.; Akkasaeng, C.; Jogloy, S.; Patanothai, A. Effect of water stress on yield and agronomic characters of peanut (*Arachis hypogaea* L.). *Songklanakarinn Journal of Science and Technology*, v. 25, n. 3, p. 283-288, May/June 2003.
- Vurukonda, S. S. K. P.; Vardharajula, S.; Shrivastava, M.; Skz, A. Enhancement of drought stress tolerance in crops by plant growth promoting rhizobacteria. *Microbiological Research*, v. 184, p. 13-24, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2015.12.003>.
- Wallace, J.G., and May, G. (2018). "Endophytes: The Other Maize Genome." in: Bennetzen, J.; Flint-Garcia, S.; Hirsch, C.; Tuberosa, R. (eds) *The Maize Genome. Compendium of Plant Genomes*. Springer, Cham, 1, 213-246. doi: 10.1007/978-3-319-97427-9_14
- Wang, C. J.; Yang, W.; Wang, C.; Gu, C.; Niu, D. D.; Liu, H. X.; Wang, Y. P.; Guo, J. H. Induction of drought tolerance in cucumber plants by a consortium of three plant growth-promoting rhizobacterium strains. *PLoS ONE*, v. 7, n. 12, e52565, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052565>.
- Wang, D., Yang, S., Tang, F., & Zhu, H. (2012). Symbiosis specificity in the legume: rhizobial mutualism. *Cell Microbiol*, 14(3), 334-342. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1462-5822.2011.01736.x>
- Wang, D.-C., Jiang, C.-H., Zhang, L.-N., Chen, L., Zhang, X.-Y., Guo, J.-H. 2019. Biofilms positively contribute to *Bacillus amyloliquefaciens* 54-induced drought tolerance in tomato plants. *International Journal of Molecular Sciences*. 20:4, 1-16. doi:10.3390/ijms20246271
- Wang, T. T., Ding, P., Chen, P., Xing, K., Bai, J. L., Wan, W., Jianga, J. H., and Qin, S. (2017). Complete genome sequence of endophyte *Bacillus flexus* KLBMP 4941 reveals its plant growth promotion mechanism and genetic basis for salt tolerance. *J. Biotechnol.* 260, 38-41. doi: 10.1016/j.jbiotec.2017.09.001
- Wang, Z., Zhong, R., Lai, C., Zeng, Z., Lian, Y., and Bai, X. (2018). Climate change enhances the severity and variability of drought in the Pearl River Basin in South China in the 21st century. *Agric. For. Meteorol.* 249, 149-162. doi: 10.1016/j.agrformet.2017.12.077
- Wang, D.; Poinso, V.; Li, W.; Lu, Y.; Liu, C.; Li, Y.; Xie, K.; Sun, L.; Shi, C.; Peng, H.; et al. Genomic Insights and Functional Analysis Reveal Plant Growth Promotion Traits of *Paenibacillus mucilaginosus* G78. *Genes* 2023, 14, 392. <https://doi.org/10.3390/genes14020392>.

- Wanner, B. L. 1996. Phosphorous assimilation and control of the phosphate regulon, p. 1357-1381. In F. C. Neidhardt, R. Curtiss III, J. L. Ingraham, E. C. C. Lin, K. B. Low, B. Magasanik, W. Reznikoff, M. Riley, M. Schaechter, and H. E. Umbarger (ed.), *Escherichia coli and Salmonella: cellular and molecular biology*, 2nd ed. ASM Press, Washington, D.C.
- Wargo MJ, Szwegold BS, Hogan DA. Identification of two gene clusters and a transcriptional regulator required for *Pseudomonas aeruginosa* glycine betaine catabolism. *J Bacteriol.* 2008 Apr;190(8):2690-9. doi: 10.1128/JB.01393-07. Epub 2007 Oct 19. PMID: 17951379; PMCID: PMC2293255.
- Warr, A., Robert, C., Hume, D., Archibald, A., Deeb, N., Watson, M., & Ellis, P. (2015). Exome sequencing: current and future perspectives. *G3: Genes, Genomes, Genetics*, 5(8), 1543-1550.
- Wisniewski-Dyé, F., *et al.* (2011). Genome sequence of the plant growth-promoting rhizobacterium *Azospirillum brasilense* CBG497. *Journal of bacteriology*, 193(14), 3423-3424.
- Woodward, A. W.; Bartel, B. Auxin: regulation, action, and interaction. *Annals of Botany*, v. 95, n. 5, p. 707-735, 2005. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mci083>.
- World population prospects: the 2015 revision: key findings and advance tables. New York: United Nations, 2015. (ESA/P/WP.241). Disponível em: <https://esa.un.org/unpd/wpp/publications/files/key_findings_wpp_2015.pdf>. Acesso em: 03 ago. 2021.
- Wu, L., Wu, H., Chen, L. et al. Difficidin and bacilysin from *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 have antibacterial activity against *Xanthomonas oryzae* rice pathogens. *Sci Rep* 5, 12975 (2015). <https://doi.org/10.1038/srep12975>
- Yadav, S. N.; Singh, A. K.; Peter, J. K.; Masih, H.; Benjamin, J. C.; Singh, D. K.; Chaudhary, S.; Ramteke, P. W.; Ojha, S. K. Study of exopolysaccharide containing PGPR on growth of okra plant under water stress conditions. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, v. 7, p. 3337-3374, 2018. DOI: <https://doi.org/10.20546/ijcmas.2018.711.385>.
- Yamaguchi-Shinozaki, K.; Shinozaki, K. A novel cis-acting element in an Arabidopsis gene is involved in responsiveness to drought, low-temperature, or high salt stress. *Plant Cell*, v. 6, n. 2, p. 251-264, 1994. DOI: <https://doi.org/10.1105/tpc.6.2.251>.
- Yang X, Kang CM, Brody MS, Price CW. Opposing pairs of serine protein kinases and phosphatases transmit signals of environmental stress to activate a bacterial transcription factor. *Genes Dev.* 1996 Sep 15;10(18):2265-75. doi: 10.1101/gad.10.18.2265
- Yang, F.; Xu, X.; Xiao, X.; Li, C. Responses to drought stress in two poplar species originating from different altitudes. *Biologia Plantarum*, v. 53, p. 511-516, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10535-009-0092-1>.

- Yang, J.; Kloepper, J. W.; Ryu, C. M. Rhizosphere bacteria help plants tolerate abiotic stress. *Trends in Plant Science*, v. 14, n. 1, p. 1-4, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.10.004>.
- Yasmin, H.; Rashid, U.; Hassan, M. N.; Nosheen, A.; Naz, R.; Ilyas, N.; Sajjad, M.; Azmat, A.; Alyemeni, M. N. Volatile organic compounds produced by *Pseudomonas pseudoalcaligenes* alleviated drought stress by modulating defense system in maize (*Zea mays* L.). *Physiologia Plantarum*, v. 172, n. 1, p. 896-911, 2021. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/pp1.13304>
- Young, L. S., Hameed, A., Peng, S. Y., Shan, Y. H., and Wu, S.P. (2013). Endophytic establishment of the soil isolate *Burkholderia* sp. CC-A174 enhances growth and P-utilization rate in maize (*Zea mays* L.). *Appl. Soil Ecol.* 66, 40-47. doi: 10.1016/j.apsoil.2013.02.001
- Yuan, J., Zhang, N., Huang, Q., et al. (2015). Organic acids from root exudates of banana help root colonization of PGPR strain *Bacillus amyloliquefaciens* NJN-6. *Scientific Reports*, 5, 1–8. <https://doi.org/10.1038/srep13438>.
- Zaidi, N. W. , Manzoor H. D., Sudhanshu S., Singh U.S., Chapter 38 - *Trichoderma* Species as Abiotic Stress Relievers in Plants, Editor(s): Vijai K. Gupta, Monika Schmoll, Alfredo Herrera-Estrella, R.S. Upadhyay, Irina Druzhinina, Maria G. Tuohy, *Biotechnology and Biology of Trichoderma*, Elsevier, 2014, Pages 515-525, ISBN 9780444595768, doi: <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-59576-8.00038-2>.
- Zawadzka, A.M., Abergel, R.J., Nichiporuk, R., Andersen, U.N., Raymond, K.N. 2009. Siderophore-mediated iron acquisition systems in *Bacillus cereus*: identification of receptors for anthrax virulence-associated petrobactin. *Biochemical.* 48, 3645–3657. doi: 10.1021/bi8018674
- Zhang H, Xie X, Kim MS, Kornyejev DA, Holaday S, Paré PW. 2008. Soil bacteria augment *Arabidopsis* photosynthesis by decreasing glucose sensing and abscisic acid levels in planta. *Plant J.* 56:264–273.
- Zhang, H., Kim, M. S., Krishnamachari, V., Payton, P., Sun, Y., Grimson, M., et al. (2007). Rhizobacterial volatile emissions regulate auxin homeostasis and cell expansion in *Arabidopsis*. *Planta* 226, 839-851. doi: 10.1007/s00425-007-0530-2
- Zhang, H., Sun, Y., Xie, X., Kim, M.S., Dowd, S.E., Paré, P.W. 2009. A soil bacterium regulates plant acquisition of iron via deficiency inducible mechanisms. *Plant Journal.* 58, 568-577.
- Zhang, Y., Luan, H., Wei, Z., Hao, Z., Xi, R., and Liao, X. (2016). Exploiting of honey-associated *Bacillus* strains as plant-growth promoting bacteria for enhancing barley growth in rare earth tailings. *Ann. Microbiol.* 66, 559-568. doi: 10.1007/s13213-015-1135-9
- Zhang, Z., Yin, L., Li, X., Zhang, C., Liu, C., and Wu, Z. (2018). The complete genome sequence of *Bacillus halotolerans* ZB201702 isolated from a drought-and saltstressed rhizosphere soil. *Microb. Pathog.* 123, 246-249. doi: 10.1016/j.micpath.2018.07.019

- Zhao, L.; Deng, Z.; Yang, W.; Cao, Y.; Wang, E.; Wei, G. Diverse rhizobia associated with *Sophora alopecuroides* grown in different regions of Loess Plateau in China. *Systematic and Applied Microbiology*, v. 33, n. 8, p. 468-477, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.syapm.2010.08.004>.
- Zhao, Y. Auxin biosynthesis and its role in plant development. *Annual Review of Plant Biology*, v. 61, p. 49-64, 2010. DOI: <https://dx.doi.org/10.1146%2Fannurev-arplant-042809-112308>.
- Zhu, J., Li, M., and Whelan, M. (2018). Phosphorus activators contribute to legacy phosphorus availability in agricultural soils: a review. *Sci. Total. Environ.* 612, 522-537. doi: 10.1016/j.scitotenv.2017.08.095
- Zolla, G.; Bakker, M. G.; Badri, D. V.; Chaparro, J. M.; Sheflin, A. M.; Manter, D. K.; Vivanco, J. Understanding root-microbiome interactions. In: BRUIJN, F. J. de (ed.). *Molecular microbial ecology of the rhizosphere*. Hoboken: J. Wiley, 2013. v. 2, p. 745-754. DOI: <https://doi.org/10.1002/9781118297674.ch70>.
- Zulfiqar, F.; Ashraf, M.; Siddique, K. H. M. Role of glycine betaine in the thermotolerance of plants. *Agronomy*, v. 12, n. 2, article 276, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy12020276>.

APÊNDICE A – LOCALIZAÇÃO DE COLETA DAS ESTIRPES ESTUDADAS

Tabela S1. Localização de coleta das estirpes estudadas.

Estirpe	País / Estado / Município	Localização geográfica	Bioma	Data de coleta
5D5	Brasil / Ceará / Tauá	Latitude: 06° 00' 11" S e Longitude: 40° 17' 34" W	Caatinga	17/10/2013
1H10	Brasil / Ceará / Quixeramobim	Latitude: 05° 11' 56" S e Longitude: 39° 17' 34" W	Caatinga	15/10/2013
6E9	Brasil / Ceará / Canindé	Latitude: 04° 21' 32" S e Longitude: 39° 18' 42" W	Caatinga	18/10/2013
1A11	Brasil / Ceará / Ocara	Latitude: 04° 18' 01" S e Longitude: 38° 29' 52" W	Caatinga	14/10/2013
2E7	Brasil / Ceará / Pedra Branca	Latitude: 04° 49' 56" S e Longitude: 40° 19' 14" W	Caatinga	17/10/2013

APÊNDICE B – IDENTIFICAÇÃO DOS GENES PRESENTES NOS GENOMAS DAS ESTIRPES DE *Bacillus* 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 E 1A11

Tabela S2. Identificação dos genes presentes nas estirpes de *Bacillus* 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, relacionados ao estresse oxidativo. As anotações estruturais e funcionais dos genomas foram realizadas com os softwares Prokka, RAST, PANNZER2, EggNOG e BlastKOALA.

Gene ID					Anotação	KO	Gene
6E9	5D5	1H10	2E7	1A11			
GFFKB6E9_00100	GFFKB5D5_03119	GFFK1H10_01035	GFFKB2E7_00988	GFFK1A11_00229	superoxide dismutase, Cu-Zn family [EC:1.15.1.1]	K04565	SOD1
GFFKB6E9_00108	GFFKB5D5_02293	GFFK1H10_00641	GFFKB2E7_00597	GFFK1A11_00222	superoxide dismutase, Fe-Mn family [EC:1.15.1.1]	K04564	SOD2
GFFKB6E9_01184	GFFKB5D5_00204	GFFK1H10_02139	GFFKB2E7_02098	GFFK1A11_01454	catalase [EC:1.11.1.6]	K03781	katE, CAT, catB, srpA
GFFKB6E9_02287	GFFKB5D5_02687	GFFK1H10_01756	GFFKB2E7_01714	GFFK1A11_02781	Mn-containing catalase	K07217	K07217
GFFKB6E9_03223	GFFKB5D5_03763	GFFK1H10_00056	GFFKB2E7_00056	GFFK1A11_01176	starvation-inducible DNA-binding protein	K04047	dps
GFFKB6E9_03867	GFFKB5D5_03519	GFFK1H10_03215	GFFKB2E7_03867	GFFK1A11_04024	redox-sensing transcriptional repressor	K01926	rex
GFFKB6E9_01375	GFFKB5D5_02463	GFFK1H10_00797	GFFKB2E7_00753	GFFK1A11_00469	Fur family transcriptional regulator, ferric uptake regulator	K03711	fur, zur, furB
GFFKB6E9_01553	GFFKB5D5_02286	GFFK1H10_00634	GFFKB2E7_00590	GFFK1A11_00632	Fur family transcriptional regulator, zinc uptake regulator	K02076	zurR, zur
-	-	GFFK1H10_01572	GFFKB2E7_01530	GFFK1A11_02969	peroxiredoxin (alkyl hydroperoxide reductase subunit C) [EC:1.11.1.15]	K03386	PRDX2_4, ahpC
GFFKB6E9_03024	GFFKB5D5_00116	GFFK1H10_02276	GFFKB2E7_03063	GFFK1A11_01346	alkyl hydroperoxide reductase subunit F [EC:1.6.4.-]	K03387	ahpF

[Continua]

[Continuação]

Gene ID					Anotação	KO	Gene
6E9	5D5	1H10	2E7	1A11			
GFFKB6E9 _02723	GFFKB5D5 _03373	GFFK1H10 _03471	GFFKB2E7 _03608	GFFK1A11 _03763	Fur family transcriptional regulator, peroxide stress response regulator	K09825	perR
GFFKB6E9 _00761	GFFKB5D5 _01432	GFFK1H10 _01684	GFFKB2E7 _01641	GFFK1A11 _02855	lipoyl-dependent peroxidase	K04063	osmC, ohr
GFFKB6E9 _03155	GFFKB5D5 _00030	GFFK1H10 _00251	GFFKB2E7 _00252	GFFK1A11 _00980	lactoylglutathione lyase [EC:4.4.1.5]	K01759	GLO1, gloA
GFFKB6E9 _01526	GFFKB5D5 _02312	GFFK1H10 _00664	GFFKB2E7 _00620	GFFK1A11 _00602	hydroxyacylglutathione hydrolase [EC:3.1.2.6]	K01069	gloB, gloC, HAGH
GFFKB6E9 _03426	GFFKB5D5 _00827	GFFK1H10 _03018	GFFKB2E7 _02309	GFFK1A11 _02098	arsenate reductase (glutaredoxin) [EC:1.20.4.1]	K00537	arsC1, arsC
GFFKB6E9 _03128	GFFKB5D5 _00238	GFFK1H10 _03542	GFFKB2E7 _03234	GFFK1A11 _03384	ArsR family transcriptional regulator, arsenate/arsenite/antimoniteresponsive transcriptional repressor	K03892	arsR
GFFKB6E9 _02360	GFFKB5D5 _02599	GFFK1H10 _00474	GFFKB2E7 _00468	GFFK1A11 _00755	cobalt-zinc-cadmium efflux system protein	K16264	czcD, zitB
GFFKB6E9 _00339	GFFKB5D5 _03494	GFFK1H10 _01251	GFFKB2E7 _01212	GFFK1A11 _02308	ribonucleoside-diphosphate reductase alpha chain [EC:1.17.4.1]	K00525	E1.17.4.1A, nrdA, nrdE

[Continua]

[Conclusão]

Gene ID					Anotação	KO	Gene
6E9	5D5	1H10	2E7	1A11			
GFFKB6E9 _01273	GFFKB5D5 _02970	GFFK1H10 _00904	GFFKB2E7 _00859	GFFK1A11 _00359	methylglyoxal synthase [EC:4.2.3.3]	K01734	mgsA
GFFKB6E9 _01826	GFFKB5D5 _00751	GFFK1H10 _02945	GFFKB2E7 _02381	GFFK1A11 _02025	P-type Cu ⁺ transporter [EC:7.2.2.8]	K17686	copA, ctpA, ATP7
GFFKB6E9 _02507	GFFKB5D5 _02740	GFFK1H10 _03677	GFFKB2E7 _03369	GFFK1A11 _03523	copper transport protein	K14166	ycnJ
GFFKB6E9 _01124	GFFKB5D5 _01789	GFFK1H10 _02083	GFFKB2E7 _02042	GFFK1A11 _02467	Rrf2 family transcriptional regulator, nitric oxide-sensitive transcriptional repressor	K13771	nsrR
GFFKB6E9 _00003	GFFKB5D5 _03031	GFFK1H10 _00964	GFFKB2E7 _00918	GFFK1A11 _00299	glutathione peroxidase [EC:1.11.1.9]	K00432	gpx

Tabela S3. Identificação dos genes presentes nas estirpes de *Bacillus* 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, relacionados ao metabolismo e aquisição de ferro. As anotações estruturais e funcionais dos genomas foram realizadas com os softwares Prokka, RAST, PANNZER2, EggNOG e BlastKOALA.

Gene ID					Anotação	KO	Gene
6E9	5D5	1H10	2E7	1A11			
GFFKB6E9_00542	GFFKB5D5_01211	GFFK1H10_01457	GFFKB2E7_01416	GFFK1A11_03083	iron complex transport system ATP-binding protein [EC:7.2.2.-]	K02013	ABC.FEV.A
GFFKB6E9_02711	GFFKB5D5_02948	GFFK1H10_03913	GFFKB2E7_03599	GFFK1A11_03754	iron complex transport system permease protein	K02015	ABC.FEV.P
GFFKB6E9_02710	GFFKB5D5_02947	GFFK1H10_03912	GFFKB2E7_03598	GFFK1A11_03753	iron complex transport system substrate-binding protein	K02016	ABC.FEV.S
GFFKB6E9_03440	GFFKB5D5_00841	GFFK1H10_03032	GFFKB2E7_02295	GFFK1A11_02112	Fe-S cluster assembly protein SufB	K09014	sufB
GFFKB6E9_03208	GFFKB5D5_03748	GFFK1H10_00038	GFFKB2E7_00038	GFFK1A11_01194	menaquinone-specific isochorismate synthase [EC:5.4.4.2]	K02552	menF
GFFKB6E9_03437	GFFKB5D5_00838	GFFK1H10_03029	GFFKB2E7_02298	GFFK1A11_02109	Fe-S cluster assembly protein SufD	K09015	sufD
GFFKB6E9_01800	GFFKB5D5_00777	GFFK1H10_02965	GFFKB2E7_02362	GFFK1A11_02045	ferric hydroxamate transport system permease	K23228	fhuB
GFFKB6E9_01798	GFFKB5D5_00779	GFFK1H10_02967	GFFKB2E7_02360	GFFK1A11_02047	ferric hydroxamate transport system ATP-binding protein [EC:7.2.2.16]	K10829	fhuC
GFFKB6E9_01801	GFFKB5D5_00776	GFFK1H10_02328	GFFKB2E7_02363	GFFK1A11_02044	ferric hydroxamate transport system substrate-binding protein	K23227	fhuD
GFFKB6E9_03509	GFFKB5D5_00914	GFFK1H10_03101	GFFKB2E7_02227	GFFK1A11_02180	isochorismate synthase [EC:5.4.4.2]	K02361	entC, dhbC

[Continua]

[Conclusão]

Gene ID					Anotação	KO	Gene
6E9	5D5	1H10	2E7	1A11			
GFFKB6E9 _03511	GFFKB5D5 _00916	GFFK1H10 _03103	GFFKB2E7 _02225	GFFK1A11 _02182	bifunctional isochorismate lyase / aryl carrier protein [EC:3.3.2.1 6.3.2.14]	K01252	entB, dhbB, vibB, mxcF
GFFKB6E9 _03508	GFFKB5D5 _00913	GFFK1H10 _03100	GFFKB2E7 _02228	GFFK1A11 _02179	2,3-dihydro-2,3-dihydroxybenzoate dehydrogenase [EC:1.3.1.28]	K00216	entA, dhbA
GFFKB6E9 _03510	GFFKB5D5 _00915	GFFK1H10 _03102	GFFKB2E7 _02226	GFFK1A11 _02181	2,3-dihydroxybenzoate-AMP ligase [EC:6.3.2.14, 2.7.7.58]	K02363	entE, dhbE, vibE, mxcE
GFFKB6E9 _03512	GFFKB5D5 _00917	GFFK1H10 _03104	GFFKB2E7 _02224	GFFK1A11 _02183	nonribosomal peptide synthetase DhbF	K04780	dhbF
GFFKB6E9 _03507	GFFKB5D5 _00912	GFFK1H10 _03099	GFFKB2E7 _02229	GFFK1A11 _02178	Ferri-bacillibactin esterase BesA	K07017	besA
GFFKB6E9 _00393	GFFKB5D5 _01062	GFFK1H10 _01308	GFFKB2E7 _01267	GFFK1A11 _03232	bacillibactin exporter	K08161	ymfD
-	-	GFFK1H10 _02458	GFFKB2E7 _02875	GFFK1A11 _01532	high-affinity iron transporter	K07243	FTR, FTH1, efeU
-	-	GFFK1H10 _03532	-	-	L-2,4-diaminobutyrate decarboxylase [EC:4.1.1.86]	K13745	ddc
GFFKB6E9 _01035	GFFKB5D5 _01700	GFFK1H10 _01992	GFFKB2E7 _01953	GFFK1A11 _02555	ferric citrate transport system substrate-binding protein	K23181	fecB
GFFKB6E9 _01957	GFFKB5D5 _00617	GFFK1H10 _02248	GFFKB2E7 _00489	GFFK1A11 _00734	two-component response regulator colocalized with HrtAB transporter	K02483	ompR, hprR
GFFKB6E9 _00178	GFFKB5D5 _03382	GFFK1H10 _01155	GFFKB2E7 _01112	GFFK1A11 _00093	Long-chain-fatty-acid--CoA ligase associated with anthrachelin biosynthesis [EC:6.2.1.-]	K00666	[EC:6.2.1.-]

Tabela S4. Identificação dos genes presentes nas estirpes de *Bacillus* 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, relacionados à resistência a antibióticos. As anotações estruturais e funcionais dos genomas foram realizadas com os softwares Prokka, RAST, PANNZER2, EggNOG e BlastKOALA.

Gene ID					Anotação	KO	Gene
6E9	5D5	1H10	2E7	1A11			
-	-	GFFK1H10 _00450	GFFKB2E7 _00455	GFFK1A11 _00777	aminoglycoside 6-adenylyltransferase [EC:2.7.7.-]	K05593	aadK
GFFKB6E9 _00675	GFFKB5D5 _00793	GFFK1H10 _01589	GFFKB2E7 _01547	GFFK1A11 _02064	MFS transporter, DHA3 family, macrolide efflux protein	K08217	mef
-	-	GFFK1H10 _03844	-	GFFK1A11 _03689	erythromycin esterase [EC:3.1.1.-]	K06880	ereA_B
GFFKB6E9 _00874	GFFKB5D5 _01543	GFFK1H10 _01092	GFFKB2E7 _01050	GFFK1A11 _00156	beta-lactamase class A [EC:3.5.2.6]	K17836	penP
GFFKB6E9 _00073	GFFKB5D5 _03092	GFFK1H10 _01011	GFFKB2E7 _00964	GFFK1A11 _00253	zinc D-Ala-D-Ala carboxypeptidase [EC:3.4.17.14]	K07260	vanY
GFFKB6E9 _00984	GFFKB5D5 _00035	GFFK1H10 _01923	GFFKB2E7 _01885	GFFK1A11 _02609	GntR family transcriptional regulator, regulator for abcA and norABC	K18907	norG
GFFKB6E9 _01958	GFFKB5D5 _00616	GFFK1H10 _02810	GFFKB2E7 _02511	GFFK1A11 _01896	ATP-binding cassette, subfamily B, bacterial AbcA/BmrA [EC:7.6.2.2]	K18104	abcA, bmrA
GFFKB6E9 _01623	-	-	GFFKB2E7 _03139	GFFK1A11 _01271	MFS transporter, DHA2 family, metal- tetracycline-proton antiporter	K08168	tetB

[Continua]

[Conclusão]

Gene ID					Anotação	KO	Gene
6E9	5D5	1H10	2E7	1A11			
GFFKB6E9 _02316	GFFKB5D5 _02563	GFFK1H10 _03504	GFFKB2E7 _03202	GFFK1A11 _03346	macrolide transport system ATP-binding/permease protein	K18231	msrA, vmlR
GFFKB6E9 _03148	GFFKB5D5 _00252	GFFK1H10 _02432	GFFKB2E7 _02900	GFFK1A11 _01508	D-alanine--poly(phosphoribitol) ligase subunit 1 [EC:6.1.1.13]	K03367	dltA
GFFKB6E9 _03147	GFFKB5D5 _00251	GFFK1H10 _02431	GFFKB2E7 _02901	GFFK1A11 _01507	membrane protein involved in D-alanine export	K03739	dltB
GFFKB6E9 _03146	GFFKB5D5 _00250	GFFK1H10 _02430	GFFKB2E7 _02902	GFFK1A11 _01506	D-alanine--poly(phosphoribitol) ligase subunit 2 [EC:6.1.1.13]	K14188	dltC
GFFKB6E9 _03145	GFFKB5D5 _00249	GFFK1H10 _02429	GFFKB2E7 _02903	GFFK1A11 _01505	D-alanine transfer protein	K03740	dltD
GFFKB6E9 _02751	GFFKB5D5 _03345	GFFK1H10 _03441	GFFKB2E7 _03639	GFFK1A11 _03793	phosphatidylglycerol lysyltransferase [EC:2.3.2.3]	K14205	mprF, fmtC
GFFKB6E9 _01771	GFFKB5D5 _02080	GFFK1H10 _00284	GFFKB2E7 _00285	GFFK1A11 _00948	rifampicin phosphotransferase [EC:2.7.9.6]	K22579	rph
-	-	GFFK1H10 _01597	-	-	virginiamycin B lyase [EC:4.2.99.-]	K18235	vgb

Tabela S5. Identificação dos genes presentes nas estirpes de *Bacillus* 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, relacionados à motilidade e quimiotaxia. As anotações estruturais e funcionais dos genomas foram realizadas com os softwares Prokka, RAST, PANNZER2, EggNOG e BlastKOALA.

Gene ID					Anotação	KO	Gene
6E9	5D5	1H10	2E7	1A11			
GFFKB6E9_00677	GFFKB5D5_01345	GFFK1H10_01591	GFFKB2E7_01549	GFFK1A11_02949	two-component system, chemotaxis family, chemotaxis protein CheV	K03415	cheV
GFFKB6E9_00433	GFFKB5D5_01102	GFFK1H10_01348	GFFKB2E7_01307	GFFK1A11_03192	two-component system, chemotaxis family, sensor kinase CheA [EC:2.7.13.3]	K03407	cheA
GFFKB6E9_00443	GFFKB5D5_01112	GFFK1H10_01358	GFFKB2E7_01317	GFFK1A11_03182	two-component system, chemotaxis family, chemotaxis protein CheY	K03413	cheY
GFFKB6E9_01298	GFFKB5D5_02540	GFFK1H10_00880	GFFKB2E7_00835	GFFK1A11_00383	chemotaxis protein methyltransferase CheR [EC:2.1.1.80]	K00575	cheR
GFFKB6E9_00430	GFFKB5D5_01099	GFFK1H10_01345	GFFKB2E7_01304	GFFK1A11_03195	chemotaxis protein CheD [EC:3.5.1.44]	K03411	cheD
GFFKB6E9_00432	GFFKB5D5_01101	GFFK1H10_01347	GFFKB2E7_01306	GFFK1A11_03193	purine-binding chemotaxis protein CheW	K03408	cheW
GFFKB6E9_00434	GFFKB5D5_01103	GFFK1H10_01349	GFFKB2E7_01308	GFFK1A11_03191	two-component system, chemotaxis family, protein-glutamate methylesterase/glutaminase [EC:3.1.1.61, 3.5.1.44]	K03412	cheB
GFFKB6E9_02003	GFFKB5D5_00569	GFFK1H10_02762	GFFKB2E7_02565	GFFK1A11_01843	flagellar hook-associated protein 2	K02407	fliD
GFFKB6E9_02004	GFFKB5D5_00568	GFFK1H10_02760	GFFKB2E7_02545	GFFK1A11_04227	flagellin	K02406	fliC

[Continua]

[Continuação]

Gene ID					Anotação	KO	Gene
6E9	5D5	1H10	2E7	1A11			
GFFKB6E9 _02008	GFFKB5D5 _00564	GFFK1H10 _02756	GFFKB2E7 _02571	GFFK1A11 _01837	flagellar hook-associated protein 3 FlgL	K02397	flgL
GFFKB6E9 _02009	GFFKB5D5 _00563	GFFK1H10 _02755	GFFKB2E7 _02572	GFFK1A11 _01836	flagellar hook-associated protein 1 FlgK	K02396	flgK
GFFKB6E9 _00447	GFFKB5D5 _01116	GFFK1H10 _01362	GFFKB2E7 _01321	GFFK1A11 _03178	flagellar hook protein FlgE	K02390	flgE
GFFKB6E9 _00448	GFFKB5D5 _01117	GFFK1H10 _01363	GFFKB2E7 _01322	GFFK1A11 _03177	flagellar basal-body rod modification protein FlgD	K02389	flgD
GFFKB6E9 _00447	GFFKB5D5 _01116	GFFK1H10 _01362	GFFKB2E7 _01321	GFFK1A11 _03178	flagellar basal-body rod protein FlgG	K02392	flgG
GFFKB6E9 _00456	GFFKB5D5 _01125	GFFK1H10 _01371	GFFKB2E7 _01330	GFFK1A11 _03169	flagellar hook-basal body complex protein FliE	K02408	fliE
GFFKB6E9 _00458	GFFKB5D5 _01127	GFFK1H10 _01373	GFFKB2E7 _01332	GFFK1A11 _03167	flagellar basal-body rod protein FlgB	K02387	flgB
GFFKB6E9 _00457	GFFKB5D5 _01126	GFFK1H10 _01372	GFFKB2E7 _01331	GFFK1A11 _03168	flagellar basal-body rod protein FlgC	K02388	flgC
GFFKB6E9 _00455	GFFKB5D5 _01124	GFFK1H10 _01370	GFFKB2E7 _01329	GFFK1A11 _03170	flagellar M-ring protein FliF	K02409	fliF
GFFKB6E9 _00445	GFFKB5D5 _01114	GFFK1H10 _01360	GFFKB2E7 _01319	GFFK1A11 _03180	flagellar motor switch protein FliM	K02416	fliM
GFFKB6E9 _00454	GFFKB5D5 _01123	GFFK1H10 _01369	GFFKB2E7 _01328	GFFK1A11 _03171	flagellar motor switch protein FliG	K02410	fliG

[Continua]

[Continuação]

Gene ID					Anotação	KO	Gene
6E9	5D5	1H10	2E7	1A11			
GFFKB6E9 _00444	GFFKB5D5 _01113	GFFK1H10 _01359	GFFKB2E7 _01318	GFFK1A11 _03181	flagellar motor switch protein FliN/FliY	K02417	fliNY, fliN
GFFKB6E9 _00437	GFFKB5D5 _01106	GFFK1H10 _01352	GFFKB2E7 _01311	GFFK1A11 _03188	flagellar biosynthesis protein FlhA	K02400	flhA
GFFKB6E9 _00438	GFFKB5D5 _01107	GFFK1H10 _01353	GFFKB2E7 _01312	GFFK1A11 _03187	flagellar biosynthetic protein FlhB	K02401	flhB
GFFKB6E9 _00453	GFFKB5D5 _01122	GFFK1H10 _01368	GFFKB2E7 _01327	GFFK1A11 _03172	flagellar assembly protein FliH	K02411	fliH
GFFKB6E9 _00452	GFFKB5D5 _01121	GFFK1H10 _01367	GFFKB2E7 _01326	GFFK1A11 _03173	flagellum-specific ATP synthase [EC:7.4.2.8]	K02412	fliI
GFFKB6E9 _00442	GFFKB5D5 _01111	GFFK1H10 _01357	GFFKB2E7 _01316	GFFK1A11 _03183	flagellar protein FliO/FliZ	K02418	fliOZ, fliO
GFFKB6E9 _00440	GFFKB5D5 _01109	GFFK1H10 _01355	GFFKB2E7 _01314	GFFK1A11 _03185	flagellar biosynthetic protein FliQ	K02420	fliQ
GFFKB6E9 _00441	GFFKB5D5 _01110	GFFK1H10 _01356	GFFKB2E7 _01315	GFFK1A11 _03184	flagellar biosynthetic protein FliP	K02419	fliP
GFFKB6E9 _00439	GFFKB5D5 _01108	GFFK1H10 _01354	GFFKB2E7 _01313	GFFK1A11 _03186	flagellar biosynthetic protein FliR	K02421	fliR
GFFKB6E9 _00451	GFFKB5D5 _01120	GFFK1H10 _01366	GFFKB2E7 _01325	GFFK1A11 _03174	flagellar FliJ protein	K02413	fliJ
GFFKB6E9 _02011	GFFKB5D5 _00561	GFFK1H10 _02753	GFFKB2E7 _02574	GFFK1A11 _01834	negative regulator of flagellin synthesis FlgM	K02398	flgM

[Continua]

[Continuação]

Gene ID					Anotação	KO	Gene
6E9	5D5	1H10	2E7	1A11			
GFFKB6E9 _02002	GFFKB5D5 _00570	GFFK1H10 _02763	GFFKB2E7 _02564	GFFK1A11 _01844	flagellar protein FliS	K02422	fliS
GFFKB6E9 _02006	GFFKB5D5 _00566	GFFK1H10 _02758	GFFKB2E7 _02569	GFFK1A11 _01839	flagellar assembly factor FliW	K13626	fliW
GFFKB6E9 _01030	GFFKB5D5 _01695	GFFK1H10 _01987	GFFKB2E7 _01948	GFFK1A11 _02560	hem-based aerotactic transducer	K06595	hemAT
GFFKB6E9 _00429	GFFKB5D5 _01098	GFFK1H10 _01344	GFFKB2E7 _01303	GFFK1A11 _03196	RNA polymerase sigma factor for flagellar operon FliA	K02405	fliA
GFFKB6E9 _00712	GFFKB5D5 _01382	GFFK1H10 _01628	GFFKB2E7 _01585	GFFK1A11 _02913	chemotaxis protein MotA	K02556	motA
GFFKB6E9 _00713	GFFKB5D5 _01383	GFFK1H10 _01629	GFFKB2E7 _01586	GFFK1A11 _02912	chemotaxis protein MotB	K02557	motB
GFFKB6E9 _02066	GFFKB5D5 _00506	GFFK1H10 _02692	GFFKB2E7 _02635	GFFK1A11 _01775	ribose transport system substrate-binding protein	K10439	rbsB
GFFKB6E9 _00446	GFFKB5D5 _01115	GFFK1H10 _01361	GFFKB2E7 _01320	GFFK1A11 _03179	flagellar FliL protein	K02415	fliL
GFFKB6E9 _00436	GFFKB5D5 _01105	GFFK1H10 _01351	GFFKB2E7 _01310	GFFK1A11 _03189	flagellar biosynthesis protein FlhF	K02404	flhF
GFFKB6E9 _02548	GFFKB5D5 _02782	GFFK1H10 _03713	GFFKB2E7 _03406	GFFK1A11 _03559	L-cystine transport system substrate-binding protein	K02424	fliY, tcyA

[Continua]

[Conclusão]

Gene ID					Anotação	KO	Gene
6E9	5D5	1H10	2E7	1A11			
GFFKB6E9_00435	GFFKB5D5_01104	GFFK1H10_01350	GFFKB2E7_01309	GFFK1A11_03190	flagellar biosynthesis protein FlhG	K04562	flhG, fleN
GFFKB6E9_00684	GFFKB5D5_00990	GFFK1H10_01112	GFFKB2E7_01072	GFFK1A11_00134	methyl-accepting chemotaxis protein	K03406	mcp
GFFKB6E9_01030	GFFKB5D5_01695	GFFK1H10_01987	GFFKB2E7_01948	GFFK1A11_02560	hem-based aerotactic transducer	K06595	hemAT
GFFKB6E9_00978	GFFKB5D5_00956	GFFK1H10_03144	GFFKB2E7_02183	GFFK1A11_02224	basic membrane protein A and related proteins	K07335	bmpA, bmpB, tmpC

Tabela S6. Identificação dos genes presentes nas estirpes de *Bacillus* 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, relacionados à produção de exopolissacarídeos. As anotações estruturais e funcionais dos genomas foram realizadas com os softwares Prokka, RAST, PANNZER2, EggNOG e BlastKOALA.

Gene ID					Anotação	KO	Gene
6E9	5D5	1H10	2E7	1A11			
GFFKB6E9 _02034	GFFKB5D5 _00538	GFFK1H10 _02729	GFFKB2E7 _02598	GFFK1A11 _01810	UDP-N-acetylglucosamine 2-epimerase (non-hydrolysing) [EC:5.1.3.14]	K01791	wecB
GFFKB6E9 _03626	GFFKB5D5 _03597	GFFK1H10 _03983	GFFKB2E7 _04042	GFFK1A11 _04294	serine O-acetyltransferase [EC:2.3.1.30]	K00640	cysE
GFFKB6E9 _02041	GFFKB5D5 _00531	GFFK1H10 _02716	GFFKB2E7 _02611	GFFK1A11 _01799	N-acetylglucosaminyldiphosphoundecapreno I N-acetyl-beta-Dmannosaminyltransferase [EC:2.4.1.187]	K05946	tagA, tarA
GFFKB6E9 _01916	GFFKB5D5 _00655	GFFK1H10 _02859	GFFKB2E7 _02461	GFFK1A11 _01946	glycosyltransferase EpsD	K19422	epsD
GFFKB6E9 _01914	GFFKB5D5 _00657	GFFK1H10 _02861	GFFKB2E7 _02459	GFFK1A11 _01948	glycosyltransferase EpsF	K19424	epsF
GFFKB6E9 _01913	GFFKB5D5 _00658	GFFK1H10 _02862	GFFKB2E7 _02458	GFFK1A11 _01949	transmembrane protein EpsG	K19419	epsG
GFFKB6E9 _01912	GFFKB5D5 _00659	GFFK1H10 _02863	GFFKB2E7 _02457	GFFK1A11 _01950	glycosyltransferase EpsH	K19425	epsH
GFFKB6E9 _01908	GFFKB5D5 _00663	GFFK1H10 _02867	GFFKB2E7 _02453	GFFK1A11 _01954	sugar transferase EpsL	K19428	epsL

[Continua]

[Conclusão]

Gene ID					Anotação	KO	Gene
6E9	5D5	1H10	2E7	1A11			
GFFKB6E9 _01907	GFFKB5D5 _00664	GFFK1H10 _02868	GFFKB2E7 _02452	GFFK1A11 _01955	acetyltransferase EpsM	K19429	epsM
GFFKB6E9 _01906	GFFKB5D5 _00665	GFFK1H10 _02869	GFFKB2E7 _02451	GFFK1A11 _01956	pyridoxal phosphate-dependent aminotransferase EpsN	K19430	epsN
GFFKB6E9 _02094	GFFKB5D5 _00479	GFFK1H10 _02663	GFFKB2E7 _02663	GFFK1A11 _01744	protein-tyrosine phosphatase [EC:3.1.3.48]	K01104	epsP
GFFKB6E9 _00343	GFFKB5D5 _03498	GFFK1H10 _01255	GFFKB2E7 _01216	GFFK1A11 _03283	host factor-I protein	K03666	hfq
GFFKB6E9 _01248	GFFKB5D5 _02995	GFFK1H10 _00929	GFFKB2E7 _00884	GFFK1A11 _00334	PTS system, sugar-specific IIA component [EC:2.7.1.-]	K02777	PTS-Glc- EIIA, crr
GFFKB6E9 _01903	GFFKB5D5 _00668	GFFK1H10 _02872	GFFKB2E7 _02448	GFFK1A11 _01959	RNA polymerase sigma-54 factor	K03092	rpoN
GFFKB6E9 _03220	GFFKB5D5 _03760	GFFK1H10 _00053	GFFKB2E7 _00053	GFFK1A11 _01179	S-ribosylhomocysteine lyase [EC:4.4.1.21]	K07173	luxS
-	-	GFFK1H10 _00024	GFFKB2E7 _00024	GFFK1A11 _01207	glucose-1-phosphate adenylyltransferase [EC:2.7.7.27]	K00975	glgC
-	-	GFFK1H10 _00027	GFFKB2E7 _00027	GFFK1A11 _01205	glycogen [EC:2.4.1.1]	K00688	PYG, glgP

Tabela S7. Identificação dos genes presentes nas estirpes de *Bacillus* 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, relacionados ao metabolismo de ácidos orgânicos. As anotações estruturais e funcionais dos genomas foram realizadas com os softwares Prokka, RAST, PANNZER2, EggNOG e BlastKOALA.

Gene ID					Anotação	KO	Gene
6E9	5D5	1H10	2E7	1A11			
GFFKB6E9 _01429	GFFKB5D5 _02409	GFFK1H10 _00569	GFFKB2E7 _00525	GFFK1A11 _00505	6-phosphogluconate dehydrogenase [EC:1.1.1.44, 1.1.1.343]	K00033	PGD, gnd, gntZ
-	-	GFFK1H10 _00937	GFFKB2E7 _00892	GFFK1A11 _00326	2-dehydro-3-deoxy-D-gluconate 5- dehydrogenase [EC:1.1.1.127]	K00065	kduD
GFFKB6E9 _01896	GFFKB5D5 _00675	GFFK1H10 _01022	GFFKB2E7 _00975	GFFK1A11 _00242	gluconate:H ⁺ symporter, GntP family	K03299	TC.GNTP
GFFKB6E9 _01894	GFFKB5D5 _00677	GFFK1H10 _02281	GFFKB2E7 _03058	GFFK1A11 _01351	GntR family transcriptional regulator, gluconate operon transcriptional repressor	K11476	gntR
GFFKB6E9 _02594	GFFKB5D5 _02831	GFFK1H10 _03770	GFFKB2E7 _03462	GFFK1A11 _03615	L-lactate dehydrogenase [EC:1.1.1.27]	K00016	LDH, ldh
GFFKB6E9 _01902	GFFKB5D5 _00669	GFFK1H10 _03769	GFFKB2E7 _03461	GFFK1A11 _03614	lactate permease	K03303	lctP
GFFKB6E9 _01533	GFFKB5D5 _02306	GFFK1H10 _02053	GFFKB2E7 _02013	GFFK1A11 _02496	Na ⁺ :H ⁺ antiporter, NhaC family	K03315	nhaC
GFFKB6E9 _01897	GFFKB5D5 _00674	GFFK1H10 _02891	GFFKB2E7 _02431	GFFK1A11 _01976	L-lactate dehydrogenase complex protein LldG	K00782	lldG
GFFKB6E9 _01898	GFFKB5D5 _00673	GFFK1H10 _02890	GFFKB2E7 _02432	GFFK1A11 _01975	L-lactate dehydrogenase complex protein LldF	K18929	lldF

[Continua]

[Conclusão]

Gene ID					Anotação	KO	Gene
6E9	5D5	1H10	2E7	1A11			
GFFKB6E9_01899	GFFKB5D5_00672	GFFK1H10_02889	GFFKB2E7_02433	GFFK1A11_01974	L-lactate dehydrogenase complex protein LldE	K18928	lldE
GFFKB6E9_01945	GFFKB5D5_00629	GFFK1H10_02826	GFFKB2E7_02496	GFFK1A11_01911	glyoxylate/hydroxypyruvate/2-ketogluconate reductase [EC:1.1.1.79, 1.1.1.81, 1.1.1.215]	K00090	ghrB
GFFKB6E9_01277	GFFKB5D5_00781	GFFK1H10_01104	GFFKB2E7_01064	GFFK1A11_00142	oxalate decarboxylase [EC:4.1.1.2]	K01569	oxdD
GFFKB6E9_01453	GFFKB5D5_02385	GFFK1H10_00734	GFFKB2E7_00690	GFFK1A11_00532	methylisocitrate lyase (EC 4.1.3.30)	K03417	prpB
GFFKB6E9_01454	GFFKB5D5_02384	GFFK1H10_00733	GFFKB2E7_00689	GFFK1A11_00533	2-methylcitrate dehydratase (EC 4.2.1.79)	K01720	prpD
GFFKB6E9_00232	GFFKB5D5_03436	GFFK1H10_01183	GFFKB2E7_01140	GFFK1A11_00065	aconitate hydratase (EC 4.2.1.3)	K01681	ACO, acnA
GFFKB6E9_01118	GFFKB5D5_01783	GFFK1H10_00207	GFFKB2E7_00207	GFFK1A11_00534	citrate synthase [EC:2.3.3.1]	K01647	CS, gltA

Tabela S8. Identificação dos genes presentes nas estirpes de *Bacillus* 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, relacionados à produção de fito-hormônios. As anotações estruturais e funcionais dos genomas foram realizadas com os softwares Prokka, RAST, PANNZER2, EggNOG e BlastKOALA.

Gene ID					Anotação	KO	Gene
6E9	5D5	1H10	2E7	1A11			
GFFKB6E9_01289	GFFKB5D5_02549	GFFK1H10_00889	GFFKB2E7_00844	GFFK1A11_00374	tryptophan synthase alpha chain [EC:4.2.1.20]	K01695	trpA
GFFKB6E9_01290	GFFKB5D5_02548	GFFK1H10_00888	GFFKB2E7_00843	GFFK1A11_00375	tryptophan synthase beta chain [EC:4.2.1.20]	K01696	trpB
GFFKB6E9_01292	GFFKB5D5_02546	GFFK1H10_00886	GFFKB2E7_00841	GFFK1A11_00377	indole-3-glycerol phosphate synthase [EC:4.1.1.48]	K01609	trpC
GFFKB6E9_01293	GFFKB5D5_02545	GFFK1H10_00885	GFFKB2E7_00840	GFFK1A11_00378	anthranilate phosphoribosyltransfe-rase [EC:2.4.2.18]	K00766	trpD
GFFKB6E9_01294	GFFKB5D5_02544	GFFK1H10_00884	GFFKB2E7_00839	GFFK1A11_00379	anthranilate synthase component I [EC:4.1.3.27]	K01657	trpE
GFFKB6E9_01291	GFFKB5D5_02547	GFFK1H10_00887	GFFKB2E7_00842	GFFK1A11_00376	phosphoribosylanthranilate isomerase [EC:5.3.1.24]	K01817	trpF
GFFKB6E9_00110	GFFKB5D5_00126	GFFK1H10_01044	GFFKB2E7_00997	GFFK1A11_00220	aldehyde dehydrogenase (NAD+) [EC:1.2.1.3]	K00128	ALDH
GFFKB6E9_02706	GFFKB5D5_02943	GFFK1H10_03908	GFFKB2E7_03594	GFFK1A11_03749	amidase [EC:3.5.1.4]	K01426	amiE
GFFKB6E9_03180	GFFKB5D5_00284	GFFK1H10_00290	GFFKB2E7_00291	GFFK1A11_00943	IAA acetyltransferase [EC:2.3.1.-]	K03829	yedL
-	-	GFFK1H10_01073	GFFKB2E7_01027	GFFK1A11_00191	monoamine oxidase [EC:1.4.3.4]	K00274	MAO, aofH

Tabela S9. Identificação dos genes presentes nas estirpes de *Bacillus* 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, relacionados à produção de compostos orgânicos voláteis e compostos inorgânicos voláteis. As anotações estruturais e funcionais dos genomas foram realizadas com os softwares Prokka, RAST, PANNZER2, EggNOG e BlastKOALA.

Gene ID					Anotação	KO	Gene
6E9	5D5	1H10	2E7	1A11			
GFFKB6E9_01758	GFFKB5D5_02088	GFFK1H10_00293	GFFKB2E7_00294	GFFK1A11_00940	acetolactate synthase I/III small subunit [EC:2.2.1.6]	K01653	ilvH, ilvN
GFFKB6E9_01759	GFFKB5D5_00502	GFFK1H10_00292	GFFKB2E7_00293	GFFK1A11_00941	acetolactate synthase I/II/III large subunit [EC:2.2.1.6]	K01652	ilvB, ilvG, ilvI
GFFKB6E9_02069	GFFKB5D5_00503	GFFK1H10_02688	GFFKB2E7_02639	GFFK1A11_01771	acetolactate decarboxylase [EC:4.1.1.5]	K01575	alsD, budA, aldC
GFFKB6E9_02954	GFFKB5D5_03542	GFFK1H10_03233	GFFKB2E7_03849	GFFK1A11_04006	(R,R)-butanediol dehydrogenase / meso-butanediol dehydrogenase / diacetyl reductase [EC:1.1.1.4, 1.1.1.-, 1.1.1.303]	K00004	BDH, butB
GFFKB6E9_02778	GFFKB5D5_03322	GFFK1H10_03407	GFFKB2E7_03670	GFFK1A11_03826	acetoin:2,6-dichlorophenolindophenol oxidoreductase subunit alpha [EC:1.1.1.-]	K21416	acoA
GFFKB6E9_02777	GFFKB5D5_03323	GFFK1H10_03408	GFFKB2E7_03669	GFFK1A11_03825	acetoin:2,6-dichlorophenolindophenol oxidoreductase subunit beta [EC:1.1.1.-]	K21417	acoB
GFFKB6E9_03305	GFFKB5D5_01944	GFFK1H10_00149	GFFKB2E7_00149	GFFK1A11_01083	acetoin utilization protein AcuA [EC:2.3.1.-]	K04766	acuA
GFFKB6E9_03303	GFFKB5D5_01942	GFFK1H10_00147	GFFKB2E7_00147	GFFK1A11_01085	acetoin utilization protein AcuC	K04768	acuC
GFFKB6E9_02774	GFFKB5D5_03326	GFFK1H10_03411	GFFKB2E7_03666	GFFK1A11_03822	sigma-54 dependent transcriptional regulator, acetoin dehydrogenase operon transcriptional activator AcoR	K21405	acoR

Tabela S10. Identificação dos genes presentes nas estirpes de *Bacillus* 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, relacionados à disponibilização de fósforo. As anotações estruturais e funcionais dos genomas foram realizadas com os softwares Prokka, RAST, PANNZER2, EggNOG e BlastKOALA.

Gene ID					Anotação	KO	Gene
6E9	5D5	1H10	2E7	1A11			
GFFKB6E9_01543	GFFKB5D5_02296	GFFK1H10_00644	GFFKB2E7_00600	GFFK1A11_00622	phosphate ABC transporter, periplasmic phosphate-binding protein PstS [TC 3.A.1.7.1]	K02040	pstS
GFFKB6E9_01542	GFFKB5D5_02297	GFFK1H10_00645	GFFKB2E7_00601	GFFK1A11_00621	phosphate transport system permease protein PstC [TC 3.A.1.7.1]	K02037	pstC
GFFKB6E9_01541	GFFKB5D5_02298	GFFK1H10_00646	GFFKB2E7_00602	GFFK1A11_00620	phosphate transport system permease protein PstA [TC 3.A.1.7.1]	K02038	pstA
GFFKB6E9_01539	GFFKB5D5_02300	GFFK1H10_00648	GFFKB2E7_00604	GFFK1A11_00618	phosphate transport ATP-binding protein PstB [TC 3.A.1.7.1] [EC:7.3.2.1]	K02036	pstB
GFFKB6E9_03367	GFFKB5D5_02010	GFFK1H10_00211	GFFKB2E7_00211	GFFK1A11_01021	phosphate regulon sensor histidine kinase PhoR [EC:2.7.13.3]	K07636	phoR
GFFKB6E9_01121	GFFKB5D5_01786	GFFK1H10_02080	GFFKB2E7_02039	GFFK1A11_02470	alkaline phosphatase [EC:3.1.3.1]	K01077	phoA, phoB
GFFKB6E9_03366	GFFKB5D5_02009	GFFK1H10_00210	GFFKB2E7_00210	GFFK1A11_01022	alkaline phosphatase synthesis response regulator PhoP	K07658	phoB1, phoP
GFFKB6E9_02633	GFFKB5D5_02867	GFFK1H10_03813	GFFKB2E7_03505	GFFK1A11_03658	alkaline phosphatase D [EC:3.1.3.1]	K01113	phoD
GFFKB6E9_01577	GFFKB5D5_02262	GFFK1H10_00609	GFFKB2E7_00565	GFFK1A11_00657	PhoH-like ATPase	K07175	phoH2

[Continua]

[Conclusão]

Gene ID					Anotação	KO	Gene
6E9	5D5	1H10	2E7	1A11			
GFFKB6E9 _01577	GFFKB5D5 _02262	GFFK1H10 _00609	GFFKB2E7 _00565	GFFK1A11 _00657	phosphate starvation-inducible protein PhoH and related proteins	K06217	phoH
GFFKB6E9 _00791	GFFKB5D5 _01461	GFFK1H10 _01717	GFFKB2E7 _01674	GFFK1A11 _02822	inorganic phosphate transporter, PiT family	K03306	pitA
GFFKB6E9 _02961	GFFKB5D5 _00056	GFFK1H10 _02221	GFFKB2E7 _03119	GFFK1A11 _01290	manganese-dependent inorganic pyrophosphatase [EC:3.6.1.1]	K15986	ppaC
GFFKB6E9 _01969	GFFKB5D5 _00605	GFFK1H10 _02795	GFFKB2E7 _02527	GFFK1A11 _01881	pyrophosphatase PpaX [EC:3.6.1.1]	K06019	ppaX
GFFKB6E9 _01585	GFFKB5D5 _02254	GFFK1H10 _01860	GFFKB2E7 _01822	GFFK1A11 _02672	Sodium-dependent phosphate transporter	K03324	yjbB

Tabela S11. Identificação dos genes presentes nas estirpes de *Bacillus* 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, relacionados ao estresse hídrico. As anotações estruturais e funcionais dos genomas foram realizadas com os softwares Prokka, RAST, PANNZER2, EggNOG e BlastKOALA.

Gene ID					Anotação	KO	Gene
6E9	5D5	1H10	2E7	1A11			
-	-	-	-	-	Aquaporin Z	K06188	aqpZ
GFFKB6E9 _01134	GFFKB5D5 _01799	GFFK1H10 _02093	GFFKB2E7 _02052	GFFK1A11 _02457	Glycerol uptake facilitator protein	K02440	glpF
GFFKB6E9 _03142	GFFKB5D5 _01016	GFFK1H10 _03197	GFFKB2E7 _02129	GFFK1A11 _02380	Betaine aldehyde dehydrogenase (EC 1.2.1.8)	K00130	betB, gbsA
GFFKB6E9 _01097	GFFKB5D5 _01762	GFFK1H10 _01283	GFFKB2E7 _01244	GFFK1A11 _03255	HTH-type transcriptional regulator BetI	K02167	betI
GFFKB6E9 _03270	GFFKB5D5 _01909	GFFK1H10 _00113	GFFKB2E7 _00113	GFFK1A11 _01119	Glycine betaine transporter OpuD	K05020	opuD, betL
GFFKB6E9 _02601	GFFKB5D5 _02838	GFFK1H10 _03777	GFFKB2E7 _03469	GFFK1A11 _03622	Glycine betaine ABC transporter ATP-binding protein opuAA [EC:7.6.2.9]	K02000	opuAA
GFFKB6E9 _02600	GFFKB5D5 _02837	GFFK1H10 _03776	GFFKB2E7 _03468	GFFK1A11 _03621	Glycine betaine ABC transport system, permease protein OpuAB	K02001	opuAB
GFFKB6E9 _02599	GFFKB5D5 _02836	GFFK1H10 _03775	GFFKB2E7 _03467	GFFK1A11 _03620	Glycine betaine ABC transport system, glycine betaine-binding protein OpuAC	K02002	opuAC
GFFKB6E9 _01863	GFFKB5D5 _00710	GFFK1H10 _02913	GFFKB2E7 _02403	GFFK1A11 _01998	Glycine betaine/L-proline ABC transporter, glycine betaine/L-proline-binding/permease protein	K05845	opuC

[Continua]

[Continuação]

Gene ID					Anotação	KO	Gene
6E9	5D5	1H10	2E7	1A11			
GFFKB6E9 _02599	GFFKB5D5 _02836	GFFK1H10 _03775	GFFKB2E7 _03467	GFFK1A11 _03620	Glycine betaine/proline transport system substrate-binding protein	K02002	proX
GFFKB6E9 _02600	GFFKB5D5 _02837	GFFK1H10 _03776	GFFKB2E7 _03468	GFFK1A11 _03621	Glycine betaine/proline transport system permease protein	K02001	proW
GFFKB6E9 _02601	GFFKB5D5 _02838	GFFK1H10 _03777	GFFKB2E7 _03469	GFFK1A11 _03622	Glycine betaine/proline transport system ATP-binding protein [EC:7.6.2.9]	K02000	proV
GFFKB6E9 _01865	GFFKB5D5 _00713	GFFK1H10 _02113	GFFKB2E7 _02072	GFFK1A11 _02001	Choline ABC transport system, ATP- binding protein OpuBA	K05847	opuBA
-	-	GFFK1H10 _02922	GFFKB2E7 _02404	GFFK1A11 _02002	Choline ABC transport system, permease protein OpuBB	K05846	opuBB
GFFKB6E9 _01863	GFFKB5D5 _00715	GFFK1H10 _02923	GFFKB2E7 _02403	GFFK1A11 _02003	Choline ABC transport system, choline- binding protein OpuBC	K05845	opuBC
GFFKB6E9 _01862	GFFKB5D5 _00709	GFFK1H10 _02924	GFFKB2E7 _02402	GFFK1A11 _02004	Choline ABC transport system, permease protein OpuBD	K05846	opuBD
GFFKB6E9 _03609	GFFKB5D5 _01017	GFFK1H10 _03198	GFFKB2E7 _02128	GFFK1A11 _02381	Alcohol dehydrogenase GbsB (type III), essential for the utilization of choline (EC 1.1.1.1)	K11440	gbsB

[Continua]

[Conclusão]

Gene ID					Anotação	KO	Gene
6E9	5D5	1H10	2E7	1A11			
GFFKB6E9 _01868	GFFKB5D5 _00710	GFFK1H10 _02913	GFFKB2E7 _02408	GFFK1A11 _01998	Osmotically activated L-carnitine/choline ABC transporter, substrate-binding protein OpuCC	K05845	opuCC
GFFKB6E9 _01862	GFFKB5D5 _00711	GFFK1H10 _02914	GFFKB2E7 _02407	GFFK1A11 _01999	Osmotically activated L-carnitine/choline ABC transporter, permease protein OpuCD	K05846	opuCD
GFFKB6E9 _01864	GFFKB5D5 _00714	GFFK1H10 _02912	GFFKB2E7 _02409	GFFK1A11 _01997	Osmotically activated L-carnitine/choline ABC transporter, permease protein OpuCB	K05846	opuCB
GFFKB6E9 _01870	GFFKB5D5 _00708	GFFK1H10 _02911	GFFKB2E7 _02410	GFFK1A11 _01996	Osmotically activated L-carnitine/choline ABC transporter, ATP-binding protein OpuCA	K05847	opuCA
GFFKB6E9 _01865	GFFKB5D5 _00708	GFFK1H10 _02911	GFFKB2E7 _02405	GFFK1A11 _01996	Osmoprotectant transport system ATP-binding protein [EC:7.6.2.9]	K05847	opuA
GFFKB6E9 _01573	GFFKB5D5 _02266	GFFK1H10 _00614	GFFKB2E7 _00570	GFFK1A11 _00652	Choline binding protein D	-	cdD
GFFKB6E9 _02813	GFFKB5D5 _03292	GFFK1H10 _03382	GFFKB2E7 _03695	GFFK1A11 _03851	GntR family transcriptional regulator, trehalose operon transcriptional repressor	K03486	treR2, treR
GFFKB6E9 _02814	GFFKB5D5 _03291	GFFK1H10 _03381	GFFKB2E7 _03696	GFFK1A11 _03852	Trehalose-6-phosphate hydrolase [EC:3.2.1.93]	K01226	treC
GFFKB6E9 _02815	GFFKB5D5 _03290	GFFK1H10 _03380	GFFKB2E7 _03697	GFFK1A11 _03853	trehalose PTS system EIIBC or EIIBCA component [EC:2.7.1.201]	K02819	treB, treP

Tabela S12. Identificação dos genes presentes nas estirpes de *Bacillus* 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, relacionados à resposta ao estresse hídrico. As anotações estruturais e funcionais dos genomas foram realizadas com os softwares Prokka, RAST, PANNZER2, EggNOG e BlastKOALA.

Gene ID					Anotação	KO	Gene
6E9	5D5	1H10	2E7	1A11			
GFFKB6E9_02423	GFFKB5D5_02656	GFFK1H10_03595	GFFKB2E7_03288	GFFK1A11_03440	RNA polymerase sigma-B factor sigB	K03090	sigB
GFFKB6E9_02424	GFFKB5D5_02657	GFFK1H10_03596	GFFKB2E7_03289	GFFK1A11_03441	serine/threonine-protein kinase RsbW [EC:2.7.11.1]	K04757	rsbW
GFFKB6E9_02426	GFFKB5D5_02659	GFFK1H10_03598	GFFKB2E7_03291	GFFK1A11_03443	phosphatase RsbU [EC:3.1.3.3]	K07315	rsbU
GFFKB6E9_02430	GFFKB5D5_02663	GFFK1H10_03602	GFFKB2E7_03295	GFFK1A11_03447	mRNA interferase MazF [EC:3.1.-.-]	K07171	mazF, ndoA, chpA
GFFKB6E9_02429	GFFKB5D5_02662	GFFK1H10_03601	GFFKB2E7_03294	GFFK1A11_03446	rsbT co-antagonist protein RsbR	K17763	rsbR
GFFKB6E9_02428	GFFKB5D5_02661	GFFK1H10_03600	GFFKB2E7_03293	GFFK1A11_03445	rsbT antagonist protein RsbS	K17762	rsbS
GFFKB6E9_02427	GFFKB5D5_02660	GFFK1H10_03599	GFFKB2E7_03292	GFFK1A11_03444	serine/threonine-protein kinase RsbT [EC:2.7.11.1]	K17752	rsbT
GFFKB6E9_02425	GFFKB5D5_02658	GFFK1H10_03597	GFFKB2E7_03290	GFFK1A11_03442	anti-sigma B factor antagonist	K04749	rsbV
GFFKB6E9_02422	GFFKB5D5_02655	GFFK1H10_03594	GFFKB2E7_03287	GFFK1A11_03439	phosphoserine phosphatase RsbX [EC:3.1.3.3]	K05518	rsbX
GFFKB6E9_01563	GFFKB5D5_02276	GFFK1H10_00624	GFFKB2E7_00580	GFFK1A11_00642	RNA polymerase primary sigma factor	K03086	rpoD

[Continua]

[Conclusão]

Gene ID					Anotação	KO	Gene
6E9	5D5	1H10	2E7	1A11			
GFFKB6E9 _02182	GFFKB5D5 _00391	GFFK1H10 _02568	GFFKB2E7 _02757	GFFK1A11 _01650	RNA polymerase sigma-70 factor, ECF subfamily	K03088	rpoE
GFFKB6E9 _00925	GFFKB5D5 _01590	GFFK1H10 _01850	GFFKB2E7 _01813	GFFK1A11 _02682	hemoglobin	K06886	glbN
GFFKB6E9 _00343	GFFKB5D5 _03498	GFFK1H10 _01255	GFFKB2E7 _01216	GFFK1A11 _03283	host factor-I protein	K03666	hfq
GFFKB6E9 _01872	GFFKB5D5 _00706	GFFK1H10 _02909	GFFKB2E7 _02412	GFFK1A11 _01994	multiple antibiotic resistance protein	K05595	marC, yvbG
GFFKB6E9 _00334	GFFKB5D5 _03489	GFFK1H10 _01246	GFFKB2E7 _01207	GFFK1A11 _03292	GTPase	K03665	hflX
GFFKB6E9 _03404	GFFKB5D5 _02047	GFFK1H10 _00250	GFFKB2E7 _00250	GFFK1A11 _00982	carbon starvation protein	K06200	cstA
GFFKB6E9 _02005	GFFKB5D5 _00567	GFFK1H10 _02759	GFFKB2E7 _02568	GFFK1A11 _01840	carbon storage regulator	K03563	csrA
GFFKB6E9 _02595	GFFKB5D5 _02832	GFFK1H10 _03771	GFFKB2E7 _03463	GFFK1A11 _03616	alpha-amylase [EC:3.2.1.1]	K01176	AMY, amyA, malS
GFFKB6E9 _00420	GFFKB5D5 _01089	GFFK1H10 _01335	GFFKB2E7 _01294	GFFK1A11 _03205	regulator of sigma E protease [EC:3.4.24.-]	K11749	rseP
GFFKB6E9 _00784	GFFKB5D5 _00084	GFFK1H10 _01711	GFFKB2E7 _01667	GFFK1A11 _01314	serine protease Do [EC:3.4.21.107]	K04771	degP, htrA
-	-	GFFK1H10 _02832	GFFKB2E7 _02490	GFFK1A11 _01917	cyclomaltodextrinase/maltogenic alphaamylase/neopullulanase [EC:3.2.1.54, 3.2.1.133, 3.2.1.135]	K01208	cd, ma, npIT

Tabela S13. Identificação dos genes presentes nas estirpes de *Bacillus* 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, relacionados ao metabolismo de nitrogênio. As anotações estruturais e funcionais dos genomas foram realizadas com os softwares Prokka, RAST, PANNZER2, EggNOG e BlastKOALA.

Gene ID					Anotação	KO	Gene
6E9	5D5	1H10	2E7	1A11			
GFFKB6E9 _02197	GFFKB5D5 _00376	GFFK1H10 _02552	GFFKB2E7 _02773	GFFK1A11 _01634	MFS transporter, NNP family, nitrate/nitrite transporter	K02575	NRT, narK, nrtP, nasA
GFFKB6E9 _02568	GFFKB5D5 _02808	GFFK1H10 _03741	GFFKB2E7 _03433	GFFK1A11 _03588	assimilatory nitrate reductase catalytic subunit [EC:1.7.99.-]	K00372	nasA
GFFKB6E9 _03582	GFFKB5D5 _00987	GFFK1H10 _00449	GFFKB2E7 _00454	GFFK1A11 _00778	nitronate monooxygenase [EC:1.13.12.16]	K00459	ncd2, npd
GFFKB6E9 _01322	GFFKB5D5 _00321	GFFK1H10 _00854	GFFKB2E7 _00809	GFFK1A11 _00409	glutamate dehydrogenase [EC:1.4.1.2]	K00260	gudB, rocG
GFFKB6E9 _00154	GFFKB5D5 _03172	GFFK1H10 _01134	GFFKB2E7 _01092	GFFK1A11 _00115	glutamate synthase (NADPH) large chain [EC:1.4.1.13]	K00265	gltB
GFFKB6E9 _00155	GFFKB5D5 _03173	GFFK1H10 _01134	GFFKB2E7 _01092	GFFK1A11 _00114	glutamate synthase (NADPH) small chain [EC:1.4.1.13]	K00266	gltD
GFFKB6E9 _01944	GFFKB5D5 _00630	GFFK1H10 _00052	GFFKB2E7 _00052	GFFK1A11 _01180	carbonic anhydrase [EC:4.2.1.1]	K01673	cynT, can
GFFKB6E9 _00331	GFFKB5D5 _03486	GFFK1H10 _01243	GFFKB2E7 _01204	GFFK1A11 _03295	glutamine synthetase [EC:6.3.1.2]	K01915	glnA, GLUL
GFFKB6E9 _03439	GFFKB5D5 _00840	GFFK1H10 _03031	GFFKB2E7 _02296	GFFK1A11 _02111	nitrogen fixation protein NifU and related proteins	K04488	iscU, nifU
GFFKB6E9 _00661	GFFKB5D5 _01330	GFFK1H10 _01577	GFFKB2E7 _01535	GFFK1A11 _02962	flavodoxin I	K03839	fldA, nifF, isiB

[Continua]

[Conclusão]

Gene ID					Anotação	KO	Gene
6E9	5D5	1H10	2E7	1A11			
GFFKB6E9 _02117	GFFKB5D5 _00456	GFFK1H10 _02633	GFFKB2E7 _02692	GFFK1A11 _01715	ammonium transporter, Amt family	K03320	amt, AMT, MEP
GFFKB6E9 _02193	GFFKB5D5 _00380	GFFK1H10 _02556	GFFKB2E7 _02769	GFFK1A11 _01638	nitrate reductase / nitrite oxidoreductase, alpha subunit [EC:1.7.5.1 1.7.99.-]	K00370	narG, narZ, nxrA
GFFKB6E9 _02192	GFFKB5D5 _00381	GFFK1H10 _02557	GFFKB2E7 _02768	GFFK1A11 _01639	nitrate reductase / nitrite oxidoreductase, beta subunit [EC:1.7.5.1 1.7.99.-]	K00371	narH, narY, nxrB
GFFKB6E9 _02190	GFFKB5D5 _00383	GFFK1H10 _02559	GFFKB2E7 _02766	GFFK1A11 _01641	nitrate reductase gamma subunit [EC:1.7.5.1 1.7.99.-]	K00374	narI, narV
GFFKB6E9 _02191	GFFKB5D5 _00382	GFFK1H10 _02558	GFFKB2E7 _02767	GFFK1A11 _01640	nitrate reductase molybdenum cofactor assembly chaperone NarJ/NarW	K00373	narJ, narW
GFFKB6E9 _01124	GFFKB5D5 _01789	GFFK1H10 _02083	GFFKB2E7 _02042	GFFK1A11 _02467	Rrf2 family transcriptional regulator, nitric oxide-sensitive transcriptional repressor	K13771	nsrR
GFFKB6E9 _00101	GFFKB5D5 _03120	GFFK1H10 _01036	GFFKB2E7 _00989	GFFK1A11 _00228	Nitric oxide reductase activation protein NorQ	K04748	norQ
GFFKB6E9 _02829	GFFKB5D5 _03276	GFFK1H10 _03368	GFFKB2E7 _03709	GFFK1A11 _03865	nitric-oxide synthase, bacterial [EC:1.14.14.47]	K00491	nos

Tabela S14. Identificação dos genes presentes nas estirpes de *Bacillus* 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, relacionados à produção de toxinas bacterianas. As anotações estruturais e funcionais dos genomas foram realizadas com os softwares Prokka, RAST, PANNZER2, EggNOG e BlastKOALA.

Gene ID					Anotação	KO	Gene
6E9	5D5	1H10	2E7	1A11			
GFFKB6E9 _00013	GFFKB5D5 _03041	GFFK1H10 _00975	GFFKB2E7 _00929	GFFK1A11 _00288	hemolysin III	K11068	hlyIII

Tabela S15. Identificação dos genes presentes nas estirpes de *Bacillus* 6E9, 5D5, 1H10, 2E7 e 1A11, relacionados ao sistema de secreção. As anotações estruturais e funcionais dos genomas foram realizadas com os softwares Prokka, RAST, PANNZER2, EggNOG e BlastKOALA.

Gene ID					Anotação	KO	Gene
6E9	5D5	1H10	2E7	1A11			
GFFKB6E9 _02015	GFFKB5D5 _00557	GFFK1H10 _02749	GFFKB2E7 _02578	GFFK1A11 _01830	competence protein ComFA	K02240	comFA
GFFKB6E9 _02013	GFFKB5D5 _00559	GFFK1H10 _02751	GFFKB2E7 _02576	GFFK1A11 _01832	competence protein ComFC	K02242	comFC
GFFKB6E9 _01026	GFFKB5D5 _01691	GFFK1H10 _01983	GFFKB2E7 _01944	GFFK1A11 _02564	competence protein ComK	K02250	comK
GFFKB6E9 _00951	GFFKB5D5 _01618	GFFK1H10 _01877	GFFKB2E7 _01839	GFFK1A11 _02655	competence protein ComZ	K02254	comZ
GFFKB6E9 _00437	GFFKB5D5 _01106	GFFK1H10 _01352	GFFKB2E7 _01311	GFFK1A11 _03188	flagellar biosynthesis protein FlhA	K02400	flhA
GFFKB6E9 _00438	GFFKB5D5 _01107	GFFK1H10 _01353	GFFKB2E7 _01312	GFFK1A11 _03187	flagellar biosynthetic protein FlhB	K02401	flhB
GFFKB6E9 _00455	GFFKB5D5 _01124	GFFK1H10 _01370	GFFKB2E7 _01329	GFFK1A11 _03170	flagellar M-ring protein FliF	K02409	fliF
GFFKB6E9 _00452	GFFKB5D5 _01121	GFFK1H10 _01367	GFFKB2E7 _01326	GFFK1A11 _03173	flagellum-specific ATP synthase [EC:7.4.2.8]	K02412	fliI
GFFKB6E9 _00444	GFFKB5D5 _01113	GFFK1H10 _01359	GFFKB2E7 _01318	GFFK1A11 _03181	flagellar motor switch protein FliN/FliY	K02417	fliNY, fliN

[Continua]

[Continuação]

Gene ID					Anotação	KO	Gene
6E9	5D5	1H10	2E7	1A11			
GFFKB6E9_00440	GFFKB5D5_01109	GFFK1H10_01355	GFFKB2E7_01314	GFFK1A11_03185	flagellar biosynthetic protein FliQ	K02420	fliQ
GFFKB6E9_00441	GFFKB5D5_01110	GFFK1H10_01356	GFFKB2E7_01315	GFFK1A11_03184	flagellar biosynthetic protein FliP	K02419	fliP
GFFKB6E9_00439	GFFKB5D5_01108	GFFK1H10_01354	GFFKB2E7_01313	GFFK1A11_03186	flagellar biosynthetic protein FliR	K02421	fliR
GFFKB6E9_00453	GFFKB5D5_01122	GFFK1H10_01368	GFFKB2E7_01327	GFFK1A11_03172	flagellar assembly protein FliH	K02411	fliH
GFFKB6E9_00442	GFFKB5D5_01111	GFFK1H10_01357	GFFKB2E7_01316	GFFK1A11_03183	flagellar protein FliO/FliZ	K02418	fliOZ, fliO
GFFKB6E9_00536	GFFKB5D5_01205	GFFK1H10_01451	GFFKB2E7_01410	GFFK1A11_03089	YggT family protein	K02221	yggT
GFFKB6E9_01602	GFFKB5D5_02237	GFFK1H10_00583	GFFKB2E7_00539	GFFK1A11_00683	competence protein ComEA	K02237	comEA
GFFKB6E9_01600	GFFKB5D5_02239	GFFK1H10_00585	GFFKB2E7_00541	GFFK1A11_00681	competence protein ComEC	K02238	comEC
GFFKB6E9_01603	GFFKB5D5_02236	GFFK1H10_00582	GFFKB2E7_00538	GFFK1A11_00684	competence protein ComER	K02239	comER
GFFKB6E9_01519	GFFKB5D5_02319	GFFK1H10_00672	GFFKB2E7_00628	GFFK1A11_00594	competence protein ComGA	K02243	comGA
GFFKB6E9_01518	GFFKB5D5_02320	GFFK1H10_00673	GFFKB2E7_00629	GFFK1A11_00593	competence protein ComGB	K02244	comGB

[Continua]

[Continuação]

Gene ID					Anotação	KO	Gene
6E9	5D5	1H10	2E7	1A11			
GFFKB6E9 _01601	GFFKB5D5 _02238	GFFK1H10 _00584	GFFKB2E7 _00540	GFFK1A11 _00682	dCMP deaminase [EC:3.5.4.12]	K01493	comEB
GFFKB6E9 _01517	GFFKB5D5 _02321	GFFK1H10 _00674	GFFKB2E7 _00630	GFFK1A11 _00592	competence protein ComGC	K02245	comGC
GFFKB6E9 _01734	GFFKB5D5 _02112	GFFK1H10 _00317	GFFKB2E7 _00318	GFFK1A11 _00916	leader peptidase (prepilin peptidase) / Nmethyltransferase [EC:3.4.23.43, 2.1.1.-]	K02236	comC
GFFKB6E9 _01514	GFFKB5D5 _02324	GFFK1H10 _00677	GFFKB2E7 _00633	GFFK1A11 _00589	competence protein ComGF	K02248	comGF
GFFKB6E9 _01026	GFFKB5D5 _01691	GFFK1H10 _01983	GFFKB2E7 _01944	GFFK1A11 _02564	competence protein ComK	K02250	comK
GFFKB6E9 _03866	GFFKB5D5 _03520	GFFK1H10 _01213	GFFKB2E7 _01170	GFFK1A11 _00035	sec-independent protein translocase protein TatA	K03116	tatA
GFFKB6E9 _02631	GFFKB5D5 _02865	GFFK1H10 _03217	GFFKB2E7 _03503	GFFK1A11 _03656	sec-independent protein translocase protein TatC	K03118	tatC
GFFKB6E9 _01998	GFFKB5D5 _00574	GFFK1H10 _02767	GFFKB2E7 _02560	GFFK1A11 _01848	preprotein translocase subunit SecA [EC:7.4.2.8]	K03070	secA
GFFKB6E9 _03632	GFFKB5D5 _03603	GFFK1H10 _03977	GFFKB2E7 _04036	GFFK1A11 _04288	preprotein translocase subunit SecE	K03073	secE
GFFKB6E9 _01852	GFFKB5D5 _00726	GFFK1H10 _02931	GFFKB2E7 _02395	GFFK1A11 _02011	preprotein translocase subunit SecG	K03075	secG
GFFKB6E9 _03668	GFFKB5D5 _03639	GFFK1H10 _03941	GFFKB2E7 _04000	GFFK1A11 _04252	preprotein translocase subunit SecY	K03076	secY

[Continua]

[Conclusão]

Gene ID					Anotação	KO	Gene
6E9	5D5	1H10	2E7	1A11			
GFFKB6E9 _01697	GFFKB5D5 _02149	GFFK1H10 _00360	GFFKB2E7 _00362	GFFK1A11 _00873	SecD/SecF fusion protein	K12257	secDF
GFFKB6E9 _00481	GFFKB5D5 _01147	GFFK1H10 _01393	GFFKB2E7 _01352	GFFK1A11 _03147	signal recognition particle subunit SRP54 [EC:3.6.5.4]	K03106	SRP54, ffh
GFFKB6E9 _00481	GFFKB5D5 _01150	GFFK1H10 _01396	GFFKB2E7 _01355	GFFK1A11 _03144	fused signal recognition particle receptor	K03110	ftsY
GFFKB6E9 _01702	GFFKB5D5 _02144	GFFK1H10 _00355	GFFKB2E7 _00357	GFFK1A11 _00878	preprotein translocase subunit YajC	K03210	yajC
GFFKB6E9 _01432	GFFKB5D5 _00009	GFFK1H10 _00758	GFFKB2E7 _00714	GFFK1A11 _00508	YidC/Oxa1 family membrane protein insertase	K03217	yidC, spolIJ, OXA1, ccfA
GFFKB6E9 _00478	GFFKB5D5 _01147	GFFK1H10 _01393	GFFKB2E7 _01352	GFFK1A11 _03147	signal recognition particle subunit SRP54 [EC:3.6.5.4]	K03106	SRP54, ffh