



**MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE
PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRICULTURA E BIODIVERSIDADE**

**USO DE *Bacillus aryabhattai* NA CULTURA DO MILHO:
TOLERÂNCIA À SECA, ASPECTOS FISIOLÓGICOS E
PRODUTIVIDADE**

JOÃO PEDRO FERREIRA BARBOSA



**MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE
PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRICULTURA E BIODIVERSIDADE**

JOÃO PEDRO FERREIRA BARBOSA

**USO DE *Bacillus aryabhattai* NA CULTURA DO MILHO: TOLERÂNCIA À SECA,
ASPECTOS FISIOLÓGICOS E PRODUTIVIDADE**

Tese apresentada à Universidade Federal de Sergipe, como parte das exigências do Curso de Doutorado em Agricultura e Biodiversidade, área de concentração em Agricultura e Biodiversidade, para obtenção do título de “Doutor em Ciências”.

Orientador
Prof. Dr. Luiz Fernando Ganassali de Oliveira
Júnior

Coorientador
Prof. Dr. Marcelo Augusto Gutierrez Carnelossi

SÃO CRISTÓVÃO
SERGIPE – BRASIL
2026

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA BIBLIOTECA CENTRAL
UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE

B238u Barbosa, João Pedro Ferreira.
 Uso de *Bacillus aryabhattai* na cultura do milho: tolerância à
seca, aspectos fisiológicos e produtividade / João Pedro Ferreira
Barbosa; orientador Luiz Fernando Ganassali de Oliveira Júnior. –
São Cristóvão, SE, 2026.
 68 f.; il.

 Tese (doutorado em Agricultura e Biodiversidade) –
Universidade Federal de Sergipe, 2026.

 1. Agrobiodiversidade. 2. Milho – Resistência à seca. 3. Enzimas. 4.
Antioxidantes. 5. Plantas – Efeito da seca. 6. Estresse (Fisiologia). 7.
Clorofila. I. *Bacillus aryabhattai*. II. Oliveira Júnior, Luiz Fernando
Ganassali de, orient. III. Título.

CDU 633.15

JOÃO PEDRO FERREIRA BARBOSA

**USO DE *Bacillus aryabhattai* NA CULTURA DO MILHO: TOLERÂNCIA À SECA,
ASPECTOS FISIOLÓGICOS E PRODUTIVIDADE**

Tese apresentada à Universidade Federal de Sergipe, como parte das exigências do Curso de Doutorado em Agricultura e Biodiversidade, área de concentração em Agricultura e Biodiversidade, para obtenção do título de “Doutor em Ciências”.

APROVADA em 09 de fevereiro de 2026.

Dr. Marcelo Augusto Gutierrez Carnelossi	UFS
Dra. Aline de Almeida Vasconcelos	UFS
Dr. Leonardo Lucas Carnevalli Dias	UFSJ
Dr. Fabrício de Oliveira Reis	UEMA

Prof. Dr. Luiz Fernando Ganassali de Oliveira Júnior
(Orientador)

Prof. Dr. Marcelo Augusto Gutierrez Carnelossi
(Coorientador)

SÃO CRISTÓVÃO
SERGIPE – BRASIL

AGRADECIMENTOS

Ao Programa de Pós-Graduação em Agricultura e Biodiversidade (PPGAGRI) da Universidade Federal de Sergipe (UFS), pela oportunidade de realização do curso de doutorado.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudos, totalmente essencial para realização do curso de doutorado.

À minha primeira professora, minha mãe, Maria Ferreira Barbosa (*in memoriam*), que me ensinou as letras e os números. Não encontro palavras que expressem minha gratidão por tudo o que fez por mim. Meu sincero reconhecimento pelo apoio incondicional durante toda a minha trajetória, do ensino fundamental ao início do doutorado.

Ao meu pai, Manoel Barbosa, e ao meu irmão, Samuel Ferreira Barbosa, pelo apoio constante ao longo da vida e pela colaboração, inclusive no doutorado, nas análises de produtividade dos artigos II e III. Minha sincera gratidão, obrigado por tudo.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Luiz Fernando Ganassali de Oliveira Júnior, por todo incentivo à minha formação acadêmica e profissional, pela constante solicitude em esclarecer minhas dúvidas e pela boa relação. Meu sincero agradecimento por todo apoio.

Ao meu coorientador, Prof. Dr. Marcelo Augusto Gutierrez Carnelossi, pela boa relação e por todo auxílio prestado, especialmente nas análises bioquímicas. Muito obrigado.

Aos professores da UFS, Profa. Dra. Aline de Almeida Vasconcelos, Prof. Dr. Paulo Roberto Gagliardi, Prof. Dr. Airon José da Silva, Profa. Dra. Renata Silva-Mann e Prof. Dr. Douglas Romeu da Costa, pela prontidão em ajudar, seja por meio do empréstimo de equipamentos, da disponibilização de espaço, do apoio nos experimentos e/ou na produção dos artigos. Minha gratidão.

À banca examinadora, Prof. Dr. Marcelo Augusto Gutierrez Carnelossi, Profa. Dra. Aline de Almeida Vasconcelos, Prof. Dr. Leonardo Lucas Carnevalli Dias e Prof. Dr. Fabrício de Oliveira Reis, por suas contribuições na tese.

Aos colegas de doutorado, Júlio Renovato dos Santos, Wendel de Melo Massaranduba, Genilza Almeida da Graça e Idamar da Silva Lima, pela boa relação e ajuda mútua ao longo do curso. Muito obrigado.

Às pessoas que me auxiliaram diretamente durante as pesquisas de doutorado, Lucas Matos, Isaac Fonseca, Jecilaine Efigênia, João Felipe, Ana Vitória, Sabrina Andrade, Ryan Eduardo, Thiago Herbert, Manoel Santana, Larissa Vieira e Luís Felipe. Registro meu sincero agradecimento pela ajuda prestada.

BIOGRAFIA

JOÃO PEDRO FERREIRA BARBOSA, filho de Manoel Barbosa e Maria Ferreira Barbosa, tendo como avós paternos Manoel Barbosa Lima e Maria José Barbosa Lima, e avós maternos João Ferreira Lóz e Margarida Ferreira Lóz, nasceu em 05 de abril de 1999, em Arapiraca, Alagoas.

Em fevereiro de 2016, ingressou no curso de Licenciatura em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Alagoas, concluindo-o em dezembro de 2019.

Em março de 2020, ingressou no curso de mestrado pelo Programa de Pós-Graduação em Agronomia (Produção Vegetal) da Universidade Federal de Alagoas, obtendo o título de mestre em Agronomia em fevereiro de 2022.

Em março de 2022, iniciou o curso de doutorado pelo Programa de Agricultura e Biodiversidade da Universidade Federal de Sergipe.

SUMÁRIO

	Página
LISTA DE FIGURAS	i
LISTA DE TABELAS	iv
LISTA DE ABREVIATURAS, SÍMBOLOS E SIGLAS	v
RESUMO	vii
ABSTRACT	viii
1. INTRODUÇÃO GERAL	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	2
2.1 Aspectos gerais da cultura do milho	2
2.2 Aspectos ecofisiológicos e bioquímicos de plantas em condições de deficiência hídrica	2
2.3 Rizobactérias como promotoras de tolerância à seca e crescimento em plantas	5
2.4 <i>Bacillus aryabhattai</i> e sua atuação na promoção do crescimento e tolerância à seca em plantas	6
3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	8
4. ARTIGO 1: AURAS®, A BIOSTIMULANT CONTAINING <i>Bacillus aryabhattai</i> STRAIN CMAA 1363, ENHANCES DROUGHT TOLERANCE AND GROWTH IN MAIZE PLANTS	17
Abstract	17
4.1. Introduction	18
4.2. Materials and methods	18
4.2.1 Experimental area	19
4.2.2 Experimental conditions	20
4.2.3 Physiological and biochemical analyses	20
4.2.3.1 Relative water content (RWC)	20
4.2.3.2 Electrolyte leakage (EL)	20
4.2.3.3 Chlorophyll indices	20
4.2.3.4 Proline content	20
4.2.3.5 Antioxidant enzyme activity	20
4.2.3.5.1 Sample preparation	20
4.2.3.5.2 Superoxide dismutase (SOD) activity	21
4.2.3.5.3 Ascorbate peroxidase (APX) activity	21
4.2.3.5.4 Catalase (CAT) activity	21
4.2.3.6 Chlorophyll <i>a</i> transient fluorescence (OKJIP)	21
4.2.4 Morpho-agronomic parameters	21
4.2.3.5 Statistical analysis	21
4.3. Results	21
4.3.1 Water Status, Membrane Integrity, and Chlorophyll Indices	22
4.3.2 Proline Content and Antioxidant Enzyme Activity	22
4.3.3 Chlorophyll <i>a</i> Transient Fluorescence (OKJIP) Parameters	23
4.3.4 Morpho-Agronomic Parameters	26
4.4. Discussion	28
4.5. Conclusions	30
4.6. References	30
5. ARTIGO 2: <i>Bacillus aryabhattai</i> CEPA CMAA 1363 MITIGA O ESTRESSE POR DEFICIÊNCIA HÍDRICA DURANTE A FASE VEGETATIVA DO MILHO E AUMENTA A PRODUTIVIDADE PÓS-ESTRESSE	35
Resumo	35
5.1. Introdução	36

5.2. Material e Métodos	37
5.2.1. Área experimental	37
5.2.2. Manejo da cultura	37
5.2.3. Delineamento experimental e tratamentos	38
5.2.4. Análises fisiológicas e bioquímicas	38
5.2.4.1. Teor relativo de água (TRA)	38
5.2.4.2. Extravasamento de eletrólitos (EE)	38
5.2.4.3. Índices de clorofila	39
5.2.4.4. Teor de prolina	39
5.2.4.5. Atividade de enzimas antioxidantes	39
5.2.4.5.1. Preparação das amostras	39
5.2.4.5.2. Determinação da atividade da superóxido dismutase (SOD)	39
5.2.4.5.3. Determinação da atividade da ascorbato peroxidase (APX)	39
5.2.4.5.4. Determinação da atividade da catalase (CAT)	40
5.2.4.6 Fluorescência transiente da clorofila <i>a</i> (OKJIP)	40
5.2.4.7. Parâmetros morfoagronômicos	40
5.2.4.8. Componentes de produção e produtividade	40
5.2.5. Análise estatística	41
5.3. Resultados	41
5.3.1 Status hídrico, integridade da membrana e índices de clorofila	41
5.3.2 Teor de prolina e atividade de enzimas antioxidantes	42
5.3.3 Parâmetros de fluorescência transiente da clorofila <i>a</i>	43
5.3.4 Parâmetros morfoagronômicos e de produtividade	44
5.4. Discussão	46
5.5. Conclusões	48
5.6. Referências	49
6. ARTIGO 3: <i>Bacillus aryabhattai</i> MODULA RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS EM PLANTAS DE MILHO DURANTE A FASE REPRODUTIVA	54
Resumo	54
6.1. Introdução	55
6.2. Material e Métodos	55
6.2.1 Área experimental	55
6.2.2 Manejo da cultura	55
6.2.3 Delineamento experimental	56
6.2.4 Análises ecofisiológicas	57
6.2.4.1 Teor relativo de água (TRA)	57
6.2.4.2 Extravasamento de eletrólitos (EE)	57
6.2.4.2 Índices de clorofila	57
6.2.4.3 Fluorescência transiente da clorofila <i>a</i> (OKJIP)	57
6.2.5 Produtividade	58
6.2.6 Análise estatística	58
6.3. Resultados	58
6.4. Discussão	58
6.5. Conclusões	62
6.6. Referências	64
7. CONSIDERAÇÕES FINAIS	68

LISTA DE FIGURAS

ARTIGO 1

Figura		Página
	Graphical abstract	17
1	Daily average temperature (°C) and relative humidity (%) recorded throughout the experimental period.	19
2	Relative water content (RWC) (a), electrolyte leakage (EL) (b), Falker chlorophyll <i>a</i> index (c), and Falker chlorophyll <i>b</i> index (d) in maize plants under two water regimes—well-watered (WW) and drought stress (DS) conditions—with and without application of the biostimulant Auras® (active ingredient: <i>Bacillus aryabhatai</i> strain CMAA 1363). Bars represent the mean, and error bars indicate the standard error. Means followed by the same letter do not differ according to Tukey's test ($p < 0.05$).	22
3	Proline content (a) and antioxidant enzyme activity of superoxide dismutase (b), catalase (c), and ascorbate peroxidase (d) in maize plants under two water regimes—well-watered (WW) and drought stress (DS) conditions—with and without application of the biostimulant Auras® (active ingredient: <i>Bacillus aryabhatai</i> strain CMAA 1363). Bars represent the mean, and error bars indicate the standard error. Means followed by the same letter do not differ according to Tukey's test ($p < 0.05$).	23
4	OKJIP curve of chlorophyll <i>a</i> transient fluorescence in maize plants under two water regimes—well-watered (WW) and drought stress (DS)—with and without application of the biostimulant Auras® (active ingredient: <i>Bacillus aryabhatai</i> strain CMAA 1363). The points correspond to fluorescence values at O (50 μ s), K (200 μ s), J (2 ms), I (30 ms), and P (maximum fluorescence intensity).	24
5	Leaf model representing phenomenological energy fluxes per excited cross-section in maize plants under two water regimes—well-watered (WW) and drought stress (DS) conditions—with and without application of the biostimulant Auras® (active ingredient: <i>Bacillus aryabhatai</i> strain CMAA 1363). The diameter and height of each symbol correspond to the intensity of the flux. The diameter and height of each symbol correspond to the intensity of the flux per cross-section. Yellow—ABS/CS; Blue—TR0/CS; Green—ET0/CS; Gray—RE0/CS; Red—DI0/CS. Means followed by the same letter do not differ according to Tukey's test ($p < 0.05$).	25
6	Radar chart representing transient chlorophyll <i>a</i> fluorescence in maize plants under two water regimes—well-watered (WW) and drought stress (DS) conditions—with and without application of the biostimulant Auras® (active ingredient: <i>Bacillus aryabhatai</i> strain CMAA 1363). The values were standardized to 0–50 scale. The abbreviations and their biological significance are detailed in the abbreviations section. *symbol indicates a statistically significant difference based on the F test ($p < 0.05$).	26

ARTIGO 2

Figura		Página
	Resumo gráfico	35
1	Dados meteorológicos diários durante o período experimental. Temperatura e precipitação (A). Radiação solar e umidade relativa (B). As setas indicam o início e fim da imposição da deficiência hídrica.	37
2	Teor relativo de água (TRA) (A), extravasamento de eletrólitos (EE) (B), Índice Falker de clorofila <i>a</i> (C) e índice Falker de clorofila <i>b</i> (D) em plantas	

	de milho durante a fase vegetativa sob dois regimes hídricos —condições hídricas ideais (WW) e deficiência hídrica (DS) —com e sem inoculação por <i>Bacillus aryabhatai</i> cepa CMAA 1363. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).	42
3	Teor de prolina (A) e atividade das enzimas antioxidantes superóxido dismutase (SOD) (B), catalase (CAT) (C) e ascorbato peroxidase (APX) (D) em plantas de milho durante a fase vegetativa sob dois regimes hídricos — condições hídricas ideais (WW) e deficiência hídrica (DS) —com e sem inoculação por <i>Bacillus aryabhatai</i> cepa CMAA 1363. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).	43
4	Curva OKJIP de fluorescência transiente da clorofila <i>a</i> (A) e gráfico de radar de parâmetros de fluorescência transiente da clorofila <i>a</i> (B) em plantas de milho durante a fase vegetativa sob dois regimes hídricos —condições hídricas ideais (WW) e deficiência hídrica (DS) —com e sem inoculação por <i>Bacillus aryabhatai</i> cepa CMAA 1363. M0 (inclinação inicial aproximada da fluorescência transiente O-J), VK (fluorescência variável relativa no ponto K), OEC (complexo de evolução de oxigênio), RC/CS (densidade de centros de reação do PSII por seção transversal), RC/ABS (densidade de centros de reação do PSII por luz absorvida), Plabs (índice de performance com base na absorção), Plcs (índice de performance da seção transversal) e DFabs (força motriz baseada na absorção). * Indica diferença estatística pelo teste F ($p < 0,05$).	44
5	Produtividade de grãos de plantas de milho submetidas a dois regimes hídricos durante a fase vegetativa —condições hídricas ideais (WW) e deficiência hídrica (DS)—com e sem inoculação por <i>Bacillus aryabhatai</i> cepa CMAA 1363. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).	46

ARTIGO 3

Figura		Página
1	Dados meteorológicos diários durante o período experimental. Temperatura e precipitação (A). Radiação solar e umidade relativa (B). As setas indicam o início e fim da imposição da deficiência hídrica.	56
2	Teor relativo de água (TRA) e extravasamento de eletrólitos (EE) em plantas de milho durante a fase reprodutiva sob dois regimes hídricos, condições hídricas ideais (WW) e deficiência hídrica (WS), com e sem inoculação por <i>Bacillus aryabhatai</i> cepa CMAA 1363. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).	59
3	Índices Falker de clorofila <i>a</i> (Chl <i>a</i>) e clorofila <i>b</i> (Chl <i>b</i>) em plantas de milho durante a fase reprodutiva sob dois regimes hídricos, condições hídricas ideais (WW) e deficiência hídrica (WS), com e sem inoculação por <i>Bacillus aryabhatai</i> cepa CMAA 1363. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).	59
4	Curva OKJIP da fluorescência transiente da clorofila <i>a</i> (A) e fluorescência variável relativa no ponto K (VK), J (VJ) e I (VI) (B) em plantas de milho durante a fase reprodutiva sob dois regimes hídricos, condições hídricas ideais (WW) e deficiência hídrica (WS), com e sem inoculação por <i>Bacillus aryabhatai</i> cepa CMAA 1363. Em VK (fluorescência relativa variável no ponto K), VJ (fluorescência relativa variável no ponto J) e VI (fluorescência variável relativa no ponto I), considerou-se WW como 0, calculando-se a diferença entre o mesmo e demais tratamentos. *Indica diferença estatística pelo teste F ($p < 0,05$) e ^{ns} não significativo pelo teste F ($p > 0,05$).	60

5	Gráfico de radar referente a parâmetros de fluorescência transiente da clorofila <i>a</i> em plantas de milho durante a fase reprodutiva sob dois regimes hídricos, condições hídricas ideais (WW) e deficiência hídrica (WS), com e sem inoculação por <i>Bacillus aryabhattai</i> cepa CMAA 1363. Complexo de evolução de oxigênio (OEC), densidade de centros de reação do PSII por luz absorvida (RC/ABS), índice de performance com base na absorção (PIabs) e força motriz com base na absorção (DFabs). * Indica diferença estatística pelo teste F ($p<0,05$).	61
6	Produtividade de plantas de milho submetidas a dois regimes hídricos durante a fase reprodutiva, condições hídricas ideais (WW) e deficiência hídrica (WS), com e sem inoculação por <i>Bacillus aryabhattai</i> cepa CMAA 1363. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p<0,05$).	61
7	Correlação de Pearson entre principais variáveis analisadas em plantas de milho durante a fase reprodutiva sob dois regimes hídricos, condições hídricas ideais e deficiência hídrica, com e sem inoculação por <i>Bacillus aryabhattai</i> cepa CMAA 1363. *, ** e *** Indicam significância a $p<0,05$, $p<0,01$ e $p<0,001$, respectivamente.	62

LISTA DE TABELAS

REVISÃO DE LITERATURA

Tabela	Página
1 Definição de parâmetros de fluorescência transiente da clorofila <i>a</i> do teste OKJIP.	4

ARTIGO 1

Tabela	Página
1 Morpho-agronomic parameters of maize plants under two water regimes—well-watered (WW) and drought stress (DS) – with and without application of the biostimulant Auras® (active ingredient: <i>Bacillus aryabhattai</i> strain CMAA 1363). Means followed by the same letter do not differ significantly according to Tukey’s test ($p < 0.05$).	27

ARTIGO 2

Tabela	Página
1 Parâmetros morfoagronômicos de plantas de milho durante a fase vegetativa sob dois regimes hídricos—condições hídricas ideais (WW) e deficiência hídrica (DS)—com e sem inoculação por <i>Bacillus aryabhattai</i> cepa CMAA 1363. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).	44
2 Componentes de produção de plantas de milho submetidas a dois regimes hídricos durante a fase vegetativa —condições hídricas ideais (WW) e deficiência hídrica (DS)—com e sem inoculação por <i>Bacillus aryabhattai</i> cepa CMAA 1363. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).	45

LISTA DE ABREVIATURAS, SIGLAS E SÍMBOLOS

$^1\text{O}_2$	Oxigênio singlete
ABS	Energia absorvida na antena do PSII
ABS/RC	Fluxo de absorção por centro de reação do PSII
ACC	Ácido 1-aminociclopropano-1-carboxilato
AIA	Ácido indol-3-acético
AF	Área foliar
APX	Ascorbato peroxidase
CA	Constante de ajuste da área foliar do milho
CAT	Catalase
CF	Comprimento da folha
CF	Condutividade final
CI	Condutividade inicial
cm	Centímetro
DAP	Diâmetro após o plantio
DFabs	Força motriz baseada na absorção
DI0/CS	Fluxo de energia dissipada por seção transversal do PSII
DI0/RC	Fluxo de energia dissipada por centro de reação do PSII ativo
DS	<i>Drought stress</i> (estresse por deficiência hídrica)
EE	Extravasamento de eletrólitos
EROs	Espécies reativas de oxigênio
ET0/CS	Fluxo de elétrons de QA^- para PQ por seção transversal do PSII
ET0/RC	Fluxo de elétrons transferidos de QA^- para PQ pelo PSII ativo
Fm	Fluorescência máxima
Fv	Fluorescência variável
GA_3	Ácido giberélico
H_2O_2	Peróxido de hidrogênio
I	Ponto I da curva OKJIP
J	Ponto J da curva OKJIP
K	Ponto K da curva OKJIP
LF	Largura da folha
m	Metro
MF	Massa fresca
MT	Massa túrgida
MS	Massa seca
mg	Miligrama
mL	Mililitro
mm	Milímetro
M0	Inclinação inicial da fluorescência transiente O–J
O	Fluorescência inicial
$\text{O}_2\bullet^-$	Radical superóxido
OEC	Complexo de evolução de oxigênio

OH•	Radical hidroxila
P	Fluorescência máxima
PGPR	<i>Plant growth-promoting rhizobacteria</i>
PIabs	Índice de performance com base na absorção
PIabs,total	Índice de performance total baseado na absorção
PIcs	Índice de performance baseado na seção transversal
PIcs,total	Índice de performance total baseado na seção transversal
P _Q	Plastoquinona
PSI	Fotossistema I
PSII	Fotossistema II
RC	Centro de reação
RC/ABS	Densidade de centros de reação do PSII por luz absorvida
RC/CS	Densidade de centros de reação do PSII por seção transversal
RE0/CS	Fluxo de elétrons de QA ⁻ para os aceitadores finais do PSI por seção transversal
RE0/RC	Fluxo de elétrons transferidos de QA ⁻ para os aceitadores finais do PSI por centro de reação
SOD	Superóxido dismutase
Sm	Área normalizada sob a curva OJIP
t ha ⁻¹	Tonelada por hectare
TRA	Teor relativo de água
TR0/CS	Fluxo máximo de excitons capturados por seção transversal do PSII
TR0/RC	Fluxo máximo de excitons capturados pelo PSII ativo
UFS	Universidade Federal de Sergipe
VK	Fluorescência variável relativa no ponto K
VJ	Fluorescência variável relativa no ponto J
VI	Fluorescência variável relativa no ponto I
WW	<i>Well-watered</i> (bem irrigado)
Z	Zeatina

RESUMO

BARBOSA, João Pedro Ferreira. **Uso de *Bacillus aryabhattai* na cultura do milho: tolerância à seca, aspectos fisiológicos e produtividade.** São Cristóvão: UFS, 2026. 68p. (Tese – Doutorado em Agricultura e Biodiversidade).*

As mudanças climáticas têm intensificado a frequência e a severidade de períodos de seca, afetando a produção de milho (*Zea mays* L.). Diante desse cenário, a utilização de rizobactérias promotoras de crescimento vegetal (PGPR, *plant growth-promoting rhizobacteria*) tem se destacado como uma alternativa biotecnológica sustentável para mitigar o estresse por deficiência hídrica. Entre as PGPR, *Bacillus aryabhattai* cepa CMAA 1363, isolada originalmente da raiz de *Cereus jamacaru*, cacto típico da Caatinga, tem promovido tolerância à seca e crescimento em diversas culturas. Esta tese caracterizou o papel de *B. aryabhattai* cepa CMAA 1363 na mitigação do estresse por deficiência hídrica e na promoção do crescimento em plantas de milho, sendo dividida em três artigos. No artigo 1, avaliou-se o impacto da inoculação sob condições hídricas ideais e de deficiência hídrica em experimento em vasos sob condições controladas em estufa agrícola. A inoculação amenizou os efeitos da deficiência hídrica ao elevar o teor relativo de água (TRA) e a atividade das enzimas antioxidantes superóxido dismutase, catalase e ascorbato peroxidase, além de reduzir o extravasamento de eletrólitos (EE) e o teor de prolina, junto à proteção do aparato fotossintético, evidenciada pela preservação das clorofilas e melhorias no complexo de evolução de oxigênio (OEC), relação centros de reação/absorção (RC/ABS), índices de performance (PIabs e PIcs) e força motriz baseada na absorção (DFabs). Sob condições hídricas ideais, a inoculação também promoveu alterações benéficas em OEC, RC/ABS, PIabs, PIcs, DFabs e nos fluxos de energia por seção transversal. Em ambos os regimes hídricos, observaram-se melhorias nos parâmetros morfoagronômicos, principalmente no aumento da massa seca do sistema radicular. No artigo 2, objetivou-se mitigar o estresse por deficiência hídrica durante a fase vegetativa do milho por meio da inoculação com *B. aryabhattai* cepa CMAA 1363, visando compreender seus efeitos subsequentes na produtividade da cultura após exposição ao estresse. Neste experimento conduzido em campo, a PGPR também promoveu maior TRA e atividade antioxidante das enzimas CAT e APX, reduziu o EE e o teor de prolina, além de proteger o aparato fotossintético. Tais alterações foram refletidas em melhores parâmetros morfoagronômicos e aumento da produtividade. Por fim, no artigo 3, avaliou-se o efeito da inoculação em plantas de milho durante a fase reprodutiva. Verificou-se, neste experimento também conduzido em campo, que, sob estresse por deficiência hídrica, a inoculação aumentou o TRA, reduziu o EE e protegeu o aparato fotossintético; todavia, essas alterações ecofisiológicas benéficas não se refletiram em aumento da produtividade. Em condições hídricas ideais, o efeito foi ainda mais pronunciado, com maiores índices de clorofila e eficiência fotoquímica, mas também não proporcionando maior produtividade. Portanto, a inoculação com *B. aryabhattai* cepa CMAA 1363 representa uma estratégia promissora para promoção de crescimento e tolerância à seca em plantas de milho, principalmente durante a fase vegetativa da cultura.

Palavras-chave: Agrobiodiversidade, atividade de enzimas antioxidantes, fluorescência transiente da clorofila *a*, relações hídricas, rizobactéria promotora de crescimento vegetal, *Zea mays* L.

* Comitê Orientador: Prof. Dr. Luiz Fernando Ganassali de Oliveira Júnior – UFS (Orientador), Marcelo Augusto Gutierrez Carnellosi – UFS (Coorientador).

ABSTRACT

BARBOSA, João Pedro Ferreira. **Use of *Bacillus aryabhattai* in maize cultivation: drought tolerance, physiological aspects, and productivity.** São Cristóvão: UFS, 2026. 68p. (Dissertation - Doctor of Science in Agriculture and Biodiversity). *

Climate change has intensified the frequency and severity of drought periods, affecting maize (*Zea mays* L.) production. In this context, the use of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) has emerged as a sustainable biotechnological alternative to mitigate water deficit stress. Among PGPR, *Bacillus aryabhattai*, strain CMAA 1363, originally isolated from the roots of *Cereus jamacaru*, a cactus native to the Caatinga biome, promoted drought tolerance and growth in several crops. This dissertation, divided into three articles, characterizes the role of *B. aryabhattai*, strain CMAA 1363 in mitigating water deficit stress and promoting growth in maize plants. In Article 1, the impact of inoculation under well-watered and water-deficient conditions was evaluated in a pot experiment conducted under controlled greenhouse conditions. Inoculation alleviated the effects of water deficit by increasing relative water content (RWC) and the activity of the antioxidant enzymes superoxide dismutase, catalase, and ascorbate peroxidase, reducing electrolyte leakage (EL) and proline content, and protecting the photosynthetic apparatus, as evidenced by the preservation of chlorophylls and improvements in the oxygen-evolving complex (OEC), reaction center/absorption ratio (RC/ABS), performance indices (PIabs and PIcs), and absorption-based driving force (DFabs). Under well-watered conditions, inoculation also promoted beneficial changes in OEC, RC/ABS, PIabs, PIcs, DFabs, and energy fluxes per cross-section. In both water regimes, improvements in morpho-agronomic parameters were observed, particularly increased root dry mass. In Article 2, the objective of the experiment was to mitigate water deficit stress during the vegetative stage of maize through inoculation with *B. aryabhattai* strain CMAA 1363, aiming to understand its subsequent effects on crop productivity after stress exposure. In this field experiment, the PGPR also promoted higher RWC and antioxidant activity of CAT and APX, reduced EL and proline content, and protected the photosynthetic apparatus, which was reflected in improved morpho-agronomic parameters and increased productivity. Finally, in Article 3, the effect of inoculation on maize plants during the reproductive stage was evaluated. In this experiment, inoculation increased RWC, reduced EL, and protected the photosynthetic apparatus under water deficit stress; however, these beneficial ecophysiological changes were not reflected in increased productivity. In well-watered conditions, the effect was even more pronounced, with higher chlorophyll indices and photochemical efficiency, yet without greater productivity. Therefore, inoculation with *B. aryabhattai* strain CMAA 1363 represents a promising strategy for promoting growth and drought tolerance in maize plants, particularly during the vegetative stage of the crop.

Key-words: Agrobiodiversity, antioxidant enzyme activity, chlorophyll *a* transient fluorescence, water relations, plant growth-promoting rhizobacteria, *Zea mays* L.

* Guidance Committee: Luiz Fernando Ganassali de Oliveira Júnior, Marcelo Augusto Gutierrez Carnelossi (Adjunct advisor).

1. INTRODUÇÃO GERAL

As mudanças climáticas têm intensificado a frequência e a severidade de períodos de seca, afetando diretamente a produtividade agrícola e a segurança alimentar mundial (Saleem *et al.*, 2025). O milho (*Zea mays* L.) é o cereal mais cultivado no mundo, com produção superior a 1,24 bilhão de toneladas de grãos (Faostat, 2023). Todavia, a cultura é fortemente sensível à deficiência hídrica em todas as suas fases fenológicas (Li *et al.*, 2022).

Durante a fase vegetativa, a deficiência hídrica afeta principalmente a expansão foliar, junto ao crescimento das partes aérea e radicular, o que reduz o acúmulo de reservas para a fase reprodutiva, impactando negativamente a produtividade de grãos (Sheoran *et al.*, 2022; Poudel, 2023). A ocorrência da deficiência hídrica na fase reprodutiva compromete a viabilidade do pólen e dos grãos formados, resultando também em menor produtividade (Attia *et al.*, 2021). Do ponto de vista fisiológico, a deficiência hídrica provoca alterações significativas, como degradação das clorofilas, redução da eficiência fotoquímica, danos às membranas celulares e diminuição do teor de água nas folhas (Cai *et al.*, 2020). Entretanto, estresses moderados podem não causar perdas expressivas de produtividade (Song; Jin; He, 2019), visto que as plantas podem ativar mecanismos compensatórios e de tolerância capazes de preservar o metabolismo sob níveis moderados de deficiência hídrica (Vocciante *et al.*, 2022).

Nesse contexto, destaca-se a importância de adotar estratégias para mitigar o efeito do estresse por deficiência hídrica, entre as quais, o uso de rizobactérias promotoras de crescimento vegetal (PGPR, do inglês *plant growth-promoting rhizobacteria*) como inoculantes tem se consolidado como uma alternativa biotecnológica e sustentável (Ahluwalia; Singh; Bhatia, 2021). As PGPR colonizam a rizosfera e induzem diversas modificações fisiológicas nas plantas, resultando em maior produtividade, tanto em condições de estresse quanto em condições hídricas ideais (Ngangom *et al.*, 2019; El-Saadony *et al.*, 2024; Bittencourt *et al.*, 2023).

Entre as PGPR, *Bacillus aryabhattai* tem se destacado por sua versatilidade metabólica e capacidade de induzir respostas fisiológicas e bioquímicas que favorecem a tolerância ao estresse abiótico (Devi *et al.*, 2021). A espécie atua por múltiplos mecanismos, incluindo o aumento da atividade de enzimas antioxidantes, a proteção do aparato fotossintético e das membranas celulares, bem como a melhora da osmorregulação e da eficiência no uso da água (Shultana *et al.*, 2020; Devi *et al.*, 2021; Azeem *et al.*, 2024).

A cepa CMAA 1363 de *B. aryabhattai*, isolada da rizosfera do mandacaru (*Cereus jamacaru*), um cacto nativo da região semiárida brasileira (Kavamura *et al.*, 2017), demonstra potencial para induzir tolerância à seca e promover o crescimento (Gomes *et al.*, 2025). Em plantas de feijão-comum sob deficiência hídrica, a inoculação reduziu o estresse oxidativo (Arruda *et al.*, 2025). Em cana-de-açúcar submetida à deficiência hídrica, a cepa proporcionou aumento da área foliar e biomassa (May *et al.*, 2019). Em condições hídricas ideais, plantas de milho inoculadas com a cepa tiveram maior desenvolvimento radicular, diâmetro do caule, área foliar e massa seca total (Fuga *et al.*, 2023). Já em plantas de milho sob deficiência hídrica, o uso de *B. aryabhattai* cepa CMAA 1363 proporcionou maior área foliar, biomassa total e crescimento radicular, além de maior comprimento das espigas e produtividade (Gomes *et al.*, 2025).

Embora a inoculação com *B. aryabhattai* cepa CMAA 1363 tenha demonstrado efeitos positivos em plantas de milho, ainda existem lacunas quanto à compreensão completa de seus mecanismos de ação sob diferentes condições hídricas, especialmente fisiológicos e bioquímicos — tanto em condições de estresse por deficiência hídrica quanto em condições hídricas ideais — permanecem pouco elucidados. Além disso, há escassez de informações sobre o papel específico de *B. aryabhattai* cepa CMAA 1363 na promoção de tolerância à seca durante as fases fenológicas vegetativa e reprodutiva. Diante desse contexto, é pertinente analisar os efeitos da cepa CMAA 1363 sobre os parâmetros fisiológicos, bioquímicos, de crescimento e produtividade de plantas de milho.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Aspectos gerais da cultura do milho

O milho, planta pertencente à família Poaceae, é originária da região sudoeste do México, domesticada há cerca de nove mil anos a partir do teosinto (*Zea mays* ssp. *parviglumis*) (Xu *et al.*, 2022). Seu processo de domesticação e seleção natural resultou em ampla variabilidade genética e em grande capacidade de adaptação a diferentes condições edafoclimáticas (Zhang; Xu, 2024).

A planta de milho é considerada anual, monoica e alógama, com inflorescências masculinas e femininas separadas na mesma planta. O pendão constitui a inflorescência masculina, enquanto as espigas são as inflorescências femininas, inseridas nas axilas das folhas. As folhas são longas, lanceoladas, com nervuras paralelas, e o caule é ereto, cilíndrico e dividido em nós e entrenós. O sistema radicular é fasciculado e profundo, o que permite elevada capacidade de absorção de água e nutrientes (Cfía, 2023).

O ciclo de desenvolvimento da cultura é dividido em duas fases principais: vegetativa e reprodutiva (Ning *et al.*, 2020). A fase vegetativa compreende desde a emergência até a emissão do pendão, sendo caracterizada pelo rápido crescimento foliar e radicular, enquanto a fase reprodutiva se inicia com o florescimento e se estende até a maturidade fisiológica dos grãos (Dodig *et al.*, 2021).

Durante a fase vegetativa, a planta estabelece sua estrutura fotossintética e o potencial produtivo, sendo essencial a disponibilidade de água para garantir seu pleno crescimento e desenvolvimento (Song *et al.*, 2020). A deficiência hídrica na fase vegetativa afeta diretamente a expansão foliar, o alongamento celular e a formação do sistema radicular, reduzindo a área fotossinteticamente ativa e, conseqüentemente, o acúmulo de reservas para a fase seguinte (Sheoran *et al.*, 2022; Poudel, 2023). Mesmo após a reidratação, as perdas fisiológicas podem ser parcialmente irreversíveis (Voronin; Maevskaya; Nikolaeva, 2019).

A fase reprodutiva da cultura do milho, em especial os períodos de florescimento e enchimento dos grãos, é caracterizada como o estágio de maior vulnerabilidade à deficiência hídrica (Bheemanahalli *et al.*, 2022). O estresse por deficiência hídrica na fase reprodutiva compromete a viabilidade do pólen, diminui o número de óvulos fecundados e de grãos formados, reduzindo a produtividade da cultura, pois a redução da germinação polínica sob deficiência hídrica limita a fecundação efetiva e compromete o estabelecimento e o desenvolvimento inicial dos grãos (Attia *et al.*, 2021; Bheemanahalli *et al.*, 2022). Ademais, em ambas as fases fenológicas (vegetativa e reprodutiva) de plantas de milho, a deficiência hídrica provoca degradação das clorofilas, redução da eficiência fotoquímica, danos à membrana celular e diminuição do teor relativo de água na folha (Cai *et al.*, 2020; Zia *et al.*, 2021).

Todavia, cabe salientar que o milho é considerado o cereal mais produzido no mundo, com uma produção de grãos superior a 1,24 bilhão de toneladas (Faostat, 2023). O Brasil ocupa atualmente a terceira posição no ranking mundial de produção, atrás apenas dos Estados Unidos e da China (Silva *et al.*, 2024). Segundo a Conab (2025), a produção brasileira ultrapassou 141 milhões de toneladas na safra 2024/2025, com produtividade média de 6,4 t ha⁻¹. O milho destaca-se não apenas por sua importância alimentar, mas também pelo papel na produção de ração animal e de biocombustíveis (Erenstein *et al.*, 2022).

Nos últimos anos, os efeitos das mudanças climáticas vêm impondo desafios crescentes às culturas agrícolas, especialmente em relação à irregularidade das chuvas e à ocorrência de secas prolongadas (IPCC, 2023). A maior frequência de eventos extremos tem impactado diretamente a produtividade da cultura, exigindo novas estratégias de manejo (Sheoran *et al.*, 2022; IPCC, 2023).

2.2 Aspectos ecofisiológicos e bioquímicos de plantas em condições de deficiência hídrica

O estresse por deficiência hídrica é considerado o principal fator abiótico que afeta o desenvolvimento vegetal (Ahluwalia; Singh; Bhatia, 2021), e sua frequência e grau tendem a aumentar devido às mudanças climáticas (Gray; Brady, 2016). Qualquer alteração adversa na fisiologia da planta, devido a um fator externo que modifica seu equilíbrio, pode ser definida como estresse (Bittencourt *et al.*, 2023). Alterações em resposta ao estresse por deficiência hídrica são de alta complexidade, podendo afetar o aparato fotossintético, a estabilidade de membrana celular, a osmorregulação, a atividade de enzimas antioxidantes e a morfologia da planta (Vocciante *et al.*, 2022).

Plantas que mantêm suas funções fisiológicas sob condições de baixa disponibilidade hídrica são consideradas tolerantes (Haghpanah *et al.*, 2024). Em contexto agrícola, uma planta tolerante à seca é aquela que mantém a produção agrícola durante déficits graduais e moderados de água no solo (Tardieu; Simonneau; Muller, 2018).

A disponibilidade hídrica é determinada pela quantidade de água armazenada no solo até a profundidade atingida pelo sistema radicular, enquanto a demanda é estabelecida pela taxa de evapotranspiração, que engloba tanto a transpiração das plantas quanto a evaporação da água presente no solo (Bianchi; Germino; Silva, 2016). A análise do teor relativo de água (TRA) tem como objetivo elucidar a relação entre o abastecimento de água nos tecidos vegetais e a disponibilidade de água no solo (Soltys-Kalina *et al.*, 2016). O TRA costuma decair devido à diminuição da disponibilidade hídrica, havendo igualmente a diminuição da estabilidade da membrana celular devido à desidratação (Jungklang; Saengnil; Uthaibutra, 2017).

A estabilidade da membrana celular pode ser analisada por meio do extravasamento de eletrólitos (Rehman *et al.*, 2016). O aumento do extravasamento de eletrólitos está diretamente associado ao estresse causado pela deficiência hídrica, devido à produção excessiva de espécies reativas de oxigênio (EROs), o que pode comprometer a integridade da membrana celular e levar à sua ruptura (Roy *et al.*, 2021). A manutenção da integridade e da estabilidade da membrana celular sob condições de estresse é um componente importante da tolerância à seca em plantas (Zia *et al.*, 2021).

Em concentrações reduzidas, as EROs desempenham funções essenciais no metabolismo vegetal, como a regulação da sinalização celular (Martin; Postiglione; Muda, 2022). As EROs são derivadas da redução parcial do oxigênio atmosférico, sendo geradas em processos biológicos fundamentais, como a fotossíntese, a respiração e a fotorrespiração (Khorobrykh *et al.*, 2020). No entanto, em condições de estresse, como deficiência hídrica, ocorre um acúmulo excessivo de EROs (El-Zohri *et al.*, 2021). O estresse oxidativo ocorre quando há uma produção descontrolada de EROs, como peróxido de hidrogênio (H_2O_2), o radical superóxido ($O_2^{\bullet-}$), o oxigênio singlete (1O_2) e o radical hidroxila ($OH^{\bullet}$) (Zheng *et al.*, 2025).

A diminuição do teor de clorofila em plantas sob condições de estresse pode ser considerada um sintoma de estresse oxidativo causado pelo processo de fotooxidação e degradação dos pigmentos (Farooq *et al.*, 2009). Existem dois tipos de clorofila nas plantas, clorofila *a* e *b* (Taiz *et al.*, 2017). A clorofila *a* participa diretamente das reações fotoquímicas nos centros de reação, enquanto a clorofila *b* atua como pigmento acessório nos complexos coletores de luz, transferindo energia para a clorofila *a* (Streit *et al.*, 2005). Reduções nos teores de clorofila estão relacionadas à diminuição na eficiência fotoquímica (Wang *et al.*, 2022).

A análise da fluorescência da clorofila *a* constitui um método amplamente utilizado para avaliar a atividade fotoquímica (Chen *et al.*, 2016). Diversos métodos e protocolos para essa análise foram desenvolvidos e validados ao longo dos anos (Swoczyna *et al.*, 2022). Entre as técnicas empregadas, o teste OJIP destaca-se como uma ferramenta eficaz para o cálculo de múltiplos parâmetros relacionados à fluorescência transiente da clorofila *a* (Chen *et al.*, 2016). Sob condições de estresse por deficiência hídrica, observa-se o surgimento de uma etapa adicional, denominada K, que modifica a curva OJIP tradicional, resultando em uma curva OKJIP (Giorio; Sellami, 2021).

A nomenclatura OKJIP refere-se às diferentes fases da fluorescência: O corresponde à origem, representando a fluorescência inicial; K indica a fluorescência detectada em 0,3 ms, associada à inibição do complexo de evolução de oxigênio (OEC); J e I representam níveis intermediários de fluorescência, medidos em 2 ms e 30 ms, respectivamente; e P refere-se à fluorescência máxima (Stirbet *et al.*, 2018). Parâmetros do teste OKJIP podem ser visualizados na Tabela 1.

Tabela 1. Definição de parâmetros de fluorescência transiente da clorofila *a* do teste OKJIP.

Parâmetros	Significado
FV	Fluorescência variável máxima
M0	Inclinação inicial da fluorescência transiente O-J
Sm	Área normalizada entre a curva OJIP e a linha $F = FM$, indicando o número de transportadores de elétrons por cadeia de transporte de elétrons
VK	Fluorescência variável relativa no ponto K
VJ	Fluorescência variável relativa no ponto J
VI	Fluorescência variável relativa no ponto I
OEC	Complexo de evolução de oxigênio
ET0/TR0	Eficiência com que um elétron capturado pelo PSII é transferido de Q_A^- para P_Q
RE0/TR0	Eficiência com que um elétron capturado pelo PSII é transferido para os aceitadores finais do PSI
RE0/ET0	Eficiência com que um elétron de P_{QH_2} é transferido para os aceitadores finais do PSI
TR0/ABS	Rendimento quântico máximo da fotoquímica primária do PSII
ET0/ABS	Rendimento quântico do transporte de elétrons de Q_A^- para P_Q
RE0/ABS	Rendimento quântico do transporte de elétrons de Q_A^- para os aceitadores finais do PSI
DI0/ABS	Rendimento quântico da dissipação de energia na antena do PSII
ABS/RC	Tamanho aparente da antena de um PSII ativo
TR0/RC	Fluxo máximo de excitons capturados pelo PSII ativo
ET0/RC	Fluxo de elétrons transferidos de Q_A^- para P_Q pelo PSII ativo
RE0/RC	Fluxo de elétrons transferidos de Q_A^- para os aceitadores finais do PSI pelo PSII ativo
DI0/RC	Fluxo de energia dissipada por processos distintos da captura pelo PSII ativo
ABS/CS0	Fluxo de fótons absorvido por uma seção transversal excitada do PSII
TR0/CS	Fluxo máximo de excitons capturados por seção transversal do PSII
ET0/CS	Fluxo de elétrons de Q_A^- para P_Q por seção transversal do PSII
RE0/CS	Fluxo de elétrons de Q_A^- para os aceitadores finais do PSI por seção transversal do PSII
DI0/RC	Fluxo de energia dissipada por processos distintos da captura por seção transversal do PSII ativo
RC/ABS	Densidade de centros de reação do PSII por luz absorvida
RC/CS	Densidade de centros de reação do PSII por seção transversal
PIabs	Índice de performance com base na absorção
PIabs,total	Índice de performance total com base na absorção
PIcs	Índice de performance da seção transversal
PIcs,total	Índice de performance total baseado na seção transversal
DFabs	Força motriz baseada na absorção
DFabs,total	Força motriz total baseada na absorção
DFcs	Força motriz baseada na seção transversal

DFcs,total	Força motriz total baseada na seção transversal
------------	---

Fonte: Adaptado de Yan *et al.* (2011), Chen *et al.* (2016), Banks (2017) e Stirbet *et al.* (2018).

Todos os parâmetros de fluorescência transiente da clorofila *a* são influenciados pela deficiência hídrica, e, conseqüentemente, pelo estresse oxidativo (Moustakas *et al.*, 2022). Como estratégia para controlar o estresse oxidativo e melhorar a osmorregulação em condições de deficiência hídrica, as plantas podem acumular o aminoácido prolina (Ghosh *et al.*, 2021). Sob condições de estresse, as plantas podem elevar o teor de prolina em até 100 vezes em comparação com plantas em condições não estressantes (Verbruggen; Hermans, 2008). No entanto, é importante destacar que teores moderados de prolina também podem sugerir uma menor intensidade de estresse (Patanè *et al.*, 2022).

Além do acúmulo de prolina, as plantas desenvolveram mecanismos adaptativos de defesa altamente eficientes contra as EROs (Zulfiqar; Ashraf, 2023). O sistema antioxidante de defesa inicia-se com a atuação de enzimas, mas também engloba componentes não enzimáticos, como ascorbato, glutatona, carotenoides e compostos fenólicos (Zia-Ur-Rehman *et al.*, 2023). O sistema antioxidante atua de diversas formas, podendo prevenir a formação de radicais livres, sequestrá-los ou ainda promover a remoção de produtos de sua degradação, contribuindo para a manutenção da homeostase celular (Cannea; Padiglia, 2025).

Como exemplo de enzimas antioxidantes, pode-se citar a superóxido dismutase (SOD), APX (ascorbato peroxidase) e catalase (CAT) (Azarabadi *et al.*, 2017). A SOD atua na remoção do $O_2^{\bullet-}$ ao convertê-lo em H_2O_2 e O_2 , atuando em diferentes localidades da célula, como citosol, cloroplastos, mitocôndrias e peroxissomos. Em seguida, por meio da ação da APX, utilizando ascorbato como doador de elétrons, H_2O_2 é transformado em H_2O e O_2 no citosol e em organelas, como mitocôndrias, cloroplastos, peroxissomos e glioxissomos (Rajput *et al.*, 2021). De forma similar, a APX e a CAT realizam a conversão do H_2O_2 em H_2O e O_2 , mas sem a necessidade de um doador de elétrons, atuando predominantemente nos peroxissomos (Anjum *et al.*, 2016). Um aumento da atividade de enzimas antioxidantes pode ser encarado como uma estratégia de tolerância ao estresse (Huchzermeyer *et al.*, 2022).

A deficiência hídrica afeta diretamente o desenvolvimento das plantas, limitando a expansão e divisão celular, o que reduz a área foliar. A altura das plantas e o diâmetro do caule também diminuem, já que o crescimento vertical e radial depende da turgescência celular e da disponibilidade hídrica. Conseqüentemente, a biomassa e a produtividade são afetadas (Taiz *et al.*, 2017).

Como forma de aumentar a tolerância à seca e produtividade de culturas em condições de deficiência hídrica, existem diversas estratégias, como o desenvolvimento de cultivares tolerantes, melhoramento molecular, engenharia genética e uso de nanopartículas, filmes de partículas, hidrogéis superabsorventes, biochar e microrganismos (Bouremani *et al.*, 2023).

2.3 Rizobactérias como promotoras de tolerância à seca e crescimento em plantas

A utilização de um grupo de microrganismos denominados rizobactérias promotoras do crescimento vegetal (PGPR, do inglês *plant growth-promoting rhizobacteria*), que compreende gêneros como *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Klebsiella*, *Azospirillum*, *Serratia* e *Azotobacter* (Bittencourt *et al.*, 2023), tem se destacado como uma alternativa eficaz para aumentar a tolerância à seca e o crescimento de plantas cultivadas (El-Saadony *et al.*, 2024).

Atualmente, bioestimulantes microbianos representam a tecnologia biológica mais viável para atender aos requisitos de crescimento de plantas em associação com a proteção de culturas a estresses bióticos e abióticos (Basu *et al.*, 2021). Os microrganismos, ao estabelecerem associações com plantas, atuam no estímulo ao crescimento vegetal por meio de um conjunto de mecanismos que incluem a fixação biológica de nitrogênio, a síntese de fitormônios, como o ácido indol-3-acético (AIA), o ácido giberélico (GA3) e citocininas, a exemplo da zeatina (Z), e a facilitação da aquisição de nutrientes essenciais, como fósforo e ferro (Bittencourt *et al.*, 2023). Além disso, contribuem para a tolerância sistêmica induzida,

promovendo um conjunto de alterações morfológicas, fisiológicas e bioquímicas que resultam em maior tolerância a estresses abióticos (Kaushal; Wani, 2016).

Um dos principais benefícios das PGPR é a promoção do crescimento radicular, que amplia a superfície de absorção de água e nutrientes (Zheng *et al.*, 2018). Bactérias como *Bacillus subtilis* e *Enterobacter* spp. têm sido eficazes em aumentar o comprimento, a ramificação e a biomassa das raízes das plantas (Bouremani *et al.*, 2023). A produção de fitormônios como AIA pelas PGPR estimula o crescimento radicular (Rubin; Groenigen; Hungate, 2017).

As PGPR atuam na produção da enzima ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico (ACC) deaminase, que age na redução dos níveis de etileno nas plantas (Ngangom *et al.*, 2019). Em situações de estresse mais severas, o etileno é produzido em quantidades excessivas nos tecidos vegetais, ultrapassando os limites aceitáveis e resultando na inibição do crescimento das raízes e da parte aérea (Singh; Jha; Jha, 2015). Além disso, a produção de citocininas por PGPR, como trans-zeatina, cis-zeatina e kinetina, influencia a divisão celular, o controle da abertura e fechamento dos estômatos e a eficiência fotossintética, junto à produção de giberelinas, que estimulam o alongamento celular, promovendo o crescimento tanto da parte aérea quanto do sistema radicular (Septia; Maulidah; Dewi, 2025).

Como resultado de um melhor desenvolvimento radicular, plantas inoculadas com rizobactérias podem possuir uma maior produtividade, que pode ocorrer por uma maior absorção de nutrientes (Artyszak; Gozdowski, 2020). Plantas de framboesa inoculadas com rizobactérias tiveram maiores teores foliares de nitrogênio, cálcio, magnésio, fósforo e ferro, proporcionando uma maior produtividade da cultura (Orhan *et al.*, 2006). As PGPR também mitigam o efeito da seca ao atuarem no controle de espécies reativas de oxigênio (Chieb; Gachomo, 2023). A inoculação de *Citrobacter freundii* em plantas de tomate sob deficiência hídrica reduziu o extravasamento de eletrólitos (Ullah *et al.*, 2016).

Em condições de deficiência hídrica, observou-se que a atividade da enzima antioxidante CAT aumentou em plantas de feijão-mungo (*Vigna radiata*) inoculadas com uma cepa de *Pseudomonas aeruginosa* (Sarma; Saikia, 2013). De forma semelhante, em plantas de manjerição sob deficiência hídrica, a inoculação com *Pseudomonas* sp. aumentou significativamente a atividade das enzimas antioxidantes CAT e APX (Heidari; Golpayegani, 2012). Plantas de batata inoculadas com *B. subtilis* tiveram maior atividade enzimática antioxidante da CAT e SOD (Batoool *et al.*, 2020).

A inoculação das rizobactérias *Providencia* sp. e *Proteus mirabilis* em plantas de milho submetidas à deficiência hídrica proporcionou aumento no TRA e redução da atividade da enzima antioxidante SOD e dos níveis de prolina, indicando uma mitigação do estresse, não necessitando acumular uma maior quantidade de prolina e aumentar a atividade antioxidante da SOD. Além disso, em condições não estressantes, tais PGPR promoveram aumento do teor de clorofila nas plantas (Vishnupradeep *et al.*, 2022). Como resultado de melhorias do teor de clorofila, parâmetros de fluorescência da clorofila *a* também são influenciados (Zhang *et al.*, 2008).

Diferentes rizobactérias influenciaram de forma positiva parâmetros de fluorescência transiente da clorofila *a* em plantas de canola, a exemplo de ABS/RC, TR0/RC, ET0/RC, RE0/RC e Plabs (Perboni *et al.*, 2020).

2.4 *Bacillus aryabhatai* e sua atuação na promoção do crescimento e tolerância à seca em plantas

O gênero *Bacillus* compreende microrganismos amplamente reconhecidos por sua capacidade de promover o crescimento vegetal e mitigar os efeitos de estresses abióticos (Bouremani *et al.*, 2023). Dentre essas espécies, *B. aryabhatai* tem se destacado como uma das PGPR mais versáteis e eficientes, atuando em diferentes culturas (Ngangom *et al.*, 2019; Abiala *et al.*, 2023; Arruda *et al.*, 2025).

B. aryabhatai promove a produção de ácido indol-3-acético (AIA), giberelinas e citocininas, fixação biológica de nitrogênio e a solubilização de fosfatos (Ngangom *et al.*, 2019; Deng *et al.*, 2022). A produção de AIA estimula o desenvolvimento radicular, ampliando a superfície de absorção de água e nutrientes, enquanto a secreção de ACC deaminase reduz os níveis elevados de etileno nas plantas, hormônio que, quando acumulado em excesso sob seca, inibe o crescimento radicular e da parte aérea. Dessa forma, sua regulação pela bactéria favorece o crescimento e a tolerância ao estresse (Singh; Jha; Jha, 2015; Devi *et al.*, 2021).

B. aryabhatai tem proporcionado benefícios fisiológicos relevantes às plantas, que podem apresentar maior TRA e menor extravasamento de eletrólitos (Devi *et al.*, 2021), além de preservar o teor de clorofilas *a* e *b* (Shultana *et al.*, 2020). Os efeitos podem estar relacionados a um melhor desenvolvimento do sistema radicular, que favorece a absorção de água (May *et al.*, 2019). A proteção das membranas celulares e das clorofilas também pode estar associada à maior atividade do sistema enzimático antioxidante, visto que *B. aryabhatai* pode induzir o aumento da atividade das enzimas SOD, CAT e APX (Azeem *et al.*, 2024).

Do ponto de vista osmótico, a inoculação com *B. aryabhatai* pode induzir o acúmulo de prolina (Abiala; Sahoo, 2022). No entanto, também pode provocar menor acúmulo do osmorregulador (Moreno-Galván *et al.*, 2020). Embora a prolina desempenhe papel importante na osmorregulação e na proteção de organelas, teores moderados podem indicar menor intensidade de estresse (Kaya *et al.*, 2018).

B. aryabhatai tem demonstrado capacidade de mitigar diferentes tipos de estresses abióticos em variadas culturas (May *et al.*, 2019; Shin *et al.*, 2019; Azeem *et al.*, 2024). A cepa SRB02 reduziu os efeitos do estresse oxidativo em soja (Park *et al.*, 2017), enquanto a cepa H26-2 conferiu tolerância simultânea ao calor e à seca em *Brassica campestris* spp. *pekinensis* (Shin *et al.*, 2019). Em milho, a cepa PM34 promoveu tolerância à salinidade (Azeem *et al.*, 2024).

O bioestimulante Auras®, formulado com *B. aryabhatai* cepa CMAA 1363 como ingrediente ativo — uma PGPR isolada da rizosfera de *C. jamacaru*, cactácea típica do semiárido brasileiro — tem demonstrado elevada eficácia tanto na promoção do crescimento quanto na indução de tolerância à seca em plantas de milho (Sousa *et al.*, 2023; Gomes *et al.*, 2025) e feijão-comum (Arruda *et al.*, 2025).

Em parâmetros morfoagronômicos, plantas inoculadas com *B. aryabhatai* cepa CMAA 1363 tiveram maior altura, diâmetro do caule, área foliar e massa seca radicular, tanto sob deficiência hídrica como condições hídricas ideais (May *et al.*, 2019; Fuga *et al.*, 2023). Tais alterações podem proporcionar maior produtividade, mesmo em condições de seca (Gomes *et al.*, 2025).

Portanto, *B. aryabhatai* atua na promoção de crescimento e tolerância à seca, o que é resultante de uma combinação de mecanismos fisiológicos, bioquímicos e moleculares, incluindo: (i) estímulo à formação e atividade radicular; (ii) ativação de enzimas antioxidantes; (iii) manutenção da integridade celular; (iv) modulação hormonal; e (v) proteção do aparato fotossintético. Essas características tornam *B. aryabhatai* uma ferramenta biotecnológica promissora para a agricultura sustentável, especialmente em regiões sujeitas à seca (Shultana *et al.*, 2020; Devi *et al.*, 2021; Abiala; Sahoo, 2022; Azeem *et al.*, 2024).

3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABIALA, M.; SADHUKHAN, A.; SAHOO, L. Isolation and characterization of stress-tolerant *Priestia* species from cowpea rhizosphere under drought and nutrient deficit conditions. **Current Microbiology**, v. 80, n. 5, p. 140, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00284-023-03246-8>

ABIALA, M. A.; SAHOO, L. *Bacillus aryabhattai* enhanced proline content, stabilized membrane and improved growth of cowpea under NaCl-induced salinity stress. **Journal of Applied Microbiology**, v. 133, n. 3, p. 1520-1533, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1111/jam.15658>

AHLUWALIA, O.; SINGH, P. C.; BHATIA, R. A review on drought stress in plants: Implications, mitigation and the role of plant growth promoting rhizobacteria. **Resources, Environment and Sustainability**, v. 5, p. 100032, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.resenv.2021.100032>

ANJUM, N. A.; AHMAD, I.; MOHAMMAD, A.; KHAN, N. A.; IQBAL, M.; PRASAD, M. N. V. Catalase and ascorbate peroxidase—representative H₂O₂-detoxifying heme enzymes in plants. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 23, n. 19, p. 19002-19029, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11356-016-7309-6>

ARRUDA, B.; BAGAGI, B. M.; DE FREITAS JUNIOR, N. B.; BEJARANO HERRERA, W. F.; ESTRADA-BONILLA, G. A.; ZANETTI, W. A. L.; SILVÉRIO, A. L. S.; PUTTI, F. F. Biochemical and plant growth response of the common bean to bioinput application under a drought stress period. **Stresses**, v. 5, n. 1, p. 17, 2025. DOI: <https://doi.org/10.3390/stresses5010017>

ARTYSZAK, A.; GOZDOWSKI, D. The effect of growth activators and plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) on the soil properties, root yield, and technological quality of sugar beet. **Agronomy**, v. 10, n. 9, p. 1262, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy10091262>

ATTIA, A.; EL-HENDAWY, S.; AL-SUHAIBANI, N.; ALOTAIBI, M.; TAHIR, M. U.; KAMAL, K. Y. Evaluating deficit irrigation scheduling strategies to improve yield and water productivity of maize in arid environment using simulation. **Agricultural Water Management**, v. 249, p. 106812, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2021.106812>

AZARABADI, S.; ABDOLLAHI, H.; TORABI, M.; SALEHI, Z.; NASIRI, J. Ros generation, oxidative burst and dynamic expression profiles of ROS-scavenging enzymes of superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT) and ascorbate peroxidase (APX) in response to *Erwinia amylovora* in pear (*Pyrus communis* L.). **European Journal of Plant Pathology**, v. 147, n. 2, p. 279-294, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10658-016-1000-0>

AZEEM, M. A.; KHAN, S.; ALI, F.; AHMAD, S.; RAHIM, G.; IFTIKHAR, M.; IQBAL, M.; ALJALOU, R. S.; ALARJANI, K. M.; CHAUDHARY, H. J. Halotolerant *Bacillus aryabhattai* Strain PM34 mitigates salinity stress and enhances the physiology and growth of maize. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 44, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00344-024-11456-y>

BANKS, J. M. Continuous excitation chlorophyll fluorescence parameters: a review for practitioners. **Tree Physiology**, v. 37, n. 8, p. 1128-1136, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx059>

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

BATOOL, T.; ALI, Q.; MALIK, A.; IQBAL, M.; ASHRAF, M. Plant growth promoting rhizobacteria alleviates drought stress in potato in response to suppressive oxidative stress and antioxidant enzymes activities. **Scientific Reports**, v. 10, n. 1, p. 16975, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-020-73489-z>

BHEEMANAHALLI, R.; RAMAMOORTHY, P.; POUDEL, S.; SAMIAPPAN, S.; WIJEWARDANE, N.; REDDY, K. R. Effects of drought and heat stresses during reproductive stage on pollen germination, yield, and leaf reflectance properties in maize (*Zea mays* L.). **Plant Direct**, v. 6, n. 8, p. e434, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1002/pld3.434>

BIANCHI, L.; GERMINO, G. H.; SILVA, M. de A. ADAPTAÇÃO DAS PLANTAS AO DÉFICIT HÍDRICO. **Acta Iguazu**, v. 5, n. 4, p. 15-32, 2016. DOI: <https://doi.org/10.48075/actaiguaz.v5i4.16006>

BITTENCOURT, P. P.; ALVES, A. F.; FERREIRA, M. B.; DA SILVA IRINEU, L. E. S.; PINTO, V. B.; OLIVARES, F. L. Mechanisms and applications of bacterial inoculants in plant drought stress tolerance. **Microorganisms**, v. 11, n. 2, p. 502, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/microorganisms11020502>

BOUREMANI, N.; CHERIF-SILINI, H.; SILINI, A.; BOUKET, A. C.; LUPTAKOVA, L.; ALENEZI, F. N.; BARANOV, O.; BELBAHRI, L. Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): a rampart against the adverse effects of drought stress. **Water**, v. 15, n. 3, p. 418, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/w15030418>

CAI, F.; ZHANG, Y.; MI, N.; MING, H.; ZHANG, S.; ZHANG, H.; ZHAO, X. Maize (*Zea mays* L.) physiological responses to drought and rewatering, and the associations with water stress degree. **Agricultural Water Management**, v. 241, p. 106379, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2020.106379>

CANADIAN FOOD INSPECTION AGENC (CFIA). **Biology document: Zea mays** L. (maize). Ottawa: Canadian Food Inspection Agency, 2023. Disponível em: <https://inspection.canada.ca/en/plant-varieties/plants-novel-traits/applicants/directive-94-08/biology-documents/zea-mays-maize>. Acesso em: 2 nov. 2025.

CANNEA, F. B.; PADIGLIA, A. Antioxidant defense systems in plants: mechanisms, regulation, and biotechnological strategies for enhanced oxidative stress tolerance. **Life**, v. 15, n. 8, p. 1293, 2025. DOI: <https://doi.org/10.3390/life15081293>

CHEN, S.; YANG, J.; ZHANG, M.; STRASSER, R. J.; QIANG, S. Classification and characteristics of heat tolerance in *Ageratina adenophora* populations using fast chlorophyll a fluorescence rise O-J-I-P. **Environmental and Experimental Botany**, v. 122, p. 126-140, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.09.011>

CHIEB, M.; GACHOMO, E. W. The role of plant growth promoting rhizobacteria in plant drought stress responses. **BMC Plant Biology**, v. 23, n. 1, p. 407, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12870-023-04403-8>

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO (CONAB). **Acompanhamento da safra brasileira: grãos, safra 2024/25**. Brasília: CONAB, 2025.

DENG, C.; ZHANG, N.; LIANG, X.; HUANG, T.; LI, B. *Bacillus aryabhattai* LAD impacts rhizosphere bacterial community structure and promotes maize plant growth. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, v. 102, n. 14, p. 6650-6657, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1002/jsfa.12032>

DEVI, N. S. A.; KUMUTHA, K.; ANANDHAM, R.; KRISHNAMOORTHY, R. Induction of moisture stress tolerance by *Bacillus* and *Paenibacillus* in pigeon pea (*Cajanus cajan* L.). **3 Biotech**, v. 11, n. 7, p. 355, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13205-021-02901-w>

DODIG, D.; BOŽINOVIĆ, S.; NIKOLIĆ, A.; ZORIĆ, M.; VANČETOVIĆ, J.; IGNJATOVIĆ-MIČIĆ, D.; DELIĆ, N.; WEIGELT-FISCHER, K.; ALTMANN, T.; JUNKER, A. Dynamics of maize vegetative growth and drought adaptability using image-based phenotyping under controlled conditions. **Frontiers in Plant Science**, v. 12, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.652116>

EL-SAADONY, M. T.; EL-TARABILY, K. A.; ALAM, P.; EL-SABAGH, A.; MUKHTAR, Y.; YANG, Q.; EL-TOHAMY, M. Drought-tolerant plant growth-promoting rhizobacteria alleviate drought stress and enhance soil health for sustainable agriculture: a comprehensive review. **Plant Stress**, v. 14, p. 100632, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.stress.2024.100632>

EL-ZOHRI, M.; AL-WADAANI, N. A.; BAFEEL, S. O. Foliar sprayed green zinc oxide nanoparticles mitigate drought-induced oxidative stress in tomato. **Plants**, v. 10, n. 11, p. 2400, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants10112400>

ERENSTEIN, O.; JALETA, M.; SONDER, K.; MOTTALEB, K.; PRASANNA, B. M. Global maize production, consumption and trade: trends and R&D implications. **Food Security**, v. 14, n. 5, p. 1295-1319, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12571-022-01288-7>

FAROOQ, M.; WAHID, A.; KOBAYASHI, N.; FUJITA, D.; BASRA, S. M. A. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. In: LICHTFOUSE, E.; NAVARRETE, M.; DEBAEKE, P.; VÉRONIQUE, S.; ALBEROLA, C. (org.). **Sustainable Agriculture**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2009. p. 153-188. E-book. DOI: https://doi.org/10.1007/978-90-481-2666-8_12

FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION CORPORATE STATISTICAL DATABASE (FAOSTAT). **Food and agriculture data**. Rome: FAO, 2023. Disponível em: <https://www.fao.org/faostat>. Acesso em: 6 ago. 2025.

FUGA, C. A. G.; CAIXETA, G. A. N.; CAIXETA, C. F.; DE MELO, I. S. Growth promotion in maize (*Zea mays* L.) by *Bacillus aryabhattai* strain CMAA 1363. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v.18, n.3, e3340, 2023.

GHOSH, U. K.; ISLAM, M. N.; SIDDIQUI, M. N.; CAO, X.; KHAN, M. a. R. Proline, a multifaceted signalling molecule in plant responses to abiotic stress: understanding the

physiological mechanisms. **Plant Biology**, v. 24, n. 2, p. 227-239, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1111/plb.13363>

GIORIO, P.; SELLAMI, M. H. Polyphasic OKJIP Chlorophyll a Fluorescence Transient in a Landrace and a Commercial Cultivar of Sweet Pepper (*Capsicum annuum*, L.) under Long-Term Salt Stress. **Plants**, v. 10, n. 5, p. 887, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants10050887>

GRAY, S. B.; BRADY, S. M. Plant developmental responses to climate change. **Developmental Biology**, v. 419, n. 1, p. 64-77, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2016.07.023>

HAGHPANAH, M.; HASHEMIPETROUDI, S.; ARZANI, A.; ARANITI, F. Drought Tolerance in Plants: Physiological and Molecular Responses. **Plants**, v. 13, n. 21, p. 2962, 2024. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants13212962>

HEIDARI, M.; GOLPAYEGANI, A. Effects of water stress and inoculation with plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) on antioxidant status and photosynthetic pigments in basil (*Ocimum basilicum* L.). **Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences**, v. 11, n. 1, p. 57-61, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jssas.2011.09.001>

HUCHZERMEYER, B.; MENGHANI, E.; KHARDIA, P.; SHILU, A. Metabolic pathway of natural antioxidants, antioxidant enzymes and ROS providence. **Antioxidants**, v. 11, n. 4, p. 761, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3390/antiox11040761>

INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE (IPCC). **Climate change 2023: synthesis report**. Geneva: Intergovernmental Panel on Climate Change, 2023. 184 p. DOI: <https://doi.org/10.59327/IPCC/AR6-9789291691647>

JUNGKLANG, J.; SAENGNIL, K.; UTHAIBUTRA, J. Effects of water-deficit stress and paclobutrazol on growth, relative water content, electrolyte leakage, proline content and some antioxidant changes in *Curcuma alismatifolia* Gagnep. cv. Chiang Mai Pink. **Saudi Journal of Biological Sciences**, v. 24, n. 7, p. 1505-1512, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2015.09.017>

KAUSHAL, M.; WANI, S. P. Rhizobacterial-plant interactions: strategies ensuring plant growth promotion under drought and salinity stress. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 231, p. 68-78, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.06.031>

KAVAMURA, V. N.; SANTOS, S. N.; TAKETANI, R. G.; VASCONCELLOS, R. L. F.; MELO, I. S. Draft genome sequence of plant growth-promoting drought-tolerant *Bacillus* sp. strain CMAA 1363 isolated from the Brazilian Caatinga biome. **Genome Announcements**, v. 5, n. 5, p. 10.1128/genomea.01534-16, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1128/genomea.01534-16>

KAYA, C.; AKRAM, N. A.; ASHRAF, M.; SONMEZ, O. Exogenous application of humic acid mitigates salinity stress in maize (*Zea mays* L.) plants by improving some key physico-biochemical attributes. **Cereal Research Communications**, v. 46, n. 1, p. 67-78, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1556/0806.45.2017.064>

KHOROBYKH, S.; HAVURINNE, V.; MATTILA, H.; TYYSTJÄRVI, E. Oxygen and ROS in photosynthesis. **Plants**, v. 9, n. 1, p. 91, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants9010091>

LI, T.; ZHANG, X.; LIU, Q.; LIU, J.; CHEN, Y.; SUI, P. Yield penalty of maize (*Zea mays* L.) under heat stress in different growth stages: A review. **Journal of Integrative Agriculture**, v. 21, n. 9, p. 2465-2476, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jia.2022.07.013>

MARTIN, R. E.; POSTIGLIONE, A. E.; MUDAY, G. K. Reactive oxygen species function as signaling molecules in controlling plant development and hormonal responses. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 69, p. 102293, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2022.102293>

MAY, A.; MOREIRA, B. R. A.; MASCARIN, G. M.; VIANA, R. S.; SANTOS, M. S.; SILVA, E. H. F. M.; RAMOS, N. P.; MELO, I. S. de. Induction of drought tolerance by inoculation of *Bacillus aryabhattai* on sugarcane seedlings. **Científica**, v. 47, n. 4, p. 400-410, 2019. DOI: <https://doi.org/10.15361/1984-5529.2019v47n4p400-410>

MOUSTAKAS, M.; SPERDOULI, I.; MOUSTAKA, J. Early drought stress warning in plants: color pictures of Photosystem II photochemistry. **Climate**, v. 10, n. 11, p. 179, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3390/cli10110179>

MORENO-GALVÁN, A. E.; CORTÉS-PATÍÑO, S.; ROMERO-PERDOMO, F.; URIBE-VÉLEZ, D.; BASHAN, Y.; BONILLA, R. R. Proline accumulation and glutathione reductase activity induced by drought-tolerant rhizobacteria as potential mechanisms to alleviate drought stress in Guinea grass. **Applied Soil Ecology**, v. 147, p. 103367, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.103367>

NGANGOM, I.; NISHA, M. M.; KUMAR, S. S.; RAVINDRA, K. V.; TEWARI, L.; SUSHMITHA, S. Role of *Bacillus aryabhattai* in plant growth and development. **Agricultural Science Digest**, 2019. DOI: <https://arccjournals.com/journal/agricultural-science-digest/D-4723>. Acesso em: 19 abr. 2024.

NING, D.; QIN, A.; LIU, Z.; DUAN, A.; XIAO, J.; ZHANG, J.; LIU, Z.; ZHAO, B.; LIU, Z. Silicon-mediated physiological and agronomic responses of maize to drought stress imposed at the vegetative and reproductive stages. **Agronomy**, v. 10, n. 8, p. 1136, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy10081136>

ORHAN, E.; ESITKEN, A.; ERCISLI, S.; TURAN, M.; SAHIN, F. Effects of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) on yield, growth and nutrient contents in organically growing raspberry. **Scientia Horticulturae**, v. 111, n. 1, p. 38-43, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2006.09.002>

PARK, Y.-G.; MUN, B.-G.; KANG, S.-M.; HUSSAIN, A.; SHAHZAD, R.; SEO, C.-W.; KIM, A.-Y.; LEE, S.-U.; OH, K. Y.; LEE, D. Y.; LEE, I.-J.; YUN, B.-W. *Bacillus aryabhattai* SRB02 tolerates oxidative and nitrosative stress and promotes the growth of soybean by modulating the production of phytohormones. **PLOS ONE**, v. 12, n. 3, p. e0173203, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0173203>

PATANÈ, C.; COSENTINO, S. L.; ROMANO, D.; TOSCANO, S. Relative water content, proline, and antioxidant enzymes in leaves of long shelf-life tomatoes under drought stress and rewatering. **Plants**, v. 11, n. 22, p. 3045, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants11223045>

PERBONI, A. T.; MARTINAZZO, E. G.; MOURA, A. B.; BACARIN, M. A. Special issue in honour of Prof. Reto J. Strasser - can be performance indexes used to select plant growth-

promoting rhizobacteria? **Photosynthetica**, v. 58, n. SPECIAL ISSUE, p. 253-261, 2020. DOI: <https://doi.org/10.32615/ps.2019.149>

POUDEL, R. Effects of drought stress on growth and yield parameters of *Zea mays* - a comprehensive review. **Asian Multidisciplinary Research Journal**, v. 2, p. 67-70, 2023. DOI: <https://doi.org/10.26480/amdn.02.2023.67.70>

RAJPUT, V. D.; HARISH; SINGH, R. K.; VERMA, K. K.; SHARMA, L.; QUIROZ-FIGUEROA, F. R.; MEENA, M.; GOUR, V. S.; MINKINA, T.; SUSHKOVA, S.; MANDZHIEVA, S. Recent developments in enzymatic antioxidant defence mechanism in plants with special reference to abiotic stress. **Biology**, v. 10, n. 4, p. 267, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3390/biology10040267>

REHMAN, S. U.; BILAL, M.; RANA, R. M.; TAHIR, M. N.; SHAH, M. K. N.; AYALEW, H.; YAN, G. Cell membrane stability and chlorophyll content variation in wheat (*Triticum aestivum*) genotypes under conditions of heat and drought. **Crop and Pasture Science**, v. 67, n. 7, p. 712, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1071/CP15385>

ROY, M.; NIU, J.; IRSHAD, A.; KAREEM, H. A.; HASSAN, M. U.; XU, N.; SUI, X.; GUO, Z.; AMO, A.; WANG, Q. Exogenous melatonin protects alfalfa (*Medicago sativa* L.) seedlings from drought-induced damage by modulating reactive oxygen species metabolism, mineral balance and photosynthetic efficiency. **Plant Stress**, v. 2, p. 100044, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.stress.2021.100044>

RUBIN, R. L.; VAN GROENIGEN, K. J.; HUNGATE, B. A. Plant growth promoting rhizobacteria are more effective under drought: a meta-analysis. **Plant and Soil**, v. 416, n. 1, p. 309-323, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3199-8>

SALEEM, A.; ANWAR, S.; NAWAZ, T.; FAHAD, S.; SAUD, S.; UR RAHMAN, T.; KHAN, M. N. R.; NAWAZ, T. Securing a sustainable future: the climate change threat to agriculture, food security, and sustainable development goals. **Journal of Umm Al-Qura University for Applied Sciences**, v. 11, n. 3, p. 595-611, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1007/s43994-024-00177-3>

SARMA, R.; SAIKIA, R. Alleviation of drought stress in mung bean by strain *Pseudomonas aeruginosa* GGRJ21. **Plant and Soil**, v. 377, p. 201-212, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1981-9>

SEPTIA, E. D.; MAULIDAH, N. I.; DEWI, R. K. Optimization of indigenous rhizobacteria in tomato and potato rhizosphere as a source of cytokinins to reduce drought stress. **Journal of Ecological Engineering**, v. 26, n. 3, p. 246-256, 2025. DOI: <https://doi.org/10.12911/22998993/199587>

SHEORAN, S.; KAUR, Y.; KUMAR, S.; SHUKLA, S.; RAKSHIT, S.; KUMAR, R. Recent advances for drought stress tolerance in maize (*Zea mays* L.): present status and future prospects. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.872566>

SHIN, D. J.; YOO, S.-J.; HONG, J. K.; WEON, H.-Y.; SONG, J.; SANG, M. K. Effect of *Bacillus aryabhattai* H26-2 and *B. siamensis* H30-3 on growth promotion and alleviation of heat and drought stresses in chinese cabbage. **The Plant Pathology Journal**, v. 35, n. 2, p. 178-187, 2019. DOI: <https://doi.org/10.5423/PPJ.NT.08.2018.0159>

SHULTANA, R.; TAN KEE ZUAN, A.; YUSOP, M. R.; MOHD SAUD, H.; AYANDA, A. F. Effect of salt-tolerant bacterial inoculations on rice seedlings differing in salt-tolerance under saline soil conditions. **Agronomy**, v. 10, n. 7, p. 1030, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy10071030>

SILVA, F. D. S.; PEIXOTO, I. C.; COSTA, R. L.; GOMES, H. B.; CABRAL JÚNIOR, J. B.; ARAÚJO, R. M.; HERDIES, D. L. Predictive potential of maize yield in the mesoregions of Northeast Brazil. **AgriEngineering**, v. 6, n. 2, p. 881-907, 2024. DOI: <https://doi.org/10.3390/agriengineering6020051>

SINGH, R. P.; JHA, P.; JHA, P. N. The plant-growth-promoting bacterium *Klebsiella* sp. SBP-8 confers induced systemic tolerance in wheat (*Triticum aestivum*) under salt stress. **Journal of Plant Physiology**, v. 184, p. 57-67, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2015.07.002>

SOLTYS-KALINA, D.; PLICH, J.; STRZELCZYK-ŻYTA, D.; ŚLIWKA, J.; MARCZEWSKI, W. The effect of drought stress on the leaf relative water content and tuber yield of a half-sib family of 'Katahdin'-derived potato cultivars. **Breeding Science**, v. 66, n. 2, p. 328-331, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1270/jsbbs.66.328>

SONG, L.; JIN, J. Improving CERES-Maize for simulating maize growth and yield under water stress conditions. **European Journal of Agronomy**, v. 117, p. 126072, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.eja.2020.126072>

SONG, L.; JIN, J.; HE, J. Effects of severe water stress on maize growth processes in the field. **Sustainability**, v. 11, n. 18, p. 5086, 2019. DOI: <https://doi.org/10.3390/su11185086>

SOUSA, H. C.; SOUSA, G. G.; VIANA, T. V. A.; PEREIRA, A. P. A.; LESSA, C. I. N.; SOUZA, M. V. P.; GUILHERME, J. M. S.; GOES, G. F.; ALVES, F. G. S.; GOMES, S. P.; SILVA, F. D. B. *Bacillus aryabhattai* mitigates the effects of salt and water stress on the agronomic performance of maize under an agroecological system. **Agriculture**, v. 13, p. 1150, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/agriculture13061150>

STIRBET, A.; LAZÁR, D.; KROMDIJK, J.; GOVINDJEE. Chlorophyll *a* fluorescence induction: can just a one-second measurement be used to quantify abiotic stress responses? **Photosynthetica**, v. 56, n. 1, p. 86-104, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-018-0770-3>

STREIT, N. M.; CANTERLE, L. P.; CANTO, M. W.; HECKTHEUER, L. H. H. As clorofilas. **Ciência Rural**, v. 35, p. 748-755, 2005. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0103-84782005000300043>

SWOCZYNA, T.; KALAJI, H. M.; BUSSOTTI, F.; MOJSKI, J.; POLLASTRINI, M. Environmental stress - what can we learn from chlorophyll *a* fluorescence analysis in woody plants? A review. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1048582>

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I. M.; MURPHY, A. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017. 858 p.

TARDIEU, F.; SIMONNEAU, T.; MULLER, B. The physiological basis of drought tolerance in crop plants: a scenario-dependent probabilistic approach. **Annual Review of Plant Biology**, v. 69, p. 733-759, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042817-040218>

ULLAH, U.; ASHRAF, M.; SHAHZAD, S.; SIDDIQUI, A.; PIRACHA, M.; SULEMAN, M. Growth behavior of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) under drought stress in the presence of silicon and plant growth promoting rhizobacteria. **Soil and Environment**, v. 35, p. 65-75, 2016.

VERBRUGGEN, N.; HERMANS, C. Proline accumulation in plants: a review. **Amino Acids**, v. 35, n. 4, p. 753-759, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00726-008-0061-6>

VISHNUPRADEEP, R.; BRUNO, L. B.; TAJ, Z.; KARTHIK, C.; CHALLABATHULA, D.; TRIPTI; KUMAR, A.; FREITAS, H.; RAJKUMAR, M. Plant growth promoting bacteria improve growth and phytostabilization potential of *Zea mays* under chromium and drought stress by altering photosynthetic and antioxidant responses. **Environmental Technology & Innovation**, v. 25, p. 102154, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.eti.2021.102154>

VOCCIANTE, M.; GRIFONI, M.; FUSINI, D.; PETRUZZELLI, G.; FRANCHI, E. The role of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) in mitigating plant's environmental stresses. **Applied Sciences**, v. 12, n. 3, p. 1231, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3390/app12031231>

VORONIN, P.; MAEVSKAYA, S. N.; NIKOLAEVA, M. K. Physiological and molecular responses of maize (*Zea mays* L.) plants to drought and rehydration. **Photosynthetica**, v. 57, p. 939-949, 2019. DOI: <https://doi.org/10.32615/ps.2019.101>

WANG, G.; ZENG, F.; SONG, P.; SUN, B.; WANG, Q.; WANG, J. Effects of reduced chlorophyll content on photosystem functions and photosynthetic electron transport rate in rice leaves. **Journal of Plant Physiology**, v. 272, p. 153669, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2022.153669>

XU, G.; ZHANG, X.; CHEN, W.; ZHANG, R.; LI, Z.; WEN, W.; WARBURTON, M. L.; LI, J.; LI, H.; YANG, X. Population genomics of *Zea* species identifies selection signatures during maize domestication and adaptation. **BMC Plant Biology**, v. 22, n. 1, p. 72, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12870-022-03427-w>

YAN, K.; CHEN, P.; SHAO, H.; ZHANG, L.; XU, G. Effects of short-term high temperature on photosynthesis and Photosystem II performance in sorghum. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 197, n. 5, p. 400-408, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2011.00469.x>

ZHANG, H.; XIE, X.; KIM, M.-S.; KORNIEYEV, D. A.; HOLADAY, S.; PARÉ, P. W. Soil bacteria augment Arabidopsis photosynthesis by decreasing glucose sensing and abscisic acid levels in planta. **The Plant Journal**, v. 56, n. 2, p. 264-273, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113X.2008.03593.x>

ZHANG, X.; XU, M. Adaptation of maize to various climatic conditions: genetic underpinnings. **Biological Evidence**, v. 14, 2024. DOI: <https://doi.org/10.58920/be20243890>

ZHENG, C.; CHEN, J.-P.; WANG, X.-W.; LI, P. Reactive oxygen species in plants: metabolism, signaling, and oxidative modifications. **Antioxidants**, v. 14, n. 6, p. 617, 2025. DOI: <https://doi.org/10.3390/antiox14060617>

ZHENG, W.; ZENG, S.; BAIS, H.; LAMANNA, J. M.; HUSSEY, D. S.; JACOBSON, D. L.; JIN, Y. Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) reduce evaporation and increase soil water retention. **Water Resources Research**, v. 54, n. 5, p. 3673-3687, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1029/2018WR022656>

ZIA, R.; NAWAZ, M. S.; SIDDIQUE, M. J.; HAKIM, S.; IMRAN, A. Plant survival under drought stress: Implications, adaptive responses, and integrated rhizosphere management strategy for stress mitigation. **Microbiological Research**, v. 242, p. 126626, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126626>

ZIA-UR-REHMAN, M.; ANAYATULLAH, S.; IRFAN, E.; HUSSAIN, S. M.; RIZWAN, M.; SOHAIL, M. I.; JAFIR, M.; AHMAD, T.; USMAN, M.; ALHARBY, H. F. Nanoparticles assisted regulation of oxidative stress and antioxidant enzyme system in plants under salt stress: a review. **Chemosphere**, v. 314, p. 137649, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2022.137649>

ZULFIQAR, F.; ASHRAF, M. Proline alleviates abiotic stress-induced oxidative stress in plants. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 42, n. 8, p. 4629-4651, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00344-022-10839-3>

4. ARTIGO 1

AURAS®, A BIOSTIMULANT CONTAINING *Bacillus aryabhattai* STRAIN CMAA 1363, ENHANCES DROUGHT TOLERANCE AND GROWTH IN MAIZE PLANTS

Artigo formatado de acordo com as normas do periódico Russian Journal of Plant Physiology

Status do artigo: Aceito

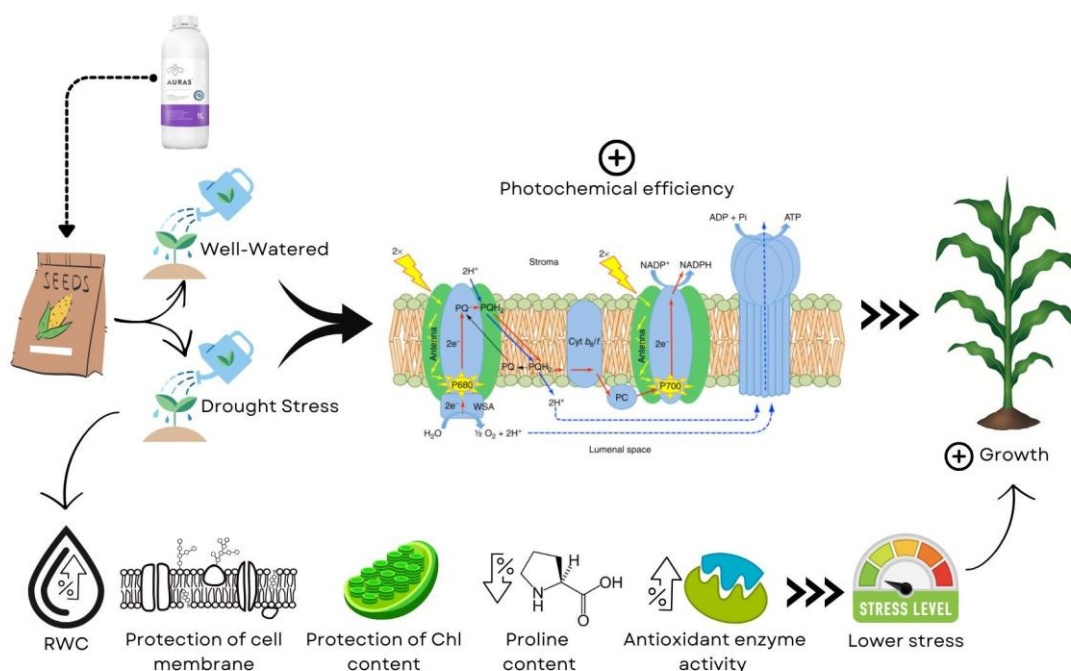
Fator de Impacto: 1.1

Qualis: A4

Abstract—Climate change is expected to exacerbate drought conditions in agricultural regions, thereby impacting global maize (*Zea mays* L.) production. A promising alternative to enhance plant growth and drought tolerance involves the use of biostimulants, particularly those based on plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR), such as Auras®, which contains *Bacillus aryabhattai* strain CMAA 1363. To elucidate the effects of this biostimulant, this study characterized its impact on maize plants subjected to both well-watered and drought stress conditions. The study was conducted in a controlled agricultural greenhouse, evaluating parameters including relative water content, electrolyte leakage, chlorophyll indices, proline content, antioxidant enzyme activity (superoxide dismutase, catalase, and ascorbate peroxidase activity), transient chlorophyll *a* fluorescence, and various morpho-agronomic traits. Treatment with Auras® significantly alleviated drought stress by enhancing relative water content and antioxidant enzyme activities, while reducing membrane damage (as indicated by lower electrolyte leakage) and proline accumulation. Furthermore, it protected the photosynthetic apparatus, as evidenced by the preservation of chlorophyll molecules and enhancements in the oxygen-evolving complex (OEC), the reaction center-to-absorption ratios (RC/ABS), performance indices (PIabs and PIcs), and driving forces for base absorption (DFabs). Under well-watered conditions, the PGPR also improved OEC, RC/ABS, PIabs, PIcs, DFabs, and cross-sectional energy fluxes. In both water regimes, significant improvements in morpho-agronomic parameters were observed, which positively correlated with an increase in the dry mass of the root system. Overall, Auras® induces a series of beneficial modifications that enhance drought tolerance and promote plant growth under both well-watered and drought stress conditions.

Keywords: *Zea mays*, Antioxidant enzymes, *Bacillus aryabhattai*, drought stress, plant growth-promoting rhizobacteria.

Graphical abstract:



4.1 INTRODUCTION

Drought is widely recognized as the primary abiotic stressor limiting plant growth, responsible for substantial losses in crop productivity across various regions of the world [1]. The intensification of climate change has led to increased frequency and intensity of drought periods [2].

The maize crop is one of the most affected by drought stress and climate change [3], and is considered the most produced crop globally, with production exceeding 1.24 billion tons [4]. Drought stress directly compromises the photosynthetic apparatus and cellular membranes, leading to chlorophyll degradation and reduced photochemical activity. This includes changes in various chlorophyll *a* transient fluorescence parameters, such as the reduction in the performance index on an absorption basis (PIabs) and the impairment of the oxygen-evolving complex (OEC) [5], resulting in lower plant height, leaf area, and biomass [6].

Biostimulants, particularly those based on plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR), have emerged as an effective and sustainable strategy to mitigate the damaging effects of drought on crops [7]. These bacteria colonize the rhizosphere and induce several physiological modifications in plants, resulting in increased agricultural productivity, both under stress conditions and in well-watered conditions [8, 9]. Among the various PGPR species, *Bacillus aryabhatai* has stood out, being associated with improved root development, plant growth, protection of the photosynthetic apparatus and cellular membranes, osmoregulation, and increased antioxidant enzyme activity, which are essential factors for the adaptation of plants to drought stress [10–15]. This PGPR has promoted improvements in a variety of crops, including sugarcane [14], pigeon pea [16], and soybean [15].

The biostimulant Auras®, containing the *Bacillus aryabhatai* strain CMAA 1363, isolated from the rhizosphere of *Cereus jamacaru* in the Brazilian semi-arid region, has demonstrated high effectiveness in both promoting plant growth and mitigating the effects of drought stress in maize plants. [17, 18]. It is reasonable to assume that inoculation with this biostimulant contributes to significant physiological and biochemical improvements in the plants. However, the full effects of these improvements, both under drought conditions and in environments with ideal water availability, have not yet been fully elucidated.

Therefore, to deepen the understanding of the impacts of Auras®, this study aims to evaluate its effects on maize plants under drought stress and well-watered conditions.

4.2 MATERIALS AND METHODS

4.2.1 Experimental area. The experiment was conducted in a greenhouse at the Sergipe

Federal University, São Cristóvão Campus, Brazil (10°55'46.1"S, 37°06'14.7"W), from September to November 2023. The region exhibits a tropical rainy climate with an average annual temperature of approximately 25.2°C [19]. Temperature and relative humidity were measured every three days using a thermo-hygrometer placed inside the greenhouse (Fig. 1).

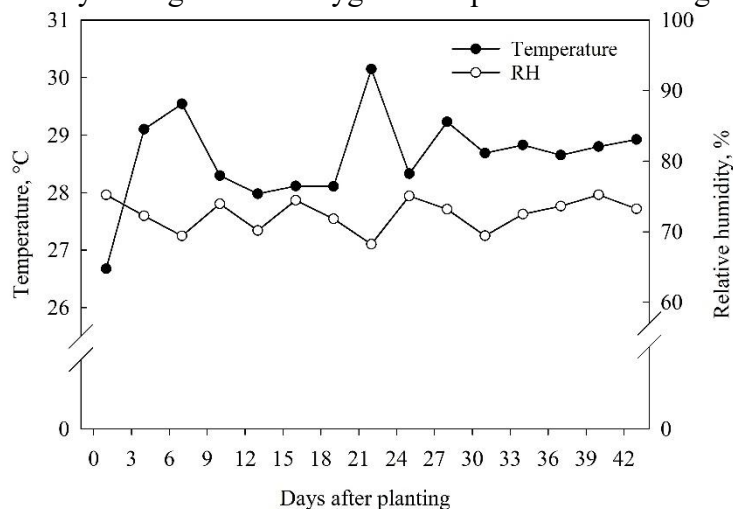


Fig. 1. Daily average temperature (°C) and relative humidity (%) recorded throughout the experimental period.

4.2.2 Experimental conditions. Soil for the experiment was collected from the Rural Campus of the Sergipe Federal University and classified as a Red-Yellow Argisol, typical of the Brazilian plains [20]. After collection, the soil was sieved and weighed, and 20 kg was transferred into 20-L capacity vases. The chemical and physical properties of the soil were analyzed, with the following results: pH in water of 5.32, organic matter of 11.9 g/dm³, calcium + magnesium of 0.66 cmol/dm³, potassium of 27.6 mg/dm³, and phosphorus of 9.80 mg/dm³. The soil granulometry revealed 79.98% sand, 8.54% clay, and 11.48% silt, classifying it as a sandy loam.

Fertilization and liming followed soil analysis recommendations for the region [21]. For liming, 1,000 kg/ha of limestone (90% Relative Neutralizing Value–RNV) was applied. Fertilization was conducted using a nutrient solution: at 7 days after planting (DAP), 43 kg/ha of nitrogen (as urea, 45% N), 55 kg/ha of P₂O₅ (as potassium phosphate, 52% P₂O₅), and 36 kg/ha of K₂O (as potassium phosphate, 34% K₂O) were applied. An additional 43 kg/ha of nitrogen (urea, 45% N) was applied at 17 and 27 DAP, respectively. These quantities were adjusted per 20 kg of soil in each 20-L vase.

Five seeds of the maize hybrid AG 1051 were sown per vase. At 7 DAP, thinning was performed, retaining only the most vigorous seedling per vase. A single plant per vase was considered, with this being regarded as a replication. During the first 20 days of cultivation, plants received irrigation to maintain 70% of the vase's water capacity. From 21 DAP onward, the respective water conditions were imposed, with daily measurements of the applied water over an additional 21-day period. All analyses were conducted at 42 DAP.

The experimental design was completely randomized with a factorial arrangement comprising two water regimes – well-watered (80% of soil water retention capacity) and drought stress (30% of soil water retention capacity) – with and without Auras® treatment. Each treatment was conducted with eight replicates, except for the analyses of chlorophyll *a* transient fluorescence, proline content, and antioxidant enzyme activity, which were performed with four replicates.

Before planting, Auras® was applied at a dose of 4 mL/kg of maize seed, following the manufacturer's recommendations. Auras® (Embrapa and NOOA Ciência e Tecnologia Agrícola, Patos de Minas, Minas Gerais, Brazil) is a commercial product formulated with the *B. aryabhatai* strain CMAA 1363 as the active ingredient. This strain, licensed by the Brazilian Agricultural Research Corporation (Embrapa, Jaguariúna, São Paulo, Brazil), was originally

isolated from the rhizosphere of *C. jamacaru*, a cactus native to the Caatinga biome in the Brazilian semiarid region [22]. The PGPR, classified as an inoculant, is applied at a concentration of 1×10^8 CFU/mL (a measure of viable colonogenic cell numbers). The commercial formulation also contains small amounts of humic substances, thickeners, and preservatives.

4.2.3 Physiological and biochemical analyses. All analyses were conducted between 11:00 AM and 1:00 PM, a period considered most stressful for the plant. Measurements were taken on the middle third of the fully expanded first leaf (from the canopy top to the base) exposed to direct solar radiation. For destructive analyses—including RWC, EL, and proline content, leaf samples were collected, stored in an insulated cooler with ice, and subsequently transported to the laboratory for processing.

4.2.3.1 Relative water content (RWC). The RWC was determined by measuring fresh mass (FM), turgid mass (TM), and dry mass (DM), using the following equation [23]:

$$\text{RWC} = \frac{\text{FM} - \text{DM}}{\text{TM} - \text{DM}} \times 10^2$$

To obtain these masses, ten leaf discs approximately 8 mm in diameter were excised. Initially, the discs were first weighed to record the FM, then immersed in water for 24 hours to achieve turgidity and weighed again to obtain the TM. Finally, the discs were dried in an oven at 80°C for 24 hours to determine the dry mass.

4.2.3.2 Electrolyte leakage (EL). The EL was assessed by comparing the initial conductivity (IC) and final conductivity (FC) of the solution, using the equation below [24]:

$$\text{EL} = \frac{\text{IC}}{\text{FC}} \times 10^2$$

For this analysis, six leaf discs (8 mm in diameter) were selected and immersed in 10 mL of distilled water in test tubes for 24 hours. The IC of the medium was measured with a conductivimeter. The samples were then placed in a thermostatic bath at 100°C for 60 minutes, and after cooling, the FC was recorded.

4.2.3.3 Chlorophyll indices. Non-destructive measurements of chlorophyll indices for chlorophyll a and b were performed using the Falker Chlorophyll Meter (model CFL1030, Falker, Brazil). The device operates on the principle of light absorbance by diodes emitting at three wavelengths (λ): 635 nm and 660 nm (red) and 880 nm (infrared). As the light passes through the leaf, it is captured by silicon photodiodes, which transmit analog signals. These absorbance readings allow for the estimation of the chlorophyll a and b pools [25, 26].

4.2.3.4 Proline content. The proline content was determined following the method described in [27]. Fresh plant tissue (400 mg) was macerated in 10 mL of a 3% aqueous sulfosalicylic acid solution and subsequently centrifuged at 4,000 rpm for 10 minutes. One milliliter of the supernatant was transferred into test tubes, and 2 mL of acid-ninhydrin reagent along with 2 mL of glacial acetic acid were added. The reaction was halted by cooling the tubes in an ice bath for 1 hour. Next, 4 mL of toluene was added to each tube, which were then capped and shaken vigorously for 15 seconds. The supernatant was collected, and its absorbance was measured at 515 nm using a spectrophotometer, with concentrated toluene serving as the blank. The proline content was expressed as $\mu\text{mol/g}$ FW (fresh weight), based on a standard curve prepared proline content of 0, 0.1, 0.2, 0.25, and 0.5 μmol .

4.2.3.5 Antioxidant enzyme activity.

4.2.3.5.1 Sample preparation. To assess antioxidant enzyme activity, 0.2 g of fresh leaf tissue was ground in liquid nitrogen and homogenized in 1.5 mL of extraction buffer containing 100 mM potassium phosphate buffer (pH 7.8), 0.1 mM EDTA, 10 mM ascorbic acid, and ultrapure water. The homogenate was centrifuged at $13,000 \times g$ for 10 min at 4°C, and the supernatant was collected and stored at -20°C for subsequent analyses.

4.2.3.5.2 Superoxide dismutase (SOD) activity. SOD activity was determined according to the method of [28], with modifications for microplate format. Aliquots of 10 μL of enzyme extract were pipetted in triplicate into 96-well microplates, followed by 190 μL of

reaction mixture containing 50 mM potassium phosphate buffer (pH 7.8), 14 mM L-methionine, 0.1 mM EDTA, 75 μ M nitroblue tetrazolium (NBT), and 2 μ M riboflavin. Plates were kept in the dark prior to 7 minutes of light exposure. Absorbance was measured at 560 nm using a microplate reader (Epoch-BioTek®), and results were expressed as SOD unit/mg.

4.2.3.5.3 Ascorbate peroxidase (APX) activity. APX activity was determined based on the method of [29], with minor modifications. A 9 μ L aliquot of the 1:2 diluted enzyme extract was added in triplicate to wells containing 162 μ L of reaction buffer (100 mM potassium phosphate, pH 7.0, and 0.5 mM ascorbic acid). The reaction was initiated by the addition of 9 μ L of 2 mM hydrogen peroxide. Absorbance at 290 nm was recorded every 15 seconds for 3 minutes using a microplate reader (Epoch-BioTek®). Results were expressed as APX unit/min mg.

4.2.3.5.4 Catalase (CAT) activity. CAT activity was assessed following the method described in [30], with adaptations. A 9 μ L aliquot of the 1:2 diluted enzyme extract was added in triplicate to 162 μ L of 100 mM potassium phosphate buffer (pH 7.0). The reaction was initiated by the addition of 9 μ L of 250 mM hydrogen peroxide. The decomposition of H₂O₂ was monitored by the decrease in absorbance at 240 nm, recorded every 15 seconds for 3 minutes using a microplate reader (Epoch-BioTek®). Results were expressed as CAT unit/min mg.

4.2.3.6 Chlorophyll *a* transient fluorescence (OKJIP). Structural and functional parameters of the photosystems and electron transport chain were determined through chlorophyll *a* transient fluorescence analysis (OKJIP). Following a 30-minute dark adaptation using clips, measurements were performed with a portable fluorescence meter (model OS-30p; Opti-Sciences Inc., USA). Transient states were induced by uniformly illuminating a 4-mm diameter leaf area with a maximum photon flux density of 3,000 μ mol/m² s (active light at 600 nm) for 1 second [31].

Rapid fluorescence kinetics, spanning from initial fluorescence (F_0) to maximum fluorescence (F_{max}), were recorded based on the fluorescence emissions of the OKJIP curve, which comprises the points O (50 μ s), K (200 μ s), J (2 ms), I (30 ms), and P (maximum fluorescence intensity). In addition, the time to reach maximum fluorescence ($t(F_{max})$) and the area below the OKJIP curve (A) were determined. Biophysical parameters—including the OEC, several fluxes normalized by cross-section (CS) – such as absorption flux (ABS/CS), trapped energy flux (TR0/CS), electron transport flux (ET0/CS), reduction flux (RE0/CS), and dissipation flux (DI0/CS)—reaction center density per absorption (RC/ABS), performance indices (PIabs and PIcs), and the driving force for absorption (DFabs)—were calculated using standard test equations [32, 33].

4.2.4 Morpho-agronomic parameters. The plant height was measured with a tape measure from the soil surface to the point of insertion of the most recently fully developed leaf sheath. Stem diameter was recorded using a digital caliper at a standardized height of 2 cm above the soil surface. Leaf area (LA) was determined by direct measurement of fully expanded, active leaves [34]. For this, the variables used include LL (leaf length), LW (leaf width), and AC (maize leaf area adjustment constant, set to 0.7), according to the following equation:

$$LA = (LL \times LW) \times AC$$

For the determination of plant dry mass, leaves, stems, and roots were collected—with roots washed to remove soil residues—and subsequently placed in paper bags. Samples were dried in a forced-air oven at 75°C until constant weight was achieved, indicating complete moisture removal. Individual dry mass of leaves, stems, and roots were then determined and summed to obtain the total dry mass

4.2.3.5 Statistical analysis. Data underwent the Shapiro-Wilk normality test, followed by analysis of variance using the F-test ($P < 0.05$) and Tukey's post hoc test ($P < 0.05$), implemented via the RBio package in R [35]. Graphs were generated with SigmaPlot 14.0 (Systat Software, San Jose, CA, USA).

4.3 RESULTS

4.3.1 Water Status, Membrane Integrity, and Chlorophyll Indices

Under drought stress without the biostimulant, RWC was adversely affected (Fig. 2a), whereas water-stressed maize receiving Auras® maintained RWC levels comparable to those of plants grown under well-watered conditions (Fig. 2a).

The EL was markedly increased by drought stress (Fig. 2a). However, under drought stress, the addition of Auras® produced a beneficial effect, reducing EL by 24.49% compared with water-stressed plants without Auras® (Fig. 2b).

In the absence of the biostimulant, drought stress caused degradation of chlorophyll *a* and *b*, resulting in significant differences compared with the other treatments (Fig. 2c-2d). Under drought stress, Auras®-treated plants exhibited a 6.20% increase in the chlorophyll *a* index and a 30.11% increase in the chlorophyll *b* indices relative to water-stressed plants without Auras®, and these values did not differ significantly from those observed in plants maintained under well-watered conditions (Fig. 2c-2d).

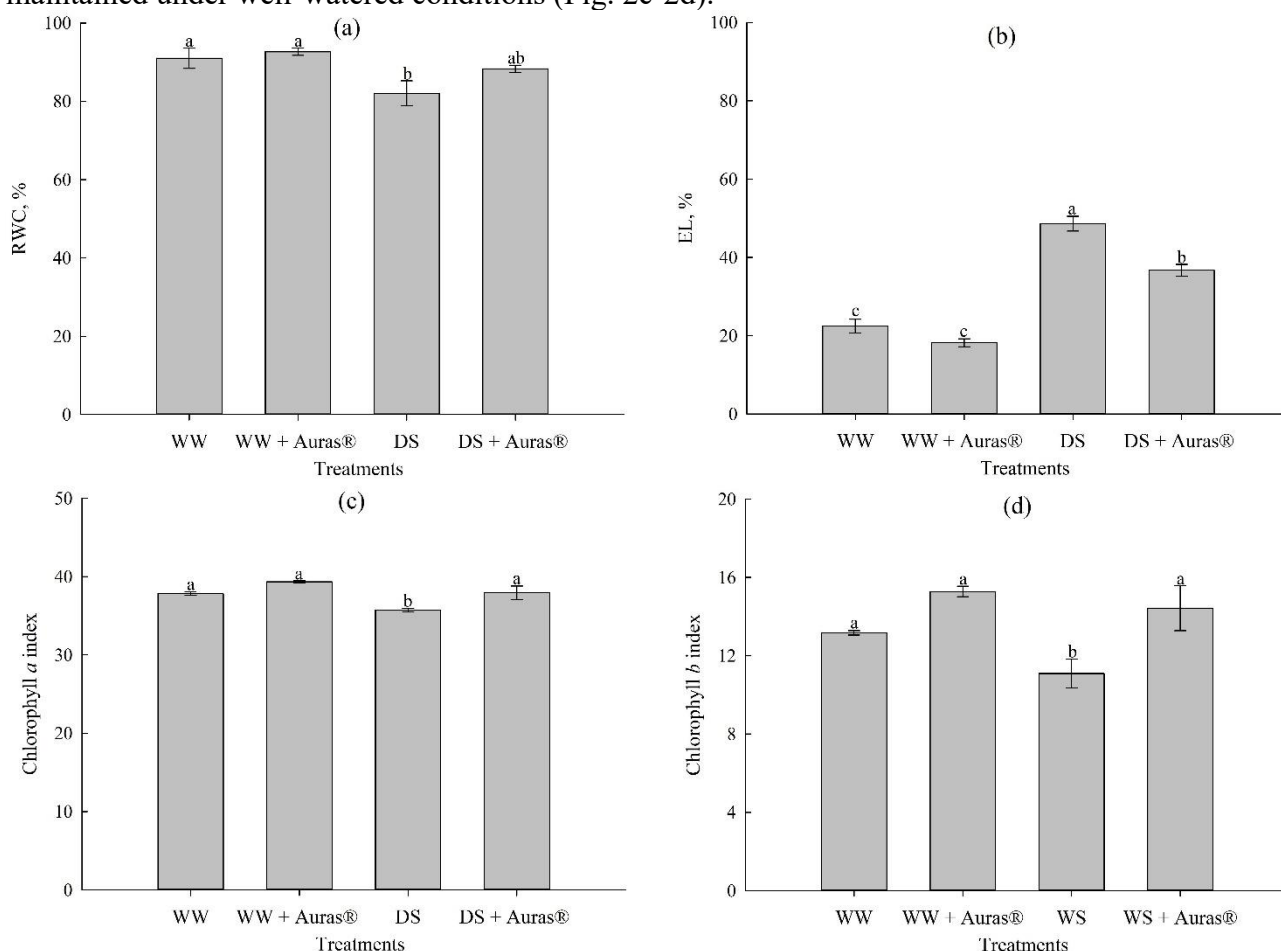


Fig. 2. Relative water content (RWC) (a), electrolyte leakage (EL) (b), Falker chlorophyll *a* index (c), and Falker chlorophyll *b* index (d) in maize plants under two water regimes—well-watered (WW) and drought stress (DS) conditions—with and without application of the biostimulant Auras® (active ingredient: *Bacillus aryabhatai* strain CMAA 1363). Bars represent the mean, and error bars indicate the standard error. Means followed by the same letter do not differ according to Tukey's test ($p < 0.05$).

4.3.2 Proline Content and Antioxidant Enzyme Activity

Drought stress significantly increased proline accumulation in maize plants, regardless of Auras® treatment (Fig. 3a). However, under drought stress conditions, Auras®-treated plants exhibited a 30.90% reduction in proline content compared to plants without Auras®.

Drought stress also induced an increase in the activity of antioxidant enzymes – SOD, CAT, and APX – in all maize plants (Fig. 3b-3d). Notably, Auras® application further enhanced these activities under stress conditions, resulting in increases of 16.41%, 24.38%, and 14.76% in the activities of SOD, CAT, and APX, respectively, compared to plants without Auras®.

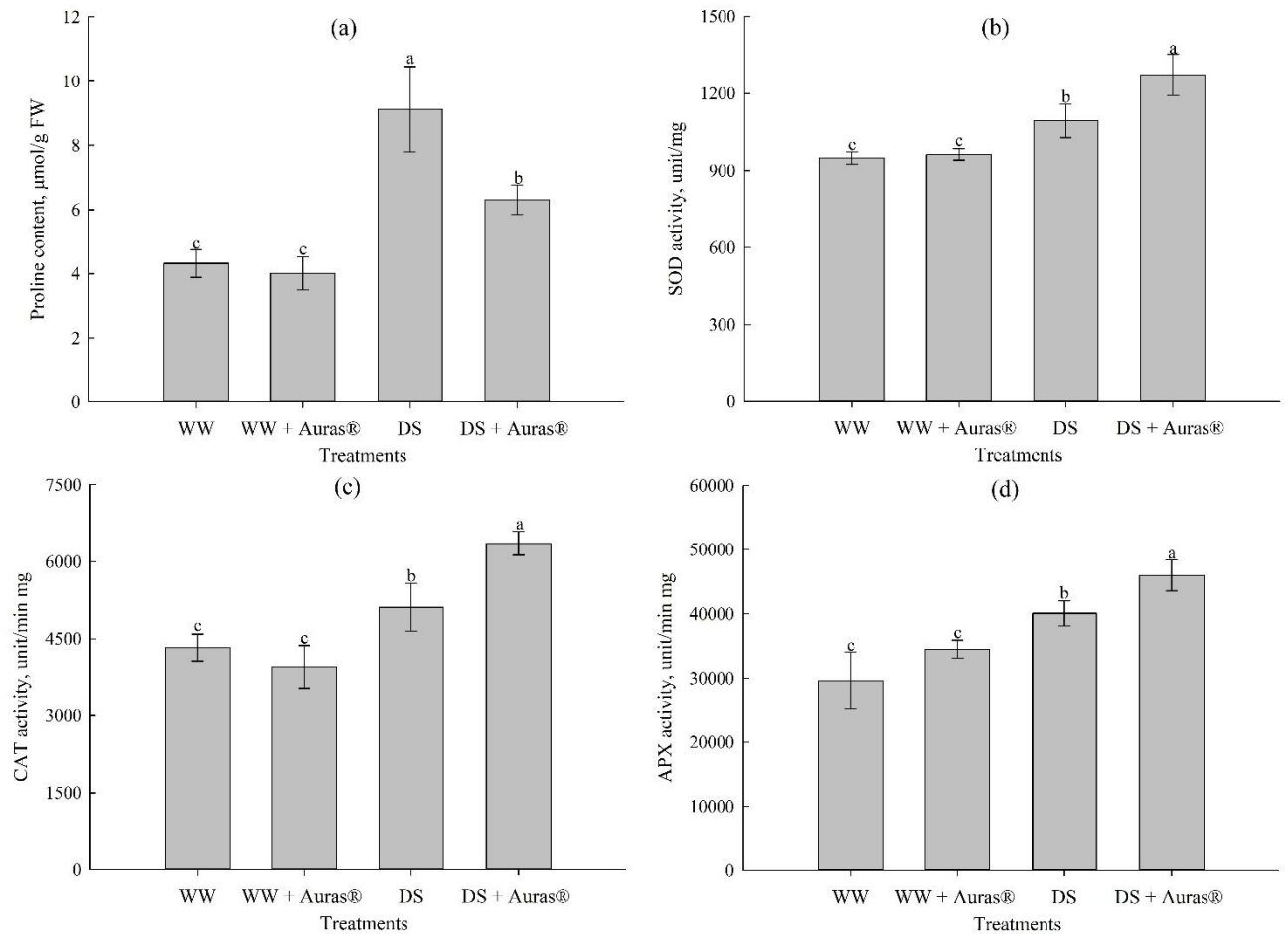


Fig. 3. Proline content (a) and antioxidant enzyme activity of superoxide dismutase (b), catalase (c), and ascorbate peroxidase (d) in maize plants under two water regimes—well-watered (WW) and drought stress (DS) conditions—with and without application of the biostimulant Auras® (active ingredient: *Bacillus aryabhattai* strain CMAA 1363). Bars represent the mean, and error bars indicate the standard error. Means followed by the same letter do not differ according to Tukey's test ($p < 0.05$).

4.3.3 Chlorophyll *a* Transient Fluorescence (OKJIP) Parameters

The OKJIP curve of chlorophyll *a* transient fluorescence was affected by the treatments (Fig. 4). Drought stress alone led to a pronounced increase at the K point, whereas plants grown under well-watered conditions and treated with Auras® exhibited increased fluorescence starting at the J point.

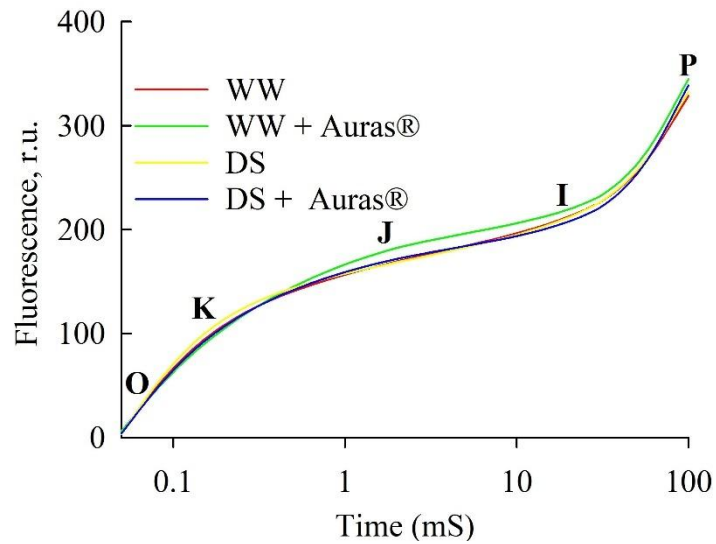


Fig. 4. OKJIP curve of chlorophyll *a* transient fluorescence in maize plants under two water regimes—well-watered (WW) and drought stress (DS)—with and without application of the biostimulant Auras® (active ingredient: *Bacillus aryabhatai* strain CMAA 1363). The points correspond to fluorescence values at O (50 μ s), K (200 μ s), J (2 ms), I (30 ms), and P (maximum fluorescence intensity).

Maize Auras®-treated plants under well-watered conditions demonstrated improvements in key photochemical parameters of photosystem II (PSII), including cross-sectional parameters such as ABS/CS, TR0/CS, and ET0/CS, as well as electron flux from quinone A (Q_A) to the final acceptors of PSI per cross-section (RE0/CS) (Fig. 5). However, the DI0/CS flux was higher in these plants compared to those under drought stress, regardless of Auras® application (Fig. 5).

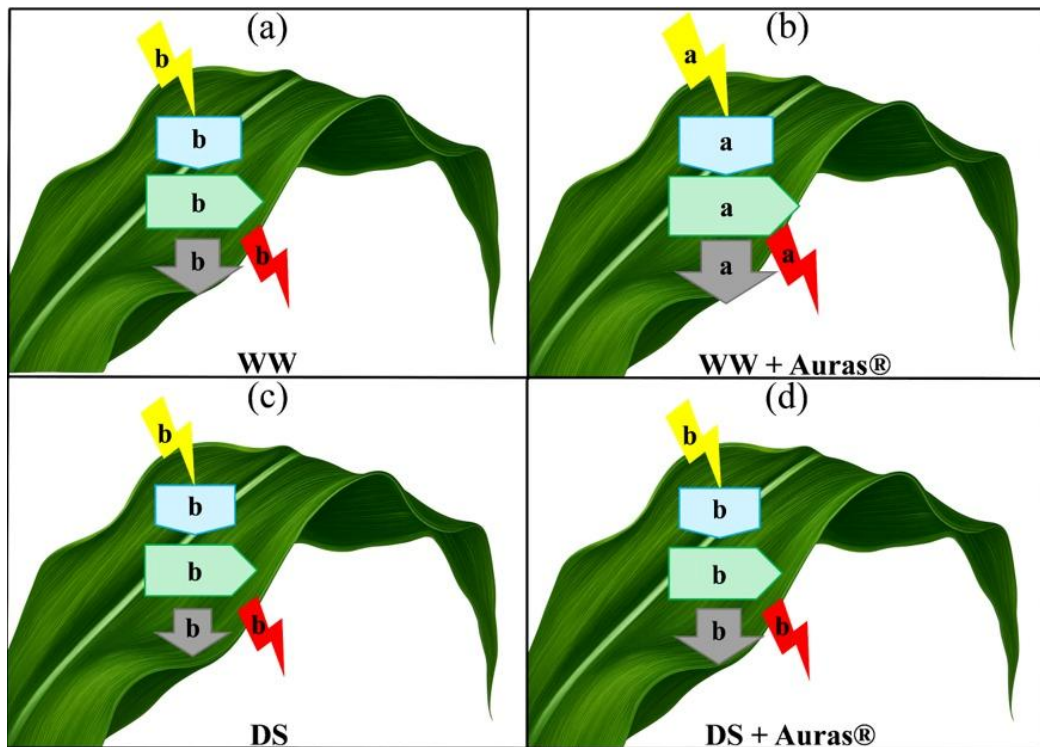


Fig. 5. Leaf model representing phenomenological energy fluxes per excited cross-section in maize plants under two water regimes—well-watered (WW) and drought stress (DS) conditions—with and without application of the biostimulant Auras® (active ingredient: *Bacillus aryabhattai* strain CMAA 1363). The diameter and height of each symbol correspond to the intensity of the flux. Yellow—ABS/CS; Blue—TR0/CS; Green—ET0/CS; Gray—RE0/CS; Red—DI0/CS. Means followed by the same letter do not differ according to Tukey's test ($p < 0.05$).

Maize plants under well-watered conditions and treated with Auras® exhibited superior performance indices, including PIabs, PIcs, DFabs, RC/ABS, and OEC. Conversely, plants subjected to drought stress without Auras® showed the lowest values for these parameters (Fig. 6).

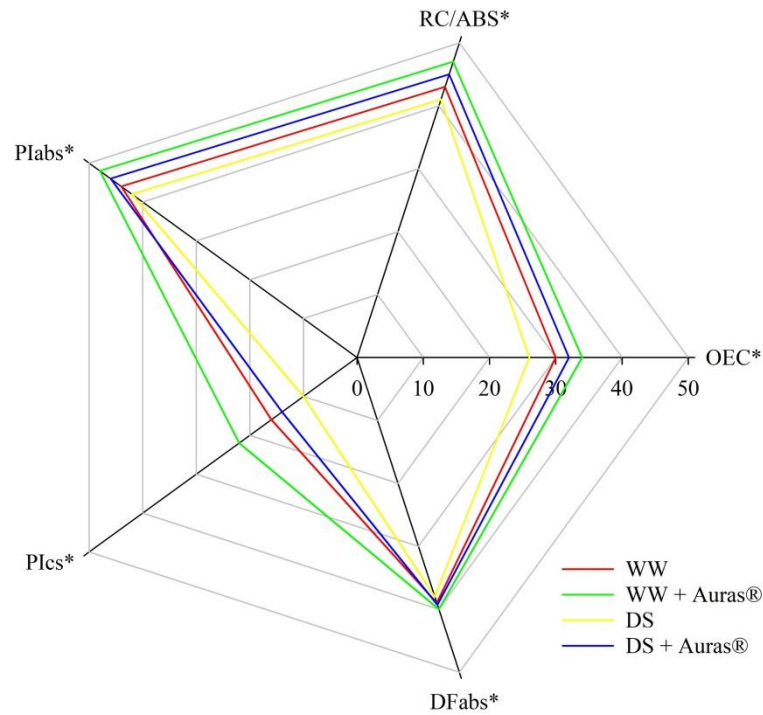


Fig. 6. Radar chart representing transient chlorophyll *a* fluorescence in maize plants under two water regimes—well-watered (WW) and drought stress (DS) conditions—with and without application of the biostimulant Auras® (active ingredient: *Bacillus aryabhattai* strain CMAA 1363). The values were standardized to 0–50 scale. The abbreviations and their biological significance are detailed in the abbreviations section. *symbol indicates a statistically significant difference based on the F test ($p < 0.05$).

4.3.4 Morpho-Agronomic Parameters

Several morpho-agronomic parameters of maize plants were influenced by both Auras® treatment and drought stress (Table 1). Drought stress led to a significant reduction in all evaluated parameters, regardless of PGPR application.

Regarding leaf dry mass, stem dry mass, and plant height, Auras® treatment under drought stress conditions did not significantly differ from drought stress without Auras®. However, the effects of Auras® application were particularly evident in leaf area, root dry mass, total dry mass, and stem diameter, with respective increases of 27.30%, 23.40%, 8.85%, and 19.84%.

Under well-watered conditions, Auras® treatment significantly enhanced all morpho-agronomic parameters, with the most pronounced increase observed in root dry mass (47.61%). Additional gains of 9.55%, 4.21%, 17.63%, 16.27%, 6.56%, and 16.45% were recorded for leaf dry mass, stem dry mass, total dry mass, plant height, stem diameter, and leaf area, respectively, compared to the control without Auras®.

Table 1. Morpho-agronomic parameters of maize plants under two water regimes—well-watered (WW) and drought stress (DS) – with and without application of the biostimulant Auras® (active ingredient: *Bacillus aryabhattai* strain CMAA 1363). Means followed by the same letter do not differ significantly according to Tukey's test ($p < 0.05$).

Treatments	Leaf dry mass	Stem dry mass	Root dry mass	Total dry mass	Plant height	Stem diameter	Leaf area
	g	g	g	g	cm	mm	cm ²
WW	33.48 ± 0.65 ^b	76.22 ± 1.16 ^a	43.03 ± 2.29 ^b	152.74 ± 2.44 ^b	106.91 ± 0.36 ^b	19.40 ± 4.59 ^b	2037.46 ± 132.61 ^b
WW + Auras®	36.68 ± 0.98 ^a	79.43 ± 0.32 ^b	63.53 ± 3.24 ^a	179.66 ± 3.22 ^a	124.38 ± 0.34 ^a	20.67 ± 4.87 ^a	2372.51 ± 86.44 ^a
DS	27.34 ± 0.67 ^c	42.77 ± 1.27 ^c	26.63 ± 1.06 ^d	96.75 ± 1.29 ^d	61.4 ± 0.115 ^c	14.35 ± 1.67 ^d	1198.25 ± 64.09 ^d
DS + Auras®	28.78 ± 0.71 ^c	43.67 ± 1.58 ^c	32.86 ± 2.05 ^c	105.31 ± 1.46 ^c	62.83 ± 0.26 ^c	17.19 ± 1.40 ^c	1525.45 ± 90.60 ^c

4.4 DISCUSSION

The physiological and biochemical changes in response to drought stress are overly complex and involve adaptive modifications and/or deleterious effects [1]. Bio-based biostimulants, particularly those containing PGPR, have been widely investigated due to their capacity to mitigate stress in plants [7]. In this study, the commercial biostimulant Auras®, a formulated product whose active ingredient is the PGPR *Bacillus aryabhatai* strain CMAA 1363 and which also contains small amounts of humic substances and other formulation auxiliaries, demonstrated the capacity to mitigate drought-induced impairments across several physiological parameters, while simultaneously promoting beneficial responses under well-watered conditions. Recent evidence indicates that microbial formulations enriched with humic substances and compatible adjuvants and potentiate the effectiveness of inoculants by enhancing microbial establishment, root-microbe interactions, and downstream metabolic responses in plants [36, 37].

Under drought stress conditions, the decrease in RWC is directly related to the reduced water availability, whereas EL responds inversely [38]. When subjected to drought stress, maize plants exhibited a significant reduction in RWC and an increase in EL. However, plants treated with Auras® maintained RWC at levels comparable to plants under well-watered conditions, while EL was significantly reduced.

In addition to increased EL, another symptom of oxidative stress is chlorophyll degradation [39]. Maize plants subjected to drought stress without Auras® exhibited alterations in chlorophyll *a* and *b*, leading to molecular degradation. However, drought-stressed plants treated with Auras®, chlorophyll *a* and *b* levels remained comparable to those in well-watered plants, indicating the preservation of chlorophyll molecules [38].

Proline accumulation is also a typical response of plants under stress conditions, contributing to stress reduction [40]. Proline plays a role in osmoregulation and reactive oxygen species (ROS) control, aiding in the protection of cellular and subcellular structures [41]. However, moderate levels of proline may also indicate a lower intensity of stress [42]. In wheat plants under adverse conditions, inoculation with *B. aryabhatai* reduced proline content [13]. In this study, Auras®-treated plants under drought exhibited lower proline accumulation compared to untreated stressed plants, suggesting stress mitigation.

The increase in antioxidant enzyme activity represents a typical adaptive response to drought stress, playing a key role in the regulation of ROS [9]. Treatment with Auras® enhanced SOD, CAT, and APX activities relative to untreated drought-stressed plants, reflecting improved oxidative balance. Similar findings were reported in maize plants inoculated with *B. aryabhatai* under salt stress conditions [10].

According to [43], PGPR inoculation can induce the expression of genes associated with the antioxidant defense system. This response may be linked to improved efficiency in the detoxification of singlet oxygen ($O_2^{\bullet}$) and hydrogen peroxide (H_2O_2) – considering the action of the antioxidant enzymes evaluated [44] – thus contributing to the maintenance of cellular membrane integrity and preservation of the photosynthetic apparatus.

The improved root system of Auras®-treated plants likely contributed to higher RWC, lower EL, chlorophyll protection, reduced proline levels, and increased antioxidant activity. Enhanced root development has been reported in maize and other crops treated with *B. aryabhatai* [14]. This effect occurs because the PGPR facilitates the production of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) deaminase and indole-3-acetic acid (IAA), leading to decreased ethylene levels and enhanced root and shoot growth [45]. As a result of these beneficial alterations, there is improved efficiency in converting light energy into chemical energy, as observed through the chlorophyll *a* transient fluorescence parameters.

Plants under drought stress without Auras® exhibited increases in points K and J of the OKJIP transient chlorophyll *a* fluorescence curve. The rise in point K indicates a disturbance in the OEC [33]. Under well-watered conditions, Auras®-treated plants showed increases starting from point J of the curve. The increase in points J–P is highly indicative of

plastoquinone (P_Q) reduction due to electron transport [46], while the increase in fluorescence at points J–I and I–P is typically attributed to improvements in the oxidation of the P_Q pool [47] and an increase in the number of reaction centers of photosystem I (PSI) [48], respectively.

Regarding the phenomenological flux per cross-section of PSII, which essentially refers to the photon capture areas by light-absorbing pigments in PSII antenna complexes [32], a marked influence of Auras® was observed in plants maintained under well-watered conditions. The PGPR inoculation resulted in enhanced cross-sectional flux parameters for ABS/CS, TR_0 /CS, and ET_0 /CS, as well as the Q_A flux to the final PSI acceptors per cross-section (RE_0 /CS), and also increased DI_0 /CS, which may indicate a higher energy flux.

Similarly, buckwheat plants treated with *Ecklonia maxima* and *Bacillus subtilis* exhibited higher ABS/RC per PSII and greater energy capture (TR_0 /RC), as well as an increase in DI_0 /RC not captured by PSII reaction centers [37]. With the increase in phenomenological flux per cross-section, there is a corresponding rise in the efficiency of the photosynthetic apparatus. *B. subtilis* enhances the photosynthetic capacity of *Arabidopsis* by increasing the efficiency of light energy conversion and improving the photosynthetic apparatus [49], as also observed in this study, characterized by an improvement in cross-section flux.

However, the opposite occurs under drought stress, given the damage inflicted on the photosynthetic apparatus [5]. Drought stress without PGPR negatively affected performance indices (PIabs and PIcs), resulting in significantly reduced values, indicating severe damage to photosystem II (PSII) [50]. PIabs and PIcs are highly sensitive parameters to any disturbances in the photosynthetic apparatus under drought stress conditions [51]. The decrease in PIabs and PIcs suggests a reduction in energy conservation efficiency during the electron transport process through absorbed light [52] and a decline in cross-section performance [53], respectively. Along with performance indices, DFabs is described as a plant vitality index, with its decline associated with severe stress conditions [54], as observed in non-inoculated plants.

Other parameters of chlorophyll *a* transient fluorescence are also strongly influenced by drought stress, particularly the OEC, where water molecules are split, releasing electrons and molecular oxygen [33]. The OEC is the most sensitive component of the photosynthetic apparatus to abiotic stress [55]. Similar to the OEC, higher values of RC/ABS indicate a healthier photosynthetic apparatus, suggesting a lower density of reaction centers relative to the absorbed energy [56].

Notably, plants inoculated with Auras® exhibited PIabs, PIcs, DFabs, OEC, and RC/ABS values comparable to those of well-watered plants, indicating stress mitigation induced by the PGPR — possibly associated with enhanced antioxidant enzyme activity. Similarly, rice plants inoculated with *B. aryabhattai* and subjected to salt stress also showed increased photochemical efficiency and heightened antioxidant enzyme activity [57]. Even under well-watered conditions, the effect of the biostimulant was evident, improving all the aforementioned parameters and outperforming all other treatments.

Drought stress also exerts a strong influence on plant development [6]. Plants without Auras® experienced more severe detrimental effects from drought stress on morpho-agronomic parameters. Conversely, the negative effects of drought stress were mitigated by the biostimulant application, with the most significant beneficial changes observed in leaf area and root dry mass. Similar results have been reported in sugarcane plants under drought stress associated with *B. aryabhattai* strain CMAA 1363 where enhanced aerial and root growth was observed [14]. This effect can be reasonably attributed to the microbial degradation of ethylene precursors in the rhizosphere, which promotes deeper root system development for improved water and nutrient uptake under drought stress, in addition to the improvements reported in this study, such as increased RWC, enhanced antioxidant enzyme activity, improved photosynthetic efficiency, and reduced EL. Consequently, greater amounts of dry matter were allocated to the aerial parts of the plants [14].

However, in this study, the most significant beneficial effects of Auras® were observed in plants under well-watered conditions. This is because various factors play a crucial role in

ensuring the effective and productive activity of PGPR, including a certain level of soil moisture [58]. *B. aryabhatai* can influence the production of hormones such as IAA and gibberellins [45], which in turn affect the plant's physiological status [59] and consequently its development [15]. This explains the pronounced effect of this biostimulant on morpho-agronomic parameters in this study. The increased root and shoot development in soybean plants has also been attributed to inoculation with *B. aryabhatai*, as it enhances the levels of these hormones [60].

Similarly, maize plants inoculated with *B. aryabhatai* exhibited greater shoot and, more notably, root development, characterized by increased root length, surface area, and total volume, which contributed to improved nutrient uptake [12]. Maize plants under well-watered conditions treated with Auras® exhibited enhancements in morpho-agronomic parameters, particularly in the root system, which resulted in higher productivity [17]. Therefore, the strong effect of this biostimulant on root system development becomes evident.

Based on the findings of this study, it is evident that treatment with Auras® elicited significant beneficial effects under both drought stress and well-watered conditions. Notably, improvements were observed in membrane integrity, osmotic regulation, maintenance of the photosynthetic apparatus, and morpho-agronomic development under water deficit. Under optimal water availability, the growth-promoting effects were even more pronounced, likely due to enhanced plant metabolic activity and more efficient rhizobacterial performance in soils with higher moisture content. These results highlight the potential of Auras® as a promising biotechnological tool to improve crop resilience and productivity under adverse environmental conditions.

4.5 CONCLUSIONS

Through enhancements in root system architecture, Auras® attenuates the adverse effects of drought stress in maize plants. This is evidenced by increased relative water content (RWC), reduced proline accumulation, elevated antioxidant enzyme activity, and the preservation of both cellular membrane integrity and chlorophyll molecules.

As a consequence of chlorophyll molecule preservation, this biostimulant plays a crucial role in maintaining the oxygen-evolving complex (OEC), while improving light absorption efficiency and the subsequent conversion of light energy into chemical energy. These beneficial physiological and biochemical modifications contribute to improved morpho-agronomic traits, particularly enhancing leaf area expansion.

Under well-watered conditions, Auras® also promotes maize growth, primarily by stimulating root system development. Additionally, it enhances photochemical efficiency, with a notable impact on energy fluxes per excited cross-section.

4.6 REFERENCES

1. Ahluwalia, O., Singh, P.C., and Bhatia, R., A review on drought stress in plants: implications, mitigation and the role of plant growth promoting rhizobacteria, *Resour. Environ. Sustain.*, 2021, vol. 5, p. 100032. <https://doi.org/10.1016/j.resenv.2021.100032>
2. Sheoran, S., Kaur, Y., Kumar, S., Shukla, S., Rakshit, S., and Kumar, R., Recent advances for drought stress tolerance in maize (*Zea mays* L.): Present status and future prospects, *Front. Plant Sci.*, 2022, vol. 13, p. 872566. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.872566>
3. Kim, K.-H. and Lee, B.-M., Effects of climate change and drought tolerance on maize growth, *Plants*, 2023, vol. 12, p. 3548. <https://doi.org/10.3390/plants12203548>
4. FAOSTAT, Food and agriculture data, Rome: FAO, 2023. <https://www.fao.org/faostat>
5. Zhang, R.H., Zhang, X.H., Camberato, J.J., and Xue, J.Q., Photosynthetic performance of maize hybrids to drought stress, *Russ. J. Plant Physiol.*, 2015, vol. 62, p. 788. <https://doi.org/10.1134/S1021443715060187>
6. Anjum, S., Ashraf, U., Zohaib, A., Tanveer, M., Naeem, M., Ali, I., Tabassum, T., and Nazir, U., Growth and developmental responses of crop plants under drought stress: a review, *Žemdirbystė-Agric.*, 2017, vol. 104, p. 267. <https://doi.org/10.13080/z-a.2017.104.034>

7. Bouremani, N., Cherif-Silini, H., Silini, A., Bouket, A.C., Luptakova, L., Alenezi, F.N., Baranov, O., and Belbahri, L., Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): a rampart against the adverse effects of drought stress, *Water*, 2023, vol. 15, p. 418. <https://doi.org/10.3390/w15030418>
8. Chieb, M. and Gachomo, E.W., The role of plant growth promoting rhizobacteria in plant drought stress responses, *BMC Plant Biol.*, 2023, vol. 23, p. 1. <https://doi.org/10.1186/s12870-023-04403-8>
9. Voccianti, M., Grifoni, M., Fusini, D., Petruzzelli, G., and Franchi, E., The role of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) in mitigating plant environmental stresses, *Appl. Sci.*, 2022, vol. 12, p. 1231. <https://doi.org/10.3390/app12031231>
10. Abiala, M., Sadhukhan, A., and Sahoo, L., Isolation and characterization of stress-tolerant *Priestia* species from cowpea rhizosphere under drought and nutrient deficit conditions, *Curr. Microbiol.*, 2023, vol. 80, p. 140. <https://doi.org/10.1007/s00284-023-03246-8>
11. Azeem, M.A., Khan, S., Ali, F., Ahmad, S., Rahim, G., Iftikhar, M., Iqbal, M., Aljaloud, R.S., Alarjani, K.M., and Chaudhary, H.J., Halotolerant *Bacillus aryabhattai* strain PM34 mitigates salinity stress and enhances the physiology and growth of maize, *J. Plant Growth Regul.*, 2024, article. <https://doi.org/10.1007/s00344-024-11456-y>
12. Deng, C., Zhang, N., Liang, X., Huang, T., and Li, B., *Bacillus aryabhattai* LAD impacts rhizosphere bacterial community structure and promotes maize plant growth, *J. Sci. Food Agric.*, 2022, vol. 102, p. 6650. <https://doi.org/10.1002/jsfa.12032>
13. Farahat, M.G., Mahmoud, M.K., Youseif, S.H., Saleh, S.A., and Kamel, Z., Alleviation of salinity stress in wheat by ACC deaminase-producing *Bacillus aryabhattai* EWR29 with multifarious plant growth promoting attributes, *Plant Arch.*, 2020, vol. 20, p. 417. <https://doi.org/10.5281/zenodo.4038012>
14. May, A., Moreira, B.R.A., Mascarin, G.M., Viana, R.S., Santos, M.S., Silva, E.H.F.M., Ramos, N.P., and Melo, I.S., Induction of drought tolerance by inoculation of *Bacillus aryabhattai* on sugarcane seedlings, *Científica*, 2019, vol. 47, p. 400. <https://doi.org/10.15361/1984-5529.2019v47n4p400-410>
15. Mun, B.-G., Hussain, A., Park, Y.-G., Kang, S.-M., Lee, I.-J., and Yun, B.-W., The PGPR *Bacillus aryabhattai* promotes soybean growth via nutrient and chlorophyll maintenance and the production of butanoic acid, *Front. Plant Sci.*, 2024, vol. 15, p. 1341993. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1341993>
16. Devi, N.S.A., Kumutha, K., Anandham, R., and Krishnamoorthy, R., Induction of moisture stress tolerance by *Bacillus* and *Paenibacillus* in pigeon pea, *3 Biotech*, 2021, vol. 11, p. 355. <https://doi.org/10.1007/s13205-021-02901-w>
17. Fuga, C.A.G., Caixeta, G.A.N., Caixeta, C.F., and Melo, I.S., Growth promotion in maize (*Zea mays* L.) by *Bacillus aryabhattai* strain CMAA 1363, *Rev. Bras. Ciênc. Agrárias*, 2023, vol. 18, p. e3340. <https://doi.org/10.5039/agraria.v18i3a3340>
18. Sousa, H.C., Sousa, G.G., Viana, T.V.A., Pereira, A.P.A., Lessa, C.I.N., Souza, M.V.P., Guilherme, J.M.S., Goes, G.F., Alves, F.G.S., Gomes, S.P., and Silva, F.D.B., *Bacillus aryabhattai* mitigates the effects of salt and water stress on the agronomic performance of maize under an agroecological system, *Agriculture*, 2023, vol. 13, p. 1150. <https://doi.org/10.3390/agriculture13061150>
19. Santos, V.P., Fernandes, P.D., Melo, A.S., Sobral, L.F., Brito, M.E.B., Dantas, J.D.M., and Bonfim, L.V., Fertirrigação da bananeira cv. Prata-Anã com N e K em um argissolo vermelho-amarelo, *Rev. Bras. Frutic.*, 2009, vol. 31, p. 567. <https://doi.org/10.1590/S0100-29452009000200035>
20. Santos, H.G., Jacomine, P.K.T., Anjos, L.H.C., Oliveira, V.A., Lumberras, J.F., Coelho, M.R., Almeida, J.A., Araujo Filho, J.C., Oliveira, J.B., and Cunha, T.J.F., *Sistema Brasileiro de Classificação de Solos*, Brasília: Embrapa, 2018.

21. Sobral, L.F., Viegas, P.R.A., Siqueira, O.J.W., Anjos, J.L., Barretto, M.C.V., and Gomes, J.B., *Recomendação para o uso de corretivos e fertilizantes no estado de Sergipe*, Aracaju: Embrapa Tabuleiros Costeiros, 2007.
22. Kavamura, V.N., Santos, S.N., Taketani, R.G., Vasconcellos, R.L.F., and Melo, I.S., Draft genome sequence of plant growth-promoting drought-tolerant *Bacillus* sp. strain CMAA 1363 isolated from the Brazilian Caatinga Biome, *Genome Announc.*, 2017, vol. 5, p. e01534-16. <https://doi.org/10.1128/genomea.01534-16>
23. Barrs, H.D. and Weatherley, P.E., A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves, *Aust. J. Biol. Sci.*, 1962, vol. 15, p. 413. <https://doi.org/10.1071/BI9620413>
24. Scotti-Campos, P. and Thu Phan Thi, A., Effect of abscisic acid pretreatment on membrane leakage and lipid composition of *Vigna unguiculata* leaf discs subject to osmotic stress, *Plant Sci.*, 1997, vol. 130, p. 11. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(97\)00199-4](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(97)00199-4)
25. Cancellier, E.P., Silva, J., Santos, M.M., Siebeneichler, S.C., and Fidelis, R.R., Índices de clorofila em partes da planta de arroz de terras altas, *Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável*, 2013, vol. 8, p. 199.
26. Schlichting, A., Bonfim-Silva, E., Silva, M., Pietro-Souza, W., Silva, T., and Farias, L., Efficiency of portable chlorophyll meters in assessing the nutritional status of wheat plants, *Rev. Bras. Eng. Agríc. Ambient.*, 2015, vol. 19, p. 1148. <https://doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v19n12p1148-1151>
27. Bates, L.S., Waldren, R.P., and Teare, I.D., Rapid determination of free proline for water-stress studies, *Plant Soil*, 1973, vol. 39, p. 205. <https://doi.org/10.1007/BF00018060>
28. Beauchamp, C. and Fridovich, I., Superoxide dismutase: improved assays and an assay applicable to acrylamide gels, *Anal. Biochem.*, 1971, vol. 44, p. 276. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(71\)90370-8](https://doi.org/10.1016/0003-2697(71)90370-8)
29. Nakano, Y. and Asada, K., Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts, *Plant Cell Physiol.*, 1981, vol. 22, p. 867. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a076232>
30. Chance, B. and Maehly, A.C., Assay of catalases and peroxidases, *Methods Enzymol.*, 1955, p. 764. [https://doi.org/10.1016/S0076-6879\(55\)02300-8](https://doi.org/10.1016/S0076-6879(55)02300-8)
31. Dinis, L.-T., Ferreira, H., Pinto, G., Bernardo, S., Correia, C.M., and Moutinho-Pereira, J., Kaolin-based, foliar reflective film protects Photosystem II structure and function in grapevine leaves exposed to heat and high solar radiation, *Photosynthetica*, 2016, vol. 54, p. 47. <https://doi.org/10.1007/s11099-015-0156-8>
32. Stirbet, A., Lazár, D., Kromdijk, J., and Govindjee, G., Chlorophyll a fluorescence induction: Can just a one-second measurement be used to quantify abiotic stress responses?, *Photosynthetica*, 2018, vol. 56, p. 86. <https://doi.org/10.1007/s11099-018-0770-3>
33. Chen, S., Yang, J., Zhang, M., Strasser, R.J., and Qiang, S., Classification and characteristics of heat tolerance in *Ageratina adenophora* populations using fast chlorophyll a fluorescence rise O-J-I-P, *Environ. Exp. Bot.*, 2016, vol. 122, p. 126. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.09.011>
34. Silva, R.S., Campos, H.D., Ribeiro, L.M., Braz, G.B.P., Magalhães, W.B., and Bueno, J.N., Danos na cultura do milho em função da redução de área foliar por desfolha artificial e por doenças, *Summa Phytopathol.*, 2020, vol. 46, p. 313. <https://doi.org/10.1590/0100-5405/231093>
35. Bhering, L.L., Rbio: a tool for biometric and statistical analysis using the R platform, *Crop Breed. Appl. Biotechnol.*, 2017, vol. 17, p. 187. <https://doi.org/10.1590/1984-70332017v17n2s29>
36. Silva, M.S.R.A., Santos, B.M.S., Silva, C.S.R.A., Silva, C.S.R.A., Antunes, L.F.S., Santos, R.M., Santos, C.H.B., and Rigobelo, E.C., Humic substances in combination with

- plant growth-promoting bacteria as an alternative for sustainable agriculture, *Front. Microbiol.*, 2021, vol. 12, p. 719653. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.719653>
37. Witkowicz, R., Skrzypek, E., Gleń-Karolczyk, K., Krupa, M., Biel, W., Chłopicka, J., and Galanty, A., Effects of application of plant growth promoters, biological control agents and microbial soil additives on photosynthetic efficiency and yield of common buckwheat (*Fagopyrum esculentum*), *Biol. Agric. Hortic.*, 2021, vol. 37, p. 234. <https://doi.org/10.1080/01448765.2021.1918579>
 38. Jungklang, J., Saengnil, K., and Uthaibutra, J., Effects of water-deficit stress and paclobutrazol on growth, relative water content, electrolyte leakage, proline content and antioxidant changes in *Curcuma alismatifolia* cv. Chiang Mai Pink, *Saudi J. Biol. Sci.*, 2017, vol. 24, p. 1505. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2015.09.017>
 39. García-Caparrós, P., De Filippis, L., Gul, A., Hasanuzzaman, M., Ozturk, M., Altay, V., and Lao, M.T., Oxidative stress and antioxidant metabolism under adverse environmental conditions: a review, *Bot. Rev.*, 2021, vol. 87, p. 421. <https://doi.org/10.1007/s12229-020-09231-1>
 40. Ozturk, M., Turkyilmaz Unal, B., García-Caparrós, P., Khursheed, A., Gul, A., and Hasanuzzaman, M., Osmoregulation and its actions during drought stress in plants, *Physiol. Plant.*, 2021, vol. 172, p. 1321. <https://doi.org/10.1111/ppl.13297>
 41. Hosseinifard, M., Stefaniak, S., Ghorbani Javid, M., Soltani, E., Wojtyla, Ł., and Garnczarska, M., Contribution of exogenous proline to abiotic stress tolerance in plants: a review, *Int. J. Mol. Sci.*, 2022, vol. 23, p. 5186. <https://doi.org/10.3390/ijms23095186>
 42. Patanè, C., Cosentino, S.L., Romano, D., and Toscano, S., Relative water content, proline, and antioxidant enzymes in leaves of long shelf-life tomatoes under drought stress and rewatering, *Plants*, 2022, vol. 11, p. 3045. <https://doi.org/10.3390/plants11223045>
 43. Ha-Tran, D.M., Nguyen, T.T.M., Hung, S.-H., Huang, E., and Huang, C.-C., Roles of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) in stimulating salinity stress defense in plants: a review, *Int. J. Mol. Sci.*, 2021, vol. 22, p. 3154. <https://doi.org/10.3390/ijms22063154>
 44. Rajput, V.D., Harish, Singh, R.K., Verma, K.K., Sharma, L., Quiroz-Figueroa, F.R., Meena, M., Gour, V.S., Minkina, T., Sushkova, S., and Mandzhieva, S., Recent developments in enzymatic antioxidant defence mechanism in plants with special reference to abiotic stress, *Biology*, 2021, vol. 10, p. 267. <https://doi.org/10.3390/biology10040267>
 45. Ngangom, I., Nisha, M.M., Kumar, S.S., Ravindra, K.V., Tewari, L., and Sushmitha, S., Role of *Bacillus aryabhattai* in plant growth and development, *Agric. Sci. Dig.*, 2019, vol. 39, p. 46. <https://doi.org/10.18805/ag.D-4723>
 46. Ferroni, L., Živčák, M., Kovar, M., Colpo, A., Pancaldi, S., Allakhverdiev, S.I., and Brestič, M., Fast chlorophyll a fluorescence induction (OJIP) phenotyping of chlorophyll-deficient wheat suggests that an enlarged acceptor pool size of Photosystem I helps compensate for a deregulated photosynthetic electron flow, *J. Photochem. Photobiol. B*, 2022, vol. 234, p. 112549. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2022.112549>
 47. Živčák, M., Kalaji, H.M., Shao, H.B., Olsovska, K., and Brestič, M., Photosynthetic proton and electron transport in wheat leaves under prolonged moderate drought stress, *J. Photochem. Photobiol. B: Biol.*, 2014, vol. 137, p. 107. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2014.01.007>
 48. Zhang, H., Xie, X., Kim, M.S., Korniyev, D.A., Holaday, S., and Paré, P.W., Soil bacteria augment *Arabidopsis* photosynthesis by decreasing glucose sensing and abscisic acid levels in planta, *Plant J.*, 2008, vol. 56, p. 264. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2008.03593.x>
 49. Bhatt, U., Sharma, S., Kalaji, H.M., Strasser, R.J., Chomontowski, C., and Soni, V., Sunlight-induced repair of photosystem II in moss *Semibarbula orientalis* under

- submergence stress, *Funct. Plant Biol.*, 2023, vol. 50, p. 777. <https://doi.org/10.1071/FP23073>
50. Umar, M. and Siddiqui, Z.S., Fluorescence assessment of sunflower genotypes against drought stress environment, *Pak. J. Bot.*, 2020, vol. 52, p. 1. [https://doi.org/10.30848/PJB2020-4\(29\)](https://doi.org/10.30848/PJB2020-4(29))
 51. Lee, K.-C., Kweon, H., Sung, J.-W., Kim, Y.S., Song, Y.G., Cha, S., and Koo, N., Physiological response analysis for the diagnosis of drought and waterlogging damage in *Prunus yedoensis*, *For. Sci. Technol.*, 2022, vol. 18, p. 14. <https://doi.org/10.1080/21580103.2022.2035829>
 52. Fernandes, M.M., Oliveira, C.M., Silva, A.J., Junior, L.F.G.O., Fontes, P.T.N., Fernandes, M.R.M., Oliveira, D.D.S., Santos, C., Filho, R.N.A., Filho, R.R.G., Piscoya, V.C., Piscoya, T.O.F., and Filho, M.C., The inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi improved ecophysiological and growth parameters of *Schinus terebinthifolius* and *Caesalpinia ferrea* in degraded mining sites, *Environ. Challenges*, 2021, vol. 4, p. 100181. <https://doi.org/10.1016/j.envc.2021.100181>
 53. Song, Y.G., Hwang, J.E., An, J., Kim, P.B., Park, H.B., Park, H.J., Kim, S., Lee, C.W., Lee, B.D., Kim, N.Y., and Lee, K.C., The growth and physiological characteristics of the endangered CAM plant *Sedirea japonica* under drought and climate change scenarios, *Forests*, 2022, vol. 13, p. 1823. <https://doi.org/10.3390/f13111823>
 54. Gupta, R., Manganese repairs the Oxygen-Evolving Complex (OEC) in maize during seawater vulnerability, *J. Soil Sci. Plant Nutr.*, 2020, vol. 20, p. 1387. <https://doi.org/10.1007/s42729-020-00220-2>
 55. Meng, L.L., Song, J.F., Wen, J., Zhang, J., and Wei, J.H., Effects of drought stress on fluorescence characteristics of Photosystem II in leaves of *Plectranthus scutellarioides*, *Photosynthetica*, 2016, vol. 54, p. 414. <https://doi.org/10.1007/s11099-016-0191-0>
 56. Siddika, A., Rashid, A.A., Khan, S.N., Khatun, A., Karim, M.M., Prasad, P.V.V., and Hasanuzzaman, M., Harnessing plant growth-promoting rhizobacteria, *Bacillus subtilis* and *B. aryabhattai*, to combat salt stress in rice, *Front. Plant Sci.*, 2024, vol. 15, p. 1419764. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1419764>
 57. Qu, Q., Zhang, Z., Peijnenburg, W.J.G.M., Liu, W., Lu, T., Hu, B., Chen, J., Chen, J., Lin, Z., and Qian, H., Rhizosphere microbiome assembly and its impact on plant growth, *J. Agric. Food Chem.*, 2020, vol. 68, p. 5024. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.0c00073>
 58. Costa-Santos, M., Mariz-Ponte, N., Dias, M.C., Moura, L., Marques, G., and Santos, C., Effect of *Bacillus* spp. and *Brevibacillus* sp. on the photosynthesis and redox status of *Solanum lycopersicum*, *Horticulturae*, 2021, vol. 7, p. 24. <https://doi.org/10.3390/horticulturae7020024>
 59. Park, Y.-G., Mun, B.-G., Kang, S.-M., Hussain, A., Shahzad, R., Seo, C.-W., Kim, A.-Y., Lee, S.-U., Oh, K.Y., Lee, D.Y., Lee, I.-J., and Yun, B.-W., *Bacillus aryabhattai* SRB02 tolerates oxidative and nitrosative stress and promotes the growth of soybean by modulating the production of phytohormones, *PLoS One*, 2017, vol. 12, p. e0173203. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0173203>

5. ARTIGO 2

***Bacillus aryabhattai* CEPA CMAA 1363 MITIGA O ESTRESSE POR DEFICIÊNCIA HÍDRICA DURANTE A FASE VEGETATIVA DO MILHO E AUMENTA A PRODUTIVIDADE PÓS-ESTRESSE**

Artigo formatado de acordo com as normas do periódico *Plant Physiology Reports*

Status do artigo: Em revisão

Fator de Impacto: 1.6

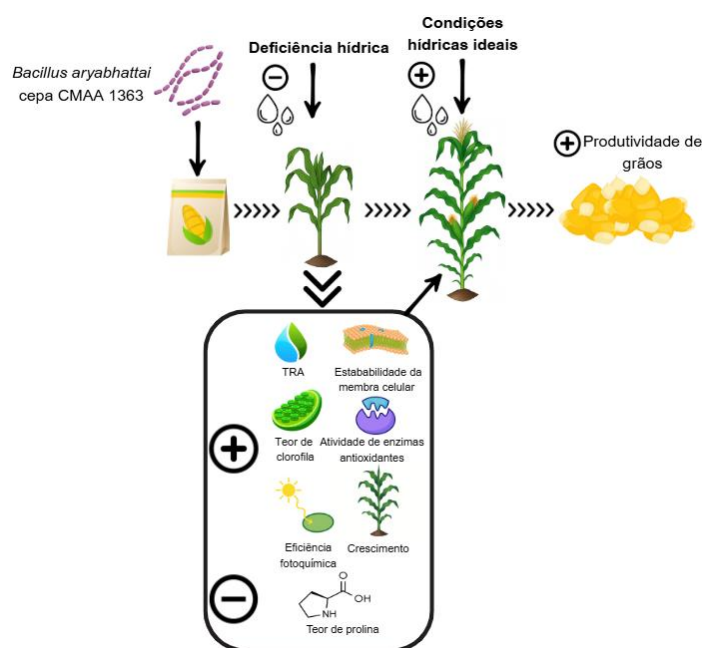
Qualis: A3

RESUMO

O milho (*Zea mays* L.) é bastante suscetível ao estresse por deficiência hídrica durante a fase vegetativa, o que pode levar a perdas significativas de produtividade em fases de crescimento posteriores. A inoculação com a cepa CMAA 1363 de *Bacillus aryabhattai* tem se mostrado uma estratégia promissora para mitigar o estresse por deficiência hídrica em diversas culturas. Este estudo teve como objetivo mitigar o estresse por deficiência hídrica durante a fase vegetativa do milho por meio da inoculação com *B. aryabhattai* cepa CMAA 1363 e avaliar seus efeitos subsequentes na produtividade da cultura após a recuperação do estresse. O experimento foi conduzido na fazenda experimental do Campus Rural da Universidade Federal de Sergipe, Sergipe, Brasil. Foram avaliados o teor relativo de água (TRA), o extravasamento de eletrólitos (EE), os índices de clorofila, a fluorescência transiente da clorofila *a* (OKJIP), o teor de prolina e a atividade das enzimas antioxidantes – superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT) e ascorbato peroxidase (APX) – bem como parâmetros morfoagronômicos e produtivos. A inoculação com a *B. aryabhattai* cepa CMAA 1363 mostrou-se eficaz na mitigação do estresse por deficiência hídrica, demonstrada pelo aumento do TRA e atividade da CAT e da APX, redução do EE e do teor de prolina, e proteção do aparato fotossintético, incluindo a preservação das moléculas de clorofila e melhorias no complexo de evolução de oxigênio (OEC), centros de reação do PSII (RC/ABS e RC/CS) e índices de performance (PIabs e PIcs). Essas melhorias fisiológicas resultaram em melhores características morfoagronômicas e aumento da produtividade de grãos. Portanto, *B. aryabhattai* cepa CMAA 1363 promoveu melhorias fisiológicas que se refletiram em melhores características morfoagronômicas e maior produtividade de grãos, atuando na modulação de múltiplos mecanismos de resposta ao estresse e contribuindo para a manutenção do desempenho produtivo na fase reprodutiva, mesmo após a ocorrência de deficiência hídrica na fase vegetativa.

Palavras-chave: Parâmetros ecofisiológicos · Enzimas antioxidantes · Estresse por deficiência hídrica · Rizobactérias promotoras do crescimento vegetal · Recuperação pós-estresse · *Zea mays* L.

Resumo gráfico:



5.1 Introdução

O milho (*Zea mays* L.) é a cultura mais produzida no mundo, com uma produção de grãos superior a 1,24 bilhão de toneladas (FAOSTAT, 2023). No entanto, sua produtividade é significativamente afetada por condições climáticas adversas, particularmente o estresse por deficiência hídrica (Sah et al., 2020), um fenômeno que se tornou cada vez mais frequente devido ao avanço das mudanças climáticas (Choudhary et al., 2020).

A resposta do milho ao estresse por deficiência hídrica varia dependendo da ocorrência e intensidade da deficiência hídrica (Ning et al., 2020). O estresse severo durante a fase vegetativa pode inibir substancialmente o crescimento do milho, reduzindo a produtividade; todavia, um estresse por deficiência hídrica moderado durante essa fase pode não necessariamente comprometer a produtividade (Song, Jin e He, 2019).

As perdas de produtividade induzidas pela seca estão principalmente associadas a uma série de respostas fisiológicas adversas. Estas incluem danos à membrana celular, diminuição do teor de clorofila, menor teor relativo de água (TRA) nas folhas e comprometimento da eficiência fotoquímica, incluindo danos ao complexo de evolução de oxigênio (OEC) (Cai et al., 2020). No entanto, várias estratégias têm sido propostas para neutralizar os efeitos adversos da deficiência hídrica nas culturas (Zia et al., 2021).

O uso de rizobactérias promotoras do crescimento vegetal (PGPR) como inoculantes bacterianos é uma técnica biotecnológica promissora para mitigar os efeitos de estresse (Ahluwalia, Singh e Bhatia, 2021). Em condições de estresse, as PGPR podem aumentar a tolerância à seca por meio de diferentes mecanismos, incluindo o aumento da atividade antioxidante de enzimas como superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT) e ascorbato peroxidase (APX), bem como a melhoria da osmorregulação (Gowtham et al., 2022). Entre elas, a PGPR *Bacillus aryabhattai* cepa CMAA 1363, originalmente isolada da rizosfera de *Cereus jamacaru* — um cacto nativo da região semiárida brasileira — demonstrou mitigar de forma eficaz o estresse por deficiência hídrica (Kavamura et al., 2017), incluindo as culturas feijão-comum (Arruda et al., 2025), cana-de-açúcar (May et al., 2019) e milho (Sousa et al., 2023).

Apesar desses avanços, as informações sobre o papel de *B. aryabhattai* cepa CMAA 1363 na mitigação da seca durante a fase vegetativa do milho — uma fase essencial para o estabelecimento da cultura e a determinação do potencial de produtividade — ainda são limitadas.

Portanto, este estudo investigou se a inoculação com *B. aryabhattai* cepa CMAA 1363 pode mitigar os efeitos negativos do estresse por deficiência hídrica durante a fase vegetativa

do milho e, ao mesmo tempo, promover uma maior produtividade pós-estresse. Nossa hipótese foi que as plantas inoculadas manteriam um melhor *status* hídrico, a preservação do aparato fotossintético e a maior atividade antioxidante, resultando em maior estabilidade de produtividade em condições de deficiência hídrica.

5.2 Material e métodos

5.2.1. Área experimental

O estudo foi conduzido de janeiro a abril de 2024 na Fazenda Experimental do Campus Rural da Universidade Federal de Sergipe, localizada em São Cristóvão, Sergipe, Brasil (10°55'27"S, 37°12'01"W). O clima do local é classificado como tropical úmido, com temperatura média anual do ar de 25,2 °C (Santos et al., 2009). O solo é classificado como Argissolo Vermelho-Amarelo, típico das planícies brasileiras (Santos et al., 2018). Os dados meteorológicos foram registrados utilizando uma estação meteorológica automática (A-409; Instituto Nacional de Meteorologia – INMET) (Fig. 1).

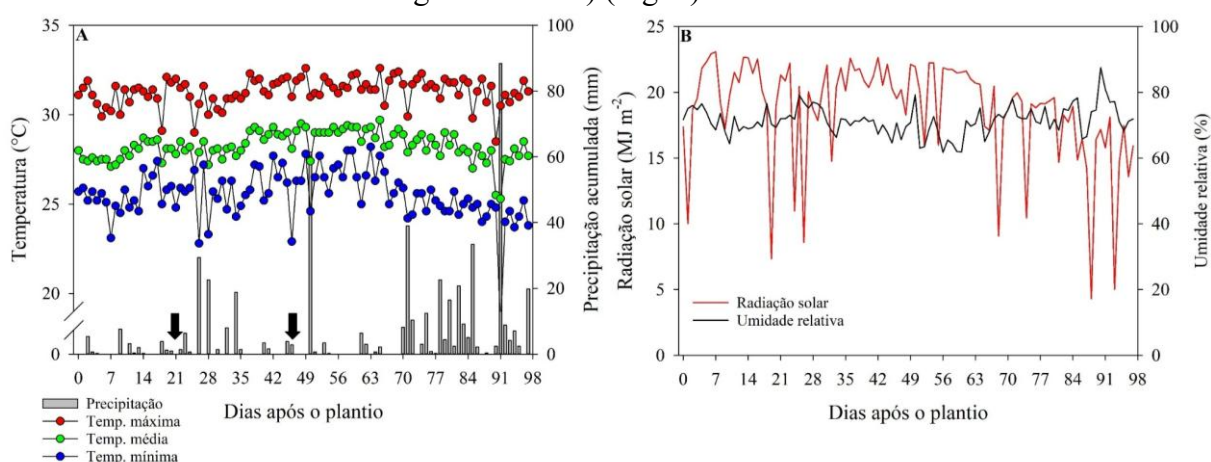


Fig. 1. Dados meteorológicos diários durante o período experimental. Temperatura e precipitação (A). Radiação solar e umidade relativa (B). As setas indicam o início e fim da imposição da deficiência hídrica.

5.2.2. Manejo da cultura

A adubação foi realizada de acordo com a análise do solo e as recomendações regionais (Sobral et al., 2007), aplicando 30 kg.ha⁻¹ de nitrogênio (ureia, 45% de N), 60 kg.ha⁻¹ de P₂O₅ (superfosfato simples, 18% de P₂O₅) e 40 kg.ha⁻¹ de K₂O (cloreto de potássio, 60% de K₂O) no plantio, seguida de uma aplicação em cobertura de 30 kg.ha⁻¹ de nitrogênio (ureia, 45% de N).

A evapotranspiração de referência (ET_o) foi determinada pelo método de Penman-Monteith (Allen et al., 1998) e o coeficiente de cultivo (K_c) para os estádios inicial, vegetativo e final foi 0,15; 1,15 e 0,50, respectivamente (Doorenbos; Kassam, 1979). De posse dos valores de ET_o e K_c, calculou-se a evapotranspiração da cultura (Allen et al., 1998) para aplicação da lâmina de irrigação (descontando-se a precipitação), conforme equação abaixo:

$$ET_c = ET_o \times K_c$$

A inoculação foi realizada utilizando o produto comercial Auras® (Embrapa e NOAA Ciência e Tecnologia Agrícola, Patos de Minas, Minas Gerais, Brasil), formulado com *B. aryabhatai* cepa CMAA 1363. A cepa é licenciada pela Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa, Jaguariúna, São Paulo, Brasil) e foi originalmente isolada da rizosfera da espécie de cacto *Cereus jamacaru*, espécie nativa do bioma Caatinga da região semiárida brasileira (Kavamura et al., 2017). As sementes de milho foram imersas na suspensão bacteriana imediatamente antes da semeadura, aplicando 4 mL kg⁻¹ de sementes, conforme recomendado pelo fabricante. A PGPR é classificada como inoculante, com concentração de 1 × 10⁸ UFC mL⁻¹.

Foi utilizado o milho híbrido Feroz Viptera 3, indicado para produção de grãos, adotando-se uma densidade de plantio de aproximadamente 71.428 plantas ha⁻¹ (espaçamento entre linhas de 0,7 m e espaçamento entre plantas de 0,2 m). Para garantir um estande adequado, foram semeadas 10 sementes por metro linear. O manejo fitossanitário seguiu as recomendações específicas para a cultura, incluindo a aplicação de 154 mL de glifosato diluído em 10 L de solução para controle de plantas daninhas e 10 mL de deltametrina por 10 L de solução de pulverização para controle de pragas.

Aos 15 dias após o plantio (DAP), foi realizado o desbaste, mantendo-se a planta mais vigorosa a cada 0,2 m.

5.2.3. Delineamento experimental e tratamentos

Foi adotado um delineamento em blocos completos casualizados (DBC), utilizando um arranjo de parcelas subdivididas no espaço, com quatro repetições por tratamento. O fator da parcela principal consistiu nos tratamentos de disponibilidade hídrica — condições hídricas ideais (100% ETc) e estresse por deficiência hídrica (50% ETc) — enquanto o fator da subparcela consistiu na presença ou ausência de inoculação com *B. aryabhattai*. Logo, resultou-se em quatro tratamentos: condições hídricas ideais (WW, do inglês *well-watered*), condições hídricas ideais + *B. aryabhattai* (WW + *B. aryabhattai*), estresse por deficiência hídrica (DS, do inglês *drought stress*) e estresse por deficiência hídrica + *B. aryabhattai* (DS + *B. aryabhattai*).

A partir dos 21 DAP (fase fenológica V4), uma vez que as plantas estavam estabelecidas, os tratamentos de estresse por deficiência hídrica foram impostos e mantidos até o final da fase vegetativa, totalizando 25 dias de estresse (fase fenológica VT). Nenhum estresse por deficiência hídrica foi aplicado durante a fase reprodutiva da cultura.

Os blocos foram espaçados a 2 m de distância e continham quatro parcelas, cada uma dividida em duas subparcelas separadas por 1,5 m. Cada subparcela compreendia cinco linhas, com 4,6 m de comprimento e 0,7 m de espaçamento entre linhas, totalizando uma área de 16,1 m². A área útil correspondeu às três linhas centrais, excluindo as quatro primeiras plantas de cada extremidade, resultando em aproximadamente 9,7 m² por subparcela.

5.2.4. Análises fisiológicas e bioquímicas

As análises/coletas foram realizadas entre 11:00 e 13:00 h no terço médio da lâmina foliar da primeira folha completamente expandida (do topo do dossel para baixo) exposta à radiação solar. Para as análises destrutivas — incluindo teor relativo de água (TRA), extravasamento de eletrólitos (EE) e teor de prolina — as amostras de folhas foram coletadas e armazenadas em caixas térmicas com gelo, sendo posteriormente transferidas para o laboratório para análises adicionais. Todas as análises foram realizadas na fase fenológica V10 (aos 40 DAP, com 19 dias de imposição ao estresse) em duas plantas por parcela experimental.

5.2.4.1. Teor relativo de água (TRA)

O valor do TRA foi determinado por meio da pesagem da massa fresca (MF), massa túrgida (MT) e massa seca (MS) do tecido foliar, seguindo a equação proposta por Barrs e Weatherley (1962):

$$TRA = (MF - MS) / (MT - MS) \times 100$$

Para determinar os valores de MF, MT e MS, foram coletados dez discos foliares (8 mm de diâmetro). Os discos foram primeiramente pesados para determinar a MF; em seguida, imersos em água destilada por 24 horas para atingir a turgidez máxima. Após a imersão, a MT foi aferida. Posteriormente, as amostras foram secas em estufa a 80 °C por 24 horas para determinar a MS.

5.2.4.2. Extravasamento de eletrólitos (EE)

O extravasamento de eletrólitos (EE) foi quantificado calculando a razão entre a condutividade inicial (CI) e a condutividade final (CF), de acordo com Scotti-Campos e Thu Pham Thi (1997), utilizando a seguinte equação:

$$EE = (CI/CF) \times 100$$

Seis discos foliares (8 mm de diâmetro) foram coletados e imersos em 10 mL de água destilada em tubos de ensaio, onde permaneceram por 24 horas. Após esse período, a CI foi aferida utilizando um condutivímetro. As amostras foram então incubadas em banho-maria a 100 °C por 60 minutos. Após o resfriamento, a CF foi aferida.

5.2.4.3. Índices de clorofila

As avaliações não destrutivas dos índices de clorofila *a* e *b* foram realizadas por meio de um medidor portátil de clorofila CFL1030 (Falker, Brasil). O equipamento opera com base na absorvância da luz em três comprimentos de onda (λ): 635 nm e 660 nm (na região vermelha) e 880 nm (infravermelho). Após atravessar a folha, a luz é capturada por fotodiodos de silício, que transmitem o sinal em formato analógico. O equipamento fornece leituras de absorvância que permitem a estimativa dos teores de clorofila *a* e *b* (Barbieri Júnior et al., 2012; Cancellier et al., 2013; Schlichting et al., 2015).

5.2.4.4. Teor de prolina

O teor de prolina foi determinado seguindo o protocolo estabelecido por Bates et al. (1973). Uma amostra de tecido vegetal fresco (400 mg) foi triturada em 10 mL de ácido sulfossalicílico aquoso a 3%, posteriormente, passou por centrifugação a 4.000 rpm por 10 minutos, sendo transferido 1 mL do sobrenadante para tubos de ensaio e misturado com 2 mL de ninhidrina ácida e 2 mL de ácido acético glacial. A mistura foi resfriada a 0 °C por 1 hora para interromper a reação. Posteriormente, foram adicionados 4 mL de tolueno a cada tubo, que foi então vedado e agitado vigorosamente por 15 segundos. A absorvância da fase superior foi medida a 515 nm utilizando espectrofotômetro, com tolueno puro como branco. Os resultados foram expressos em $\mu\text{mol g}^{-1}$ de massa fresca, com base em uma curva padrão de prolina (0; 0,1; 0,2; 0,25 e 0,5 μmol).

5.2.4.5. Atividade de enzimas antioxidantes

5.2.4.5.1. Preparação das amostras

Para a determinação da atividade das enzimas antioxidantes, foi coletado e triturado em nitrogênio líquido 0,2 g de tecido fresco. Posteriormente, foram adicionados 1,5 mL de tampão de extração, composto por 100 mM de fosfato de potássio (pH 7,8), 0,1 mM de EDTA, 10 mM de ácido ascórbico e água ultrapura. A suspensão foi homogeneizada e centrifugada a 13.000×g por 10 minutos, a 4 °C, e o sobrenadante foi coletado e armazenado em freezer até a análise.

5.2.4.5.2. Determinação da atividade da superóxido dismutase (SOD)

A atividade da superóxido dismutase (SOD) foi determinada de acordo com o método descrito por Beauchamp e Fridovich (1971), com adaptações para microplacas. 10 μL de extrato enzimático foram pipetados em triplicata em placas de 96 poços, seguidos da adição de 190 μL de tampão de reação contendo 50 mM de fosfato de potássio (pH 7,8), 14 mM de L-metionina, 0,1 mM de EDTA, 75 μM de nitroazul de tetrazólio (NBT) e 2 μM de riboflavina. A placa foi mantida no escuro até a exposição à luz por 7 minutos. A absorvância foi medida a 560 nm usando um leitor de microplacas (Epoch-BioTek®). Os resultados foram expressos em unidades de SOD mg^{-1} .

5.2.4.5.3. Determinação da atividade da ascorbato peroxidase (APX)

A atividade da ascorbato peroxidase (APX) foi determinada de acordo com o protocolo de Nakano e Asada (1981), com adaptações. 9 μL de extrato enzimático diluído (1:2) foram pipetados em triplicata em placas de microtitulação, seguidos da adição de 162 μL de tampão

de reação contendo 100 mM de fosfato de potássio (pH 7,0) e 0,5 mM de ácido ascórbico. A reação foi iniciada pela adição de 9 μL de peróxido de hidrogênio (2 mM). A absorbância foi registrada a 290 nm a cada 15 segundos por 3 minutos usando um leitor de microplacas (Epoch-BioTek®). Os resultados foram expressos em unidades de APX $\text{min}^{-1} \text{mg}^{-1}$.

5.2.4.5.4. Determinação da atividade da catalase (CAT)

A atividade da catalase (CAT) foi determinada de acordo com o método descrito por Chance e Maehly (1955), com adaptações. 9 μL de extrato enzimático diluído (1:2) foram pipetados em triplicata em microplacas, seguidos da adição de 162 μL de tampão de fosfato de potássio (100 mM, pH 7,0). A reação foi iniciada pela adição de 9 μL de peróxido de hidrogênio (250 mM). A decomposição do H_2O_2 foi monitorada pela diminuição da absorbância a 240 nm, com leituras a cada 15 segundos durante 3 minutos, utilizando um leitor de microplacas (Epoch-BioTek®). Os resultados foram expressos em unidades de CAT $\text{min}^{-1} \text{mg}^{-1}$.

5.2.4.6 Fluorescência transiente da clorofila *a* (OKJIP)

Os parâmetros estruturais e funcionais dos fotossistemas e da cadeia de transporte de elétrons foram avaliados por meio da análise da fluorescência transiente da clorofila *a*. As medições foram realizadas após um período de adaptação ao escuro de 30 minutos, utilizando cliques com um fluorímetro portátil (OS-30p, Opti-Sciences Inc., EUA). A indução da fluorescência foi desencadeada pela exposição a um pulso saturante de luz ativa de 3.000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (comprimento de onda de 660 nm) por 1 segundo, aplicado uniformemente a uma área foliar de 4 mm de diâmetro (Dinis et al., 2016).

A cinética rápida da fluorescência, da fluorescência inicial (F_0) à fluorescência máxima (F_m), foi avaliada com base na curva de transiente de fluorescência OKJIP, representada pelos pontos O (50 μs), K (200 μs), J (2 ms), I (30 ms) e P (intensidade máxima de fluorescência). Parâmetros adicionais registrados incluíram o tempo para atingir a fluorescência máxima ($t(F_m)$) e a área sob a curva OKJIP (A). Com base nos dados OKJIP, foram calculados parâmetros biofísicos: M_0 (inclinação inicial aproximada da fluorescência transiente O-J), VK (fluorescência variável relativa no ponto K), OEC (complexo de evolução de oxigênio), RC/CS (densidade de centros de reação do PSII por seção transversal), RC/ABS (densidade de centros de reação do PSII por luz absorvida), Plabs (índice de performance com base na absorção), Plcs (índice de performance da seção transversal) e DFabs (força motriz baseada na absorção), utilizando equações estabelecidas no protocolo de teste (Chen et al., 2016; Stirbet et al., 2018; Strasser et al., 2010).

5.2.4.7. Parâmetros morfoagronômicos

Todos os parâmetros foram avaliados no estágio fenológico VT (quando o último ramo da panícula estava totalmente visível e os estigmas ainda não haviam emergido) utilizando cinco plantas por parcela. Os parâmetros avaliados foram altura da planta (cm), determinada da superfície do solo até a ponta da panícula com uma fita métrica; altura de inserção da espiga (cm), medida da superfície do solo até o ponto de inserção da espiga principal; diâmetro do caule (mm), medido com um paquímetro digital a uma altura padronizada de 2 cm acima do solo; e área foliar, determinada por medição direta de folhas totalmente expandidas e fisiologicamente ativas (Silva et al., 2020), utilizando a seguinte equação:

$$AF = (C \times W) \times Fc$$

Onde: C = comprimento da folha; L = largura da folha; e Fc = fator de correção para estimativa da área foliar do milho (0,7).

5.2.4.8. Componentes de produção e produtividade

Os componentes de produção foram determinados pela colheita de 10 espigas principais selecionadas aleatoriamente na área útil de cada subparcela. O comprimento da espiga (cm) foi medido como a distância entre o primeiro e o último grão na fileira de grãos mais longa,

utilizando uma fita métrica. O diâmetro da espiga (mm) foi medido com um paquímetro graduado. O número de fileiras de grãos por espiga (unidades) e o número de grãos por fileira (unidades) foram obtidos por contagem direta. O número total de grãos por espiga foi calculado multiplicando o número de fileiras pelo número de grãos por fileira. A massa do sabugo (g) foi determinada pesando o sabugo em uma balança analítica de precisão.

Todas as espigas colhidas na área útil de cada subparcela foram debulhadas manualmente, e os seguintes parâmetros foram determinados: massa de mil grãos (g), obtida pesando oito repetições de 100 grãos cada, com o valor médio multiplicado por 10, seguindo as Regras para Análise de Sementes (BRASIL, 2009); e a produtividade de grãos (kg ha^{-1}), estimada pela pesagem de todos os grãos das plantas dentro da área útil de cada subparcela em uma balança de precisão (resolução de 0,01 g), e calculada utilizando a equação:

$$P=(M/(C \times E)) \times 10.000$$

Onde: P = Produtividade de grãos; M = massa total de grãos colhidos na área amostrada (kg); C = comprimento total da fileira colhida (m); E = espaçamento entre fileiras (m).

Para ajustar os valores de massa de mil grãos e produtividade a um teor de umidade padrão de 13%, as amostras de grãos de cada subparcela foram secas em estufa a $105^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$ por 24 horas, conforme especificado pelas Regras para Análise de Sementes (BRASIL, 2009).

5.2.5. Análise estatística

Os dados foram submetidos ao teste de Shapiro-Wilk para verificação da normalidade, seguido de análise de variância (ANOVA) utilizando o teste F ($p < 0,05$). Posteriormente, as médias foram comparadas pelo teste de Tukey ($p < 0,05$), realizado utilizando o pacote estatístico *RBio* no ambiente de software R (Bhering, 2017). A plotagem dos gráficos foi realizada por meio do software SigmaPlot versão 14.0 (Systat Software Inc., San Jose, CA, EUA).

5.3 Resultados

5.3.1 Status hídrico, integridade da membrana e índices de clorofila

O estresse por deficiência hídrica proporcionou a redução do TRA e o aumento do EE (Fig. 2A-B). No entanto, a inoculação com a PGPR induziu alterações benéficas, resultando em um aumento de 8,47% no TRA e uma redução de 19,70% no EE em comparação com as plantas submetidas ao estresse por deficiência hídrica sem inoculação.

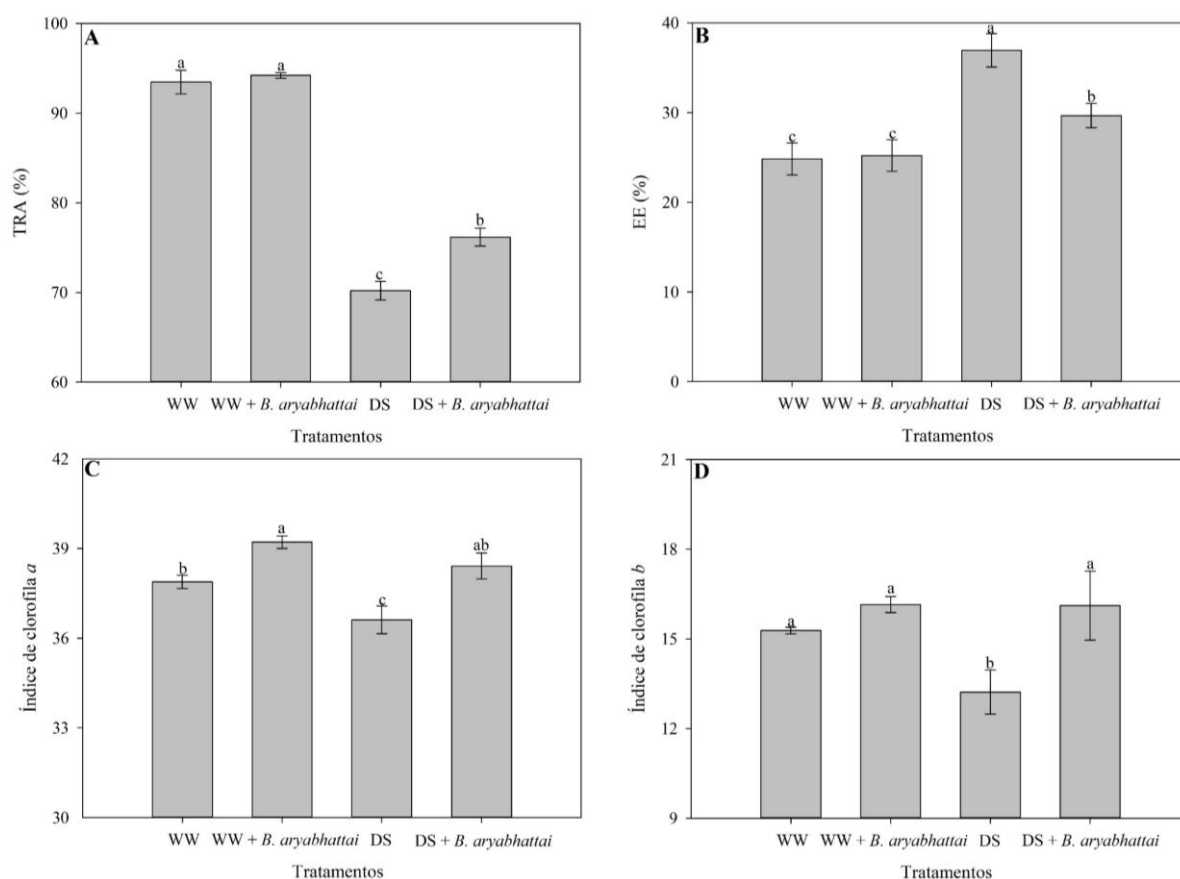


Fig. 2. Teor relativo de água (TRA) (A), extravasamento de eletrólitos (EE) (B), Índice Falker de clorofila *a* (C) e índice Falker de clorofila *b* (D) em plantas de milho durante a fase vegetativa sob dois regimes hídricos —condições hídricas ideais (WW) e deficiência hídrica (DS)— com e sem inoculação por *Bacillus aryabhattai* cepa CMAA 1363. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

Na ausência da PGPR, o estresse por deficiência hídrica promoveu a degradação da clorofila (Fig. 2C-D). Em contraste, a inoculação com *B. aryabhattai* em condições de estresse por deficiência hídrica proporcionou efeitos benéficos, com índices de clorofila comparáveis aos das plantas cultivadas em condições hídricas ideais. Em comparação com as plantas submetidas ao estresse por deficiência hídrica sem inoculação, as plantas inoculadas sob deficiência hídrica apresentaram aumentos de 4,91% e 21,88% nos índices de clorofila *a* e *b*, respectivamente.

5.3.2 Teor de prolina e atividade de enzimas antioxidantes

O estresse por deficiência hídrica aumentou o teor de prolina tanto em plantas inoculadas, quanto em não inoculadas (Fig. 3A). No entanto, em condições de estresse por deficiência hídrica, a inoculação com *B. aryabhattai* reduziu o teor de prolina em 27,99% em relação às plantas submetidas à mesma condição sem inoculação.

O estresse por deficiência hídrica induziu um aumento na atividade das enzimas antioxidantes CAT e APX em plantas de milho, independentemente da inoculação, enquanto a atividade da SOD não apresentou variação significativa (Fig. 3B-D). Contudo, a inoculação com a PGPR potencializou a resposta antioxidante sob estresse por deficiência hídrica, levando a aumentos de 9,74% na atividade da CAT e 20,20% na atividade da APX, em comparação com as plantas não inoculadas sob a mesma condição de estresse.

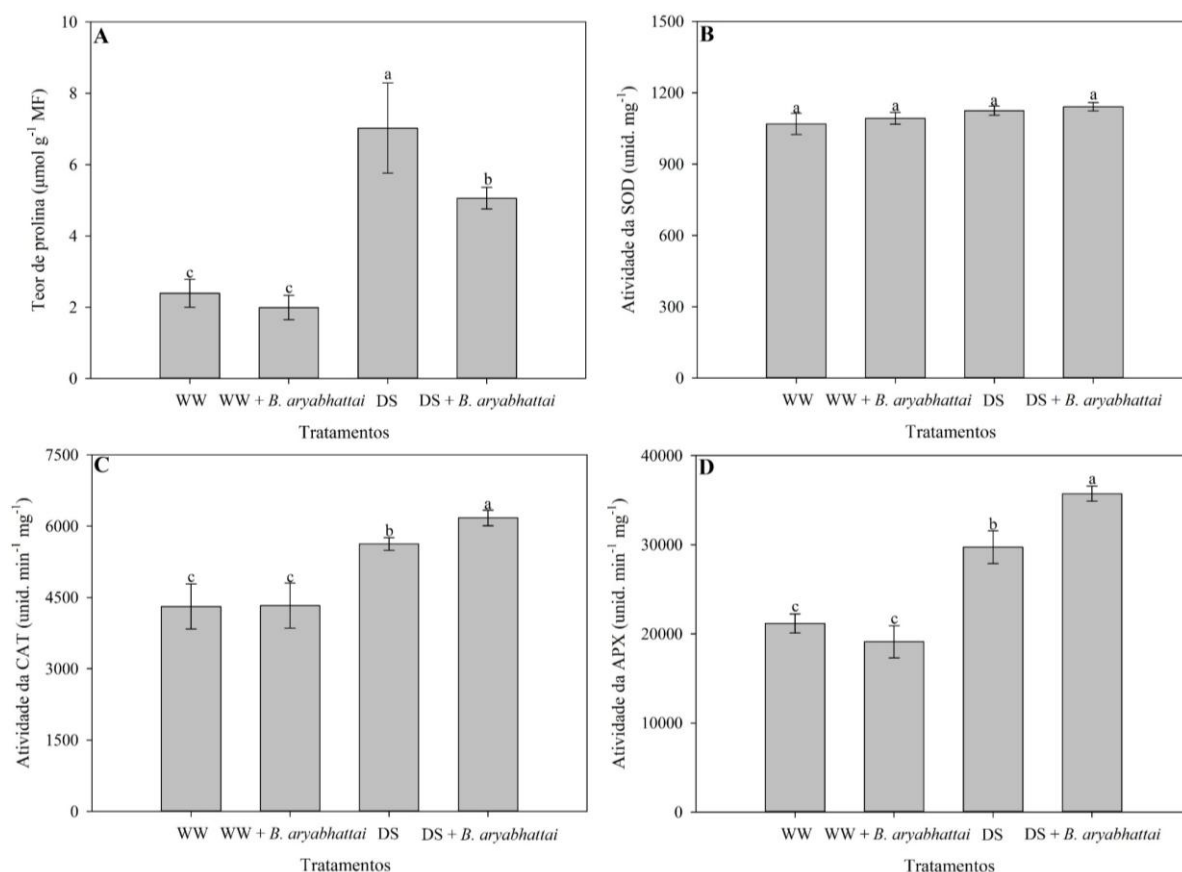


Fig. 3. Teor de prolina (A) e atividade das enzimas antioxidantes superóxido dismutase (SOD) (B), catalase (CAT) (C) e ascorbato peroxidase (APX) (D) em plantas de milho durante a fase vegetativa sob dois regimes hídricos —condições hídricas ideais (WW) e deficiência hídrica (DS)—com e sem inoculação por *Bacillus aryabhattai* cepa CMAA 1363. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

5.3.3 Parâmetros de fluorescência transiente da clorofila *a*

O estresse por deficiência hídrica aumentou o ponto K da curva de fluorescência transiente da clorofila *a* OKJIP, independentemente da inoculação com *B. aryabhattai* (Fig. 4A). Além disso, observou-se uma diminuição acentuada a partir do ponto J em diante em plantas submetidas ao estresse por deficiência hídrica e não inoculadas. O estresse por deficiência hídrica isolado afetou negativamente M0 e VK, juntamente com reduções em OEC, RC/CS, RC/ABS, PIabs, PIcs e DFabs (Fig. 4B). No entanto, a inoculação de plantas sob estresse por deficiência hídrica com *B. aryabhattai* reduziu os valores de M0 e VK em comparação com plantas sob estresse por deficiência hídrica sem a PGPR, enquanto os valores de OEC, RC/ABS, PIabs e DFabs foram semelhantes aos observados em condições hídricas ideais. Além disso, as plantas em condições hídricas ideais apresentaram aumentos acentuados em RC/CS e PIcs.

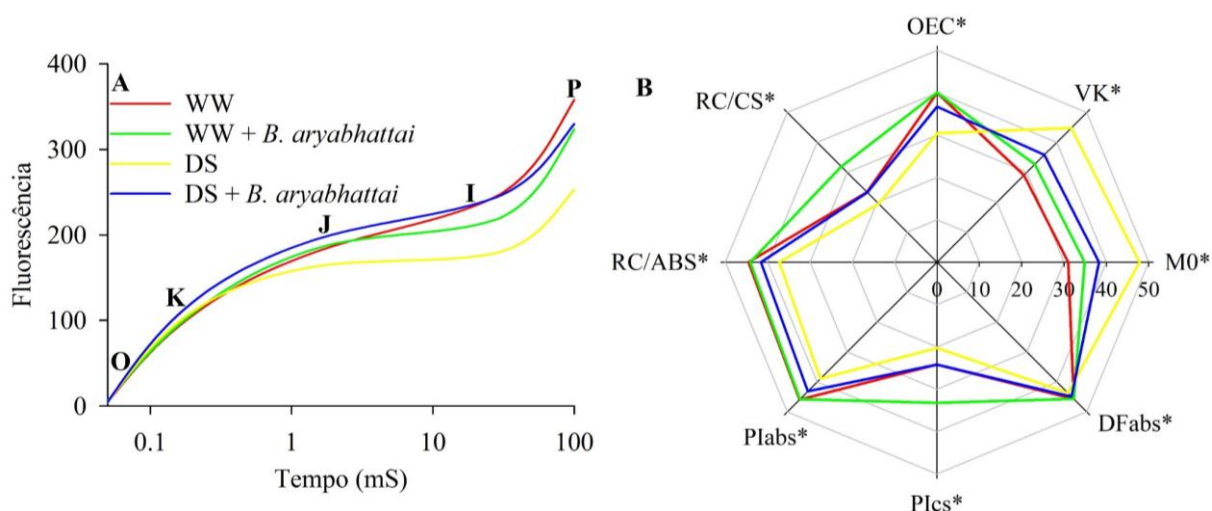


Fig. 4. Curva OKJIP de fluorescência transiente da clorofila *a* (A) e gráfico de radar de parâmetros de fluorescência transiente da clorofila *a* (B) em plantas de milho durante a fase vegetativa sob dois regimes hídricos —condições hídricas ideais (WW) e deficiência hídrica (DS) —com e sem inoculação por *Bacillus aryabhattai* cepa CMAA 1363. M0 (inclinação inicial aproximada da fluorescência transiente O-J), VK (fluorescência variável relativa no ponto K), OEC (complexo de evolução de oxigênio), RC/CS (densidade de centros de reação do PSII por seção transversal), RC/ABS (densidade de centros de reação do PSII por luz absorvida), Plabs (índice de performance com base na absorção), Plcs (índice de performance da seção transversal) e DFabs (força motriz baseada na absorção). * Indica diferença estatística pelo teste F ($p < 0,05$).

5.3.4 Parâmetros morfoagronômicos e de produtividade

Diversos parâmetros morfoagronômicos foram influenciados pela inoculação com *B. aryabhattai* em ambos os regimes hídricos (Tabela 1). Em condições hídricas ideais, a inoculação com a PGPR resultou em aumentos de 6,23% no diâmetro do caule, 6,09% na área foliar e 5,74% na altura da espiga em comparação com plantas não inoculadas cultivadas nas mesmas condições. Sob estresse por deficiência hídrica, a inoculação com a PGPR teve efeitos benéficos em todos os parâmetros avaliados, particularmente na área foliar, que apresentou um aumento de 16,67%. Aumentos também foram observados no diâmetro do caule (6,97%), na altura da planta (5,05%) e na altura da espiga (4,29%) em comparação com plantas sob estresse por deficiência hídrica sem inoculação.

Além disso, não foram observadas diferenças significativas na altura da espiga, no diâmetro do caule ou na área foliar entre plantas inoculadas sob estresse por deficiência hídrica e plantas não inoculadas cultivadas em condições hídricas ideais.

Tabela 1

Parâmetros morfoagronômicos de plantas de milho durante a fase vegetativa sob dois regimes hídricos—condições hídricas ideais (WW) e deficiência hídrica (DS)—com e sem inoculação por *Bacillus aryabhattai* cepa CMAA 1363. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

Tratamentos	Altura de inserção da espiga	Altura da planta	Diâmetro do caule	Área foliar
	cm	cm	mm	cm ²
WW	114.11±2.17b	213.53±1.67a	21.03±0.19b	5140.25±134.00b
WW + <i>B. aryabhattai</i>	120.67±1.87a	215.47±1.63a	22.34±0.37a	5453.61±186.26a
DS	109.36±2.01c	195.27±1.36c	19.72±0.54c	4528.88±111.83c
DS + <i>B. aryabhattai</i>	114,06±1.42b	205.16±2.11b	21.10±0.46b	5284.09±117.88b

A inoculação com *B. aryabhattai* melhorou significativamente vários componentes de produção do milho em condições hídricas ideais e em deficiência hídrica, com exceção do número de grãos por fileira e da massa de mil grãos (Tabela 2). Sob condições hídricas ideais, a inoculação proporcionou aumentos de 11,90% no comprimento da espiga, 3,77% no número de fileiras de grãos, 8,26% no número total de grãos e 5,59% na massa da espiga em comparação com plantas não inoculadas nas mesmas condições. Sob condições de estresse por deficiência hídrica, a inoculação com *B. aryabhattai* também promoveu aumentos de 7,05% no comprimento da espiga, 4,58% no diâmetro da espiga, 7,20% no número de fileiras de grãos, 12,88% no número total de grãos e 10,05% na massa da espiga em comparação com plantas não inoculadas sob o mesmo regime hídrico.

Por outro lado, não foram observadas diferenças significativas no comprimento da espiga, no diâmetro da espiga, no número de fileiras de grãos, no número total de grãos ou na massa da espiga entre plantas inoculadas com a PGPR sob condições de estresse por deficiência hídrica e plantas não inoculadas cultivadas em condições hídricas ideais.

Tabela 2

Componentes de produção de plantas de milho submetidas a dois regimes hídricos durante a fase vegetativa —condições hídricas ideais (WW) e deficiência hídrica (DS)—com e sem inoculação por *Bacillus aryabhattai* cepa CMAA 1363. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

Tratamentos	Comprimento da espiga	Diâmetro da espiga	Número de fileiras de grãos	Número de grãos por fileira	Número total de grãos	Massa do sabugo	Massa de mil grãos
	cm	mm	unid.	unid.	unid.	g	g
WW	13.36±0.48b	45.17±0.62a	12.72±0.24b	26.63±0.08a	338.92±14.77b	237.46±8.09b	197.40±2.27a
WW + <i>B. aryabhattai</i>	14.95±0.46a	45.90±0.33a	13.20±0.17a	28.83±0.84a	380.60±12.30a	250.74±5.63a	201.46±4.42a
DS	13.06±0.45c	43.67±0.43b	11.80±0.21c	27.46±0.77a	324.82±13.86c	206.53±1.07c	192.78±5.46a
DS + <i>B. aryabhattai</i>	13.98±0.30b	45.67±0.51a	12.65±0.18b	28.87±0.55a	366.62±12.83b	227.30±9.68b	199.54±6.53a

As plantas de milho inoculadas com *B. aryabhattai* em condições hídricas ideais atingiram uma produtividade de grãos de aproximadamente 4.228 kg ha⁻¹, representando um aumento de 16,19% em comparação com as plantas não inoculadas cultivadas na mesma condição hídrica (Fig. 5). Não foi observada diferença significativa entre a produtividade de plantas não inoculadas sob condições hídricas ideais e a de plantas inoculadas submetidas ao estresse por deficiência hídrica. No entanto, em condições de estresse por deficiência hídrica, a inoculação resultou em um aumento de 26,89% na produtividade em comparação com plantas não inoculadas sob a mesma condição hídrica.

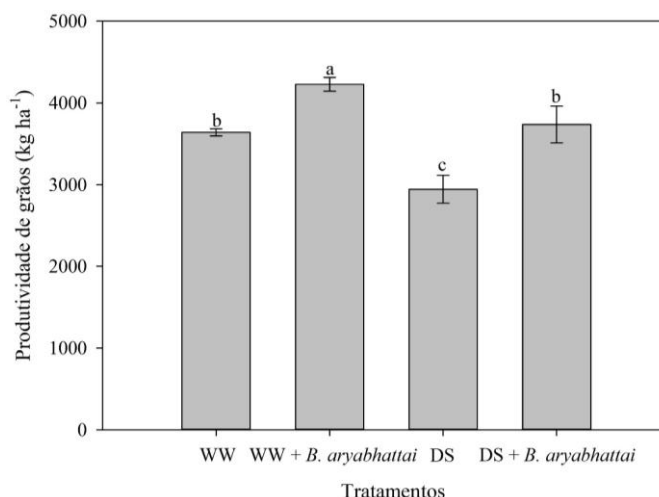


Fig. 5. Produtividade de grãos de plantas de milho submetidas a dois regimes hídricos durante a fase vegetativa —condições hídricas ideais (WW) e deficiência hídrica (DS)—com e sem inoculação por *Bacillus aryabhattai* cepa CMAA 1363. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

5.4 Discussão

A inoculação de PGPR tem sido reconhecida como uma estratégia promissora por proporcionar alterações fisiológicas e bioquímicas benéficas, aumentando a produtividade das culturas em condições de estresse por deficiência hídrica (Ahmad et al., 2022). Neste estudo, conduzido durante a fase vegetativa do milho, a cepa de PGPR *B. aryabhattai* CMAA 1363 mitigou o estresse por deficiência hídrica por meio de uma série de mecanismos fisiológicos e bioquímicos, levando a melhorias em parâmetros morfoagronômicos e de produtividade.

Em condições de estresse por deficiência hídrica, as plantas geralmente apresentam reduções no TRA e aumentos em EE (Parkash e Singh, 2020), como observado no presente estudo. No entanto, a inoculação com *B. aryabhattai* mitigou os efeitos do estresse por deficiência hídrica nesses parâmetros. A degradação da clorofila é outro sintoma típico de estresse (Ansari et al., 2019). No presente estudo, o estresse por deficiência hídrica levou a reduções do teor de clorofila *a* e *b*, enquanto a inoculação com *B. aryabhattai* preservou as moléculas de clorofila, resultando em valores comparáveis aos observados em plantas em condições hídricas ideais.

Efeitos protetores semelhantes na clorofila, juntamente com aumento do TRA e redução do EE, também foram observados em plantas de arroz inoculadas com *B. aryabhattai* sob estresse salino (Shultana et al., 2020). Esses efeitos benéficos podem ser atribuídos ao aumento das concentrações de auxinas, particularmente ácido indol-3-acético (AIA), que promovem melhor desenvolvimento do sistema radicular e, consequentemente, o aumento da área de superfície de absorção de água (Ngangom et al., 2019). A capacidade de *B. aryabhattai* de melhorar a estrutura radicular do milho já foi relatada anteriormente (Deng et al., 2022; Fuga et al., 2023).

A estimulação do crescimento radicular induzida pela inoculação com *B. aryabhattai* pode ter contribuído para o menor teor de prolina observado em plantas sob estresse por deficiência hídrica em comparação com plantas não inoculadas na mesma condição hídrica. Estudos anteriores demonstraram que a inoculação com PGPR em condições de estresse por deficiência hídrica reduz o teor de prolina em soja (Abbasi et al., 2013) e na gramínea forrageira *Megathyrus maximus* (Moreno-Galván et al., 2020). A prolina desempenha papéis essenciais no controle de espécies reativas de oxigênio (EROs), osmorregulação e proteção da estrutura celular (Ghosh et al., 2021). No entanto, o teor excessivo de prolina pode sinalizar condições de estresse mais severas (Kaya et al., 2018), sugerindo que a inoculação com *B. aryabhattai* contribuiu para a mitigação do estresse por deficiência hídrica em plantas de milho.

As enzimas antioxidantes também desempenham um papel central no controle de EROs geradas em condições de estresse (Gomes et al., 2022). A enzima SOD serve como a primeira linha de defesa antioxidante, catalisando a dismutação de radicais superóxido ($O_2^{\bullet-}$) em H_2O_2 (Sachdev et al., 2021) e não apresentou variação significativa entre os tratamentos. Todavia, o estresse por deficiência hídrica desencadeou uma resposta antioxidante pronunciada na atividade das enzimas CAT e APX, que foi ainda mais intensificada pela inoculação com *B. aryabhattai*. As enzimas CAT e APX catalisam a conversão de H_2O_2 em água e oxigênio (Rajput et al., 2021). Assim, é plausível sugerir que a alta formação de H_2O_2 observada não tenha ocorrido predominantemente via ação da SOD, mas sim por outras vias metabólicas independentes da dismutação do superóxido, como fluxos eletrônicos fotossintéticos desbalanceados ou ativação de oxidases de membrana (Anjum et al., 2022).

A inoculação com PGPR demonstrou induzir a expressão de genes associados ao aumento da atividade antioxidante (Abdelkrim et al., 2023). Resultados semelhantes foram relatados por Azeem et al. (2024), que observaram aumento da atividade de CAT e APX em plantas de milho inoculadas com *B. aryabhattai* em condições de estresse salino. Consequentemente, pode-se sugerir que o aumento da atividade de CAT e APX mediado pela inoculação com *B. aryabhattai* em plantas sob estresse por deficiência hídrica contribuiu para a proteção das moléculas de clorofila, redução da perda de eletrólitos e menor teor de prolina.

O aumento da atividade das enzimas antioxidantes também pode beneficiar os parâmetros de fluorescência da clorofila *a*, modulando os níveis de EROs (Osipova et al., 2024). Em condições de estresse por deficiência hídrica, as plantas não inoculadas apresentaram um aumento no ponto K da curva de fluorescência transiente da clorofila *a* (OKJIP), indicando danos ao OEC (Giorio e Sellami, 2021). Essas plantas também apresentaram uma diminuição mais acentuada na fluorescência após o ponto J da curva. Isso sugere que o estresse por deficiência hídrica por si só pode ter prejudicado a oxidação do *pool* de plastoquinona, como evidenciado pela redução da fase J–I (Ferroni et al., 2022), juntamente com danos aos centros de reação do fotossistema I (PSI), indicados pela diminuição na fase I–P (Zivcak et al., 2014).

Maiores danos ao OEC, o local de foto-oxidação das moléculas de água (Chen et al., 2016), foram observados em plantas sob estresse por deficiência hídrica não inoculadas com *B. aryabhattai* neste estudo. O OEC é considerado o componente mais sensível ao estresse do aparato fotossintético em comparação com todos os outros componentes fotoquímicos (Gupta, 2020). Danos ao OEC estão diretamente associados ao aumento dos valores de VK (Giorio e Sellami, 2021). A inoculação com a PGPR também mitigou o aumento em M0, que foi mais pronunciado em plantas sob estresse por deficiência hídrica sem *B. aryabhattai*. Este parâmetro reflete o aumento inicial da fluorescência na fase O–J (Tsimilli-Michael, 2019), e seu aumento pode sugerir um transporte de elétrons prejudicado para a plastoquinona A (Liu et al., 2021).

O fotossistema II (PSII) é altamente suscetível a danos causados pelo estresse por deficiência hídrica (Pandey et al., 2023). Os parâmetros RC/CS, RC/ABS, Plabs e Plcs são considerados indicadores importantes de comprometimento do PSII (Wang et al., 2011). Neste estudo, as plantas não inoculadas sob estresse por deficiência hídrica apresentaram reduções em RC/CS e RC/ABS, indicando diminuição das densidades de RC/CS e RC/ABS ativos, respectivamente (Mathur, Kalaji e Jajoo, 2016). A deficiência hídrica por si só também levou a reduções substanciais em Plabs e Plcs — parâmetros conhecidos por serem extremamente sensíveis a disrupções no aparato fotossintético em condições de deficiência hídrica (Umar e Siddiqui, 2020). O Plabs indica a eficiência da conversão da energia luminosa absorvida em transporte de elétrons via PSII, enquanto o Plcs representa o desempenho do PSII por seção transversal (Taques, Giloni-Lima e Lima, 2021). Juntamente com esses índices, o DFabs tem sido descrito como um indicador de vitalidade, com sua redução frequentemente associada a condições de estresse severo (Song, Jin e He, 2019). Uma diminuição acentuada no DFabs foi observada em plantas não inoculadas sob estresse por deficiência hídrica.

B. aryabhattai também mitigou os efeitos da deficiência hídrica sobre parâmetros morfoagronômicos, principalmente a área foliar. No presente estudo, mesmo com o aumento

da área foliar, plantas inoculadas mantiveram maior TRA do que as não inoculadas, indicando melhores relações hídricas, visto que a redução da área foliar é uma resposta adaptativa conhecida para minimizar a transpiração (Parkash e Singh et al., 2020).

Kavamura et al. (2017) também relataram aumento na altura da planta e no diâmetro do caule em milho inoculado com *B. aryabhattai*, como observado neste estudo. Essas melhorias também podem ser atribuídas ao crescimento radicular induzido por PGPR, potencialmente ligado ao aumento da produção de auxina e à diminuição dos níveis de etileno (Ngangom et al., 2019). Azeem et al. (2024) relataram melhorias na arquitetura radicular, altura da planta e área foliar em milho inoculado com *B. aryabhattai* em condições não estressantes.

Neste estudo, plantas cultivadas em condições hídricas ideais também apresentaram melhorias nos parâmetros morfoagronômicos após a inoculação. Além da regulação hormonal, uma maior absorção de nutrientes tem sido associada à aplicação de *B. aryabhattai* (Ramesh et al., 2014). Em milho, Ahmad et al. (2019) relataram aumento nos teores foliares de nitrogênio, fósforo e potássio em plantas tratadas com *B. aryabhattai*, o que pode ajudar a explicar as melhorias nas características de crescimento das plantas em condições hídricas ideais.

A inoculação com *B. aryabhattai* proporcionou maior produtividade de grãos de milho tanto em condições hídricas ideais quanto em condições de deficiência hídrica. Esses efeitos podem ser atribuídos a vários mecanismos fisiológicos e bioquímicos previamente descritos, incluindo a proteção das moléculas de clorofila, o aumento da atividade de enzimas antioxidantes em plantas sob estresse por deficiência hídrica e melhorias na eficiência fotossintética em ambos os regimes hídricos.

Em condições hídricas ideais, a inoculação com *B. aryabhattai* levou a melhorias em vários componentes de produção, como comprimento da espiga, número de fileiras de grãos, número total de grãos e massa do sabugo, proporcionando aumento de 16,19% na produtividade em comparação com plantas não inoculadas na mesma condição hídrica.

Em condições de estresse por deficiência hídrica, a inoculação mitigou seus efeitos, promovendo aumentos significativos no comprimento e diâmetro da espiga, no número de fileiras de grãos, no número total de grãos e na massa do sabugo, resultando em um aumento de 26,89% na produtividade de grãos em comparação com plantas não inoculadas sob estresse por deficiência hídrica. Notavelmente, esses parâmetros relacionados à produção — incluindo a produtividade de grãos — foram comparáveis entre plantas inoculadas sob estresse por deficiência hídrica e plantas não inoculadas cultivadas em condições hídricas ideais. Esses resultados destacam o potencial da PGPR para mitigar os efeitos do estresse por deficiência hídrica durante a fase vegetativa do milho. De fato, a seca moderada nesta fase pode não necessariamente comprometer a produtividade final (Song, Jin e He, 2019).

Portanto, a inoculação com *B. aryabhattai* cepa CMAA 1363 parece ser uma estratégia biotecnológica promissora para aumentar a produtividade do milho tanto em condições hídricas ideais quanto em condições de estresse por deficiência hídrica durante a fase vegetativa. Considerando que a seca durante esta fase é frequentemente transitória — como ocorre durante curtos períodos de estiagem — ela pode prejudicar o desenvolvimento inicial da planta e reduzir o potencial produtivo (Sheoran et al., 2022). Assim, os efeitos benéficos da inoculação são particularmente relevantes. Além disso, mesmo quando o estresse por deficiência hídrica é mitigado em fases reprodutivas posteriores, a mitigação precoce dos danos promovida pela cepa *B. aryabhattai* CMAA 1363 contribui para a recuperação do desempenho fisiológico e da produtividade da cultura. Essas descobertas reforçam o potencial da inoculação com PGPR como uma estratégia sustentável para manter a produtividade das culturas em condições de variabilidade climática.

5.5 Conclusões

Durante a fase vegetativa do desenvolvimento do milho, *B. aryabhattai* cepa CMAA 1363 modula respostas multifacetadas ao estresse por deficiência hídrica, se destacando como

uma estratégia promissora para mitigar os efeitos adversos da deficiência hídrica nessa fase crítica de crescimento.

A inoculação com essa rizobactéria promotora do crescimento vegetal (PGPR) aumenta o teor relativo de água (TRA) e a atividade de enzimas antioxidantes, reduz os danos à membrana celular, preserva as moléculas de clorofila e diminui o acúmulo de prolina – um marcador bioquímico típico de estresse.

Ao proteger os pigmentos fotossintéticos, a PGPR mantém a integridade funcional dos centros de reação PSI e PSII, otimizando também a eficiência do complexo de evolução de oxigênio (OEC) e do transporte de elétrons na cadeia fotossintética.

Como resultado desses ajustes fisiológicos e bioquímicos benéficos, a cepa *B. aryabhattai* CMAA 1363 melhora as características morfoagronômicas e contribui para o aumento da produtividade após a recuperação da planta durante a fase reprodutiva, mesmo após a exposição prévia ao estresse por deficiência hídrica durante a fase vegetativa.

5.6 Referências

- Abbasi S, Zahedi H, Sadeghipour O (2013) Effect of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) on physiological parameters and nitrogen content of soybean grown under different irrigation regimes. *Research on Crops* 14:798–803.
- Abdelkrim S, Abid G, Chaieb O, Taamalli W, Mannai K, Louati F, Jebara M, Jebara SH (2023) Plant growth promoting rhizobacteria modulates the antioxidant defense and the expression of stress-responsive genes providing Pb accumulation and tolerance of grass pea. *Environmental Science and Pollution Research* 30:10789–10802. <https://doi.org/10.1007/s11356-022-22874-4>
- Ahluwalia O, Singh PC, Bhatia R (2021) A review on drought stress in plants: implications, mitigation and the role of plant growth promoting rhizobacteria. *Resources, Environment and Sustainability* 5:100032. <https://doi.org/10.1016/j.resenv.2021.100032>
- Ahmad M, Adil Z, Hussain A, Mumtaz MZ, Nafees M, Ahmad I, Jamil M (2019) Potential of phosphate solubilizing *Bacillus* strains for improving growth and nutrient uptake in mungbean and maize crops. *Pakistan Journal of Agricultural Research* 56(2): 283–289. <https://doi.org/10.21162/PAKJAS/19.7285>
- Allen RG, Pereira LS, Raes D, Smith M (1998) Crop evapotranspiration: guidelines for computing crop water requirements. FAO Irrigation and Drainage Paper 56. FAO, Rome, pp 1–310.
- Anjum NA, Gill SS, Corpas FJ, Ortega-Villasante C, Hernandez LE, Tuteja N, Sofo A, Hasanuzzaman M, Fujita M (2022) *Editorial: Recent Insights Into the Double Role of Hydrogen Peroxide in Plants*. *Frontiers in Plant Science* 13:843274. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.843274>
- Ansari WA, Atri N, Pandey M, Singh AK, Singh B, Pandey S (2019) Influence of drought stress on morphological, physiological and biochemical attributes of plants: a review. *Biosciences Biotechnology Research Asia* 16:697–709. <https://doi.org/10.13005/bbra/2785>
- Arruda B, Bagagi BM, Freitas Junior NB, Bejarano Herrera WF, Estrada-Bonilla GA, Zanetti WAL, Silvério ALS, Putti FF (2025) Biochemical and plant growth response of the common bean to bioinput application under a drought stress period. *Stresses* 5:17. <https://doi.org/10.3390/stresses5010017>
- Azeem MA, Khan S, Ali F, Ahmad S, Rahim G, Iftikhar M, Iqbal M, Aljaloud RS, Alarjani KM, Chaudhary HJ (2024) Halotolerant *Bacillus aryabhattai* strain PM34 mitigates salinity stress and enhances the physiology and growth of maize. *Journal of Plant Growth Regulation*. <https://doi.org/10.1007/s00344-024-11456-y>

- Barbieri Júnior É, Rossiello ROP, Silva RVMM, Ribeiro RC, Morenz MJF (2012) Um novo clorofilômetro para estimar os teores de clorofila em folhas do capim Tifton 85. *Ciência Rural* 42:2242–2245. <https://doi.org/10.1590/S0103-84782012005000109>
- Barrs HD, Weatherley PE (1962) A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. *Australian Journal of Biological Sciences* 15:413–428. <https://doi.org/10.1071/bi9620413>
- Bates LS, Waldren RP, Teare ID (1973) Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil* 39:205–207. <https://doi.org/10.1007/BF00018060>
- Beauchamp C, Fridovich I (1971) Superoxide dismutase: improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. *Analytical Biochemistry* 44:276–287. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(71\)90370-8](https://doi.org/10.1016/0003-2697(71)90370-8)
- Bhering LL (2017) Rbio: a tool for biometric and statistical analysis using the R platform. *Crop Breeding and Applied Biotechnology* 17:187–190. <https://doi.org/10.1590/1984-70332017v17n2s29>
- Brasil (2009) Regras para análise de sementes. MAPA/ACS, Brasília.
- Cai F, Zhang Y, Mi N, Ming H, Zhang S, Zhang H, Zhao X et al (2020) Maize (*Zea mays* L.) physiological responses to drought and rewatering, and the associations with water stress degree. *Agricultural Water Management* 241:106379. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2020.106379>
- Cancellier EP, Silva J, Santos MM, Siebeneichler SC, Fidelis RR (2013) Índices de clorofila em partes da planta de arroz de terras altas. *Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável* 8:199–206.
- Chance B, Maehly AC (1955) Assay of catalases and peroxidases. In: Colowick SP, Kaplan NO (eds) *Methods in Enzymology*, vol 2. Academic Press, Cambridge, pp 764–775. [https://doi.org/10.1016/S0076-6879\(55\)02300-8](https://doi.org/10.1016/S0076-6879(55)02300-8)
- Chen S, Yang J, Zhang M, Strasser RJ, Qiang S (2016) Classification and characteristics of heat tolerance in *Ageratina adenophora* populations using fast chlorophyll a fluorescence rise O-J-I-P. *Environmental and Experimental Botany* 122:126–140. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.09.011>
- Choudhary S, Guha A, Kholova J, Pandravada A, Messina CD, Cooper M, Vadez V (2020) Maize, sorghum, and pearl millet have highly contrasting species strategies to adapt to water stress and climate change-like conditions. *Plant Science* 295:110297. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.110297>
- Deng C, Zhang N, Liang X, Huang T, Li B (2022) *Bacillus aryabhattai* LAD impacts rhizosphere bacterial community structure and promotes maize plant growth. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 102:6650–6657. <https://doi.org/10.1002/jsfa.12032>
- Dinis LT, Ferreira H, Pinto G, Bernardo S, Correia CM, Moutinho-Pereira J (2016) Kaolin-based, foliar reflective film protects photosystem II structure and function in grapevine leaves exposed to heat and high solar radiation. *Photosynthetica* 54:47–55. <https://doi.org/10.1007/s11099-015-0156-8>
- Doorenbos J, Kassam AH (1979) Yield response to water. FAO Irrigation and Drainage Paper 33. FAO, Rome.
- FAOSTAT (2023) Food and agriculture data. FAO. <https://www.fao.org/faostat>. Accessed 6 Aug 2025
- Ferroni L, Živčák M, Kovar M, Colpo A, Pancaldi S, Allakhverdiev SI, Brestič M (2022) Fast chlorophyll a fluorescence induction (OJIP) phenotyping of chlorophyll-deficient wheat suggests that an enlarged acceptor pool size of Photosystem I helps compensate for a deregulated photosynthetic electron flow. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 234:112549. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2022.112549>
- Fuga CAG, Caixeta GAN, Caixeta CF, Melo IS (2023) Growth promotion in maize (*Zea mays* L.) by *Bacillus aryabhattai* strain CMAA 1363. *Revista Brasileira de Ciências Agrárias* 18:e3340. <https://doi.org/10.5039/agraria.v18i3a3340>

- Ghosh UK, Islam MN, Siddiqui MN, Cao X, Khan MAR (2021) Proline, a multifaceted signalling molecule in plant responses to abiotic stress: understanding the physiological mechanisms. *Plant Biology* 24:227–239. <https://doi.org/10.1111/plb.13363>
- Giorio P, Sellami MH (2021) Polyphasic OJIP chlorophyll *a* fluorescence transient in a landrace and a commercial cultivar of sweet pepper (*Capsicum annuum* L.) under long-term salt stress. *Plants* 10:887. <https://doi.org/10.3390/plants10050887>
- Gomes MP, Kitamura RSA, Marques RZ, Barbato ML, Zámocký M (2022) The role of H₂O₂-scavenging enzymes (ascorbate peroxidase and catalase) in the tolerance of *Lemna minor* to antibiotics: implications for phytoremediation. *Antioxidants* 11:151. <https://doi.org/10.3390/antiox11010151>
- Gowtham HG, Singh SB, Shilpa N, Aiyaz M, Nataraj K, Udayashankar AC, Amruthesh KN, Murali M, Poczai P, Gafur A, Almalki WH, Sayyed RZ (2022) Insight into recent progress and perspectives in improvement of antioxidant machinery upon PGPR augmentation in plants under drought stress: a review. *Antioxidants* 11:1763. <https://doi.org/10.3390/antiox11091763>
- Gupta R (2020) Manganese repairs the oxygen-evolving complex (OEC) in maize (*Zea mays* L.) damage during seawater vulnerability. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition* 20:1387–1396. <https://doi.org/10.1007/s42729-020-00220-2>
- Kavamura VN, Santos SN, Taketani RG, Vasconcellos RLF, Melo IS (2017) Draft genome sequence of plant growth-promoting drought-tolerant *Bacillus* sp. strain CMAA 1363 isolated from the Brazilian Caatinga Biome. *Genome Announcements* 5:1–2. <https://doi.org/10.1128/genomea.01534-16>
- Kaya C, Akram NA, Ashraf M, Sonmez O (2018) Exogenous application of humic acid mitigates salinity stress in maize (*Zea mays* L.) plants by improving some key physico-biochemical attributes. *Cereal Research Communications* 46:67–78. <https://doi.org/10.1556/0806.45.2017.064>
- Liu MS, Huang XH, Wang RJ, Xu HY, Zhu F (2021) Inhibition of photosynthesis in *Melia azedarach* and *Ligustrum lucidum* induced by manganese toxicity using OJIP chlorophyll *a* fluorescence transient. *Photosynthetica* 59:148–159. <https://doi.org/10.32615/ps.2021.006>
- Mathur S, Kalaji HM, Jajoo A (2016) Investigation of deleterious effects of chromium phytotoxicity and photosynthesis in wheat plant. *Photosynthetica* 54:185–192. <https://doi.org/10.1007/s11099-016-0198-6>
- May A, Moreira BRA, Mascarin GM, Viana RS, Santos MS, Silva EHF, Ramos NP, Melo IS (2019) Induction of drought tolerance by inoculation of *Bacillus aryabhattai* on sugarcane seedlings. *Científica* 47:400–410. <https://doi.org/10.15361/1984-5529.2019v47n4p400-410>
- Moreno-Galván AE, Cortés-Patiño S, Romero-Perdomo F, Uribe-Vélez D, Bashan Y, Bonilla RR (2020) Proline accumulation and glutathione reductase activity induced by drought-tolerant rhizobacteria as potential mechanisms to alleviate drought stress in Guinea grass. *Applied Soil Ecology* 147:103367. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.103367>
- Nakano Y, Asada K (1981) Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant and Cell Physiology* 22:867–880. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a076232>
- Ngangom I, Nisha MM, Kumar SS, Ravindra KV, Tewari L, Sushmitha S (2019) Role of *Bacillus aryabhattai* in plant growth and development. *Agricultural Science Digest* 39:46–50. <https://doi.org/10.18805/ag.D-4723>
- Ning D, Qin A, Liu Z, Duan A, Xiao J, Zhang J, Liu Z, Zhao B, Liu Z (2020) Silicon-mediated physiological and agronomic responses of maize (*Zea mays*) to drought stress imposed at the vegetative and reproductive stages. *Agronomy* 10:1136. <https://doi.org/10.3390/agronomy10081136>

- Osipova SV, Rudikovskii AV, Permyakov AV, Rudikovskaya EG, Pomortsev AV, Muzalevskaya OV, Pshenichnikova TA (2024) Using chlorophyll fluorescence parameters and antioxidant enzyme activity to assess drought tolerance of spring wheat. *Photosynthetica* 62:147–157. <https://doi.org/10.32615/ps.2024.014>
- Pandey J, Devadasu E, Saini D, Dhokne K, Marriboina S, Raghavendra AS, Subramanyam R (2023) Reversible changes in structure and function of photosynthetic apparatus of pea (*Pisum sativum*) leaves under drought stress. *The Plant Journal* 113:60–74. <https://doi.org/10.1111/tpj.16034>
- Parkash V, Singh S (2020) A review on potential plant-based water stress indicators for vegetable crops. *Sustainability* 12:3945. <https://doi.org/10.3390/su12103945>
- Rajput VD, Harish, Singh RK, Verma KK, Sharma L, Quiroz-Figueroa FR, Meena M, Gour VS, Minkina T, Sushkova S, Mandzhieva S (2021) Recent developments in enzymatic antioxidant defence mechanism in plants with special reference to abiotic stress. *Biology* 10:267. <https://doi.org/10.3390/biology10040267>
- Ramesh A, Sharma SK, Yadav N, Joshi OP (2014) Phosphorus mobilization from native soil P-pool upon inoculation with phytate-mineralizing and phosphate-solubilizing *Bacillus aryabhattai* isolates for improved P-acquisition and growth of soybean and wheat crops in microcosm conditions. *Agricultural Research* 3:118–127. <https://doi.org/10.1007/s40003-014-0105-y>
- Sachdev S, Ansari SA, Ansari MI, Fujita M, Hasanuzzaman M (2021) Abiotic stress and reactive oxygen species: generation, signaling, and defense mechanisms. *Antioxidants* 10:277. <https://doi.org/10.3390/antiox10020277>
- Sah RP, Chakraborty M, Prasad K, Pandit M, Tudu VK, Chakravarty MK, Narayan SC, Rana M, Moharana D (2020) Impact of water deficit stress in maize: phenology and yield components. *Scientific Reports* 10:2944. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-59689-7>
- Santos HG, Jacomine PKT, Anjos LHC, Oliveira VA, Lumberras JF, Coelho MR, Almeida JA, Araujo Filho JC, Oliveira JB, Cunha TJF (2018) Sistema brasileiro de classificação de solos, 5th edn. Embrapa, Brasília, 531 p.
- Santos VP, Fernandes PD, Melo AS, Sobral LF, Brito MEB, Dantas JDM, Bonfim LV (2009) Fertirrigação da bananeira cv. Prata-Anã com N e K em um argissolo vermelho-amarelo. *Revista Brasileira de Fruticultura* 31:567–573. <https://doi.org/10.1590/S0100-29452009000200035>
- Sousa HC, Sousa GG, Viana TVA, Pereira APA, Lessa CIN, Souza MVP, Guilherme JMS, Goes GF, Alves FGS, Gomes SP, Silva FDB (2023) *Bacillus aryabhattai* mitigates the effects of salt and water stress on the agronomic performance of maize under an agroecological system. *Agriculture* 13: 1150. <https://doi.org/10.3390/agriculture13061150>
- Schlichting A, Bonfim-Silva E, Silva M, Pietro-Souza W, Silva T, Farias L (2015) Efficiency of portable chlorophyll meters in assessing the nutritional status of wheat plants. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental* 19:1148–1151. <https://doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v19n12p1148-1151>
- Scotti-Campos P, Thu Phan Thi A (1997) Effect of abscisic acid pretreatment on membrane leakage and lipid composition of *Vigna unguiculata* leaf discs subject to osmotic stress. *Plant Science* 130:11–18. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(97\)00199-4](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(97)00199-4)
- Sheoran S, Kaur Y, Kumar S, Shukla S, Rakshit S, Kumar R (2022) Recent advances for drought stress tolerance in maize (*Zea mays* L.): present status and future prospects. *Frontiers in Plant Science* 13:872566. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.872566>
- Shultana R, Tan Kee Zuan A, Yusop MR, Mohd Saud H, Ayanda AF (2020) Effect of salt-tolerant bacterial inoculations on rice seedlings differing in salt-tolerance under saline soil conditions. *Agronomy* 10:1030. <https://doi.org/10.3390/agronomy10071030>
- Silva RS, Campos HD, Ribeiro LM, Braz GBP, Magalhães WB, Bueno JN (2020) Danos na cultura do milho em função da redução de área foliar por desfolha artificial e por

- doenças. Summa Phytopathologica 46:313–319. <https://doi.org/10.1590/0100-5405/231093>
- Sobral LF, Viegas PRA, Siqueira OJW, Anjos JL, Barretto MCV, Gomes JBV (2007) Recomendação para o uso de corretivos e fertilizantes no estado de Sergipe. Embrapa Tabuleiros Costeiros, Aracaju, 251 p.
- Song L, Jin J, He J (2019) Effects of severe water stress on maize growth processes in the field. Sustainability 11:5086. <https://doi.org/10.3390/su11185086>
- Stirbet A, Lazár D, Kromdijk J, Govindjee G (2018) Chlorophyll a fluorescence induction: Can just a one-second measurement be used to quantify abiotic stress responses? Photosynthetica 56:86–104. <https://doi.org/10.1007/s11099-018-0770-3>
- Strasser RJ, Tsimilli-Michael M, Qiang S, Goltsev V (2010) Simultaneous in vivo recording of prompt and delayed fluorescence and 820-nm reflection changes during drying and after rehydration of the resurrection plant *Haberlea rhodopensis*. Biochimica et Biophysica Acta Bioenergetics 1797:1313–1326. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2010.03.008>
- Taques RCV, Lima PCG, Lima VA (2021) Vegetação inside: uma análise comparativa de pigmentos foliares e fluorescência da clorofila em plantas variegadas. Scientia Plena 17:1–12. <https://doi.org/10.14808/sci.plena.2021.094901>
- Tsimilli-Michael M (2019) Revisiting JIP-test: An educative review on concepts, assumptions, approximations, definitions and terminology. Photosynthetica 57:90–107. <https://doi.org/10.32615/ps.2019.150>
- Umar M, Siddiqui ZS (2020) Florescence assessment of sunflower genotypes against drought stress environment. Pakistan Journal of Botany 52:1181–1188. [https://doi.org/10.30848/PJB2020-4\(29\)](https://doi.org/10.30848/PJB2020-4(29))
- Wang G, Chen L, Hao Z, Li X, Liu Y (2011) Effects of salinity stress on the photosynthesis of *Wolffia arrhiza* as probed by the OJIP test. Fresenius Environmental Bulletin 20:432–438.
- Zia R, Nawaz MS, Siddiqui MJ, Hakim S, Imran A (2021) Plant survival under drought stress: implications, adaptive responses, and integrated rhizosphere management strategy for stress mitigation. Microbiological Research 242:126626. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126626>
- Zivcak M, Kalaji HM, Shao HB, Olsovska K, Brestic M (2014) Photosynthetic proton and electron transport in wheat leaves under prolonged moderate drought stress. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology 137:107–115. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2014.01.007>

6. ARTIGO 3

***Bacillus aryabhattai* MODULA RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS EM PLANTAS DE MILHO DURANTE A FASE REPRODUTIVA**

Artigo formatado de acordo com as normas do periódico *Acta Physiologiae Plantarum*

Status do artigo: Em revisão

Fator de Impacto: 2.2

Qualis: A2

RESUMO

O milho (*Zea mays* L.) é a cultura mais produzida em todo o mundo. No entanto, é bastante suscetível ao estresse por deficiência hídrica durante sua fase reprodutiva, comprometendo a produtividade. A utilização de rizobactérias, como *Bacillus aryabhattai*, se destaca como uma alternativa para a mitigação do estresse por deficiência hídrica, promovendo uma série de respostas ecofisiológicas benéficas. Assim, objetivou-se analisar o efeito da inoculação com *B. aryabhattai* sob deficiência hídrica durante a fase reprodutiva da cultura do milho, bem como comparar o efeito da inoculação sob condições hídricas ideais. Foram avaliados o teor relativo de água (TRA), o extravasamento de eletrólitos (EE), os índices de clorofila, a fluorescência transiente da clorofila *a* (OKJIP) e a produtividade. Em condições de deficiência hídrica, a inoculação da rizobactéria proporcionou aumento do TRA e redução do EE, junto à proteção do aparato fotossintético, evidenciado pela preservação das moléculas de clorofila, aumento nos valores de complexo de evolução de oxigênio (OEC), relação entre centros de reação e absorção (RC/ABS) e índice de performance com base na absorção (PIabs). Sob condições hídricas ideais, o efeito da inoculação com *B. aryabhattai* foi mais pronunciado, com aumento dos índices de clorofila e maior eficiência fotoquímica evidenciada, entre outros fatores, pelo aumento do OEC, RC/ABS e PIabs, todavia não houve aumento na produtividade da cultura.

Palavras-chave: Cepa CMAA 1363 · Parâmetros ecofisiológicos · Tolerância à seca · Produtividade agrícola · Fluorescência da clorofila (OKJIP).

6.1 Introdução

O milho (*Zea mays* L.) é a cultura mais produzida em todo o mundo, com produção de grãos superior a 1,16 bilhão de toneladas (FAOSTAT 2022). No entanto, as mudanças climáticas, incluindo alterações nos padrões pluviométricos, representam um desafio para a produção da cultura (Gomaa et al. 2021). A precipitação é um fator meteorológico fundamental para a cultura do milho, e sua redução pode acarretar danos severos na produtividade (Chisanga et al. 2022).

A cultura é suscetível a estresses em todas as suas fases fenológicas, de maneira contínua ou isolada, com respostas variadas dependendo da fase fenológica e duração do estresse (Li et al. 2022). Entre as diversas fases fenológicas da cultura, a reprodutiva, em especial o florescimento e o enchimento de grãos, destacam-se como fases extremamente sensíveis ao estresse causado pela deficiência hídrica (Bheemanahalli et al. 2022). Estresses durante essas fases impactam negativamente a viabilidade do pólen e o número de grãos fertilizados ou viáveis (Attia et al. 2021). Para tentar amenizar os impactos dos estresses ambientais, diversas técnicas vêm sendo utilizadas, dentre elas tem-se estudado as interações com rizobactérias (Haque et al. 2020).

As rizobactérias têm se destacado como uma alternativa sustentável para mitigação do estresse por deficiência hídrica (Rezazadeh et al. 2019). A mitigação do estresse provoca uma

série de respostas multifacetadas, como aumento do teor relativo de água, bem como redução de danos à membrana celular, proteção dos pigmentos fotossintéticos e melhorias na atividade fotoquímica, acarretando maior produtividade da cultura (Zarei 2022).

A rizobactéria *Bacillus aryabhattai* tem demonstrado eficácia na mitigação do estresse por deficiência hídrica em diversas culturas, como evidenciado em estudos anteriores com feijão-guandu (Devi et al. 2021), feijão-caupi (Abiala et al. 2023) e repolho (Shin et al. 2019), além de proporcionar melhor crescimento em soja e trigo sob condições não estressantes (Ramesh et al. 2014). Na cultura do milho, a cepa CMAA 1363 de *B. aryabhattai* foi capaz de estimular o crescimento sob condições de deficiência hídrica, com aumentos na área foliar e no diâmetro do caule (Kavamura et al. 2017). Todavia, ainda não foram caracterizadas as respostas ecofisiológicas causadas por sua inoculação durante a fase reprodutiva da cultura, isoladamente, sob condições de estresse por deficiência hídrica.

Diante do exposto, objetivou-se avaliar as respostas ocorridas durante a fase reprodutiva da cultura do milho decorrentes da inoculação com *B. aryabhattai* cepa CMAA 1363 sob estresse por deficiência hídrica, bem como comparar os efeitos da inoculação com a rizobactéria em plantas sob condições hídricas ideais.

6.2 Material e métodos

6.2.1 Área experimental

O estudo foi conduzido entre janeiro e abril de 2024 na Fazenda Experimental Campus Rural da Universidade Federal de Sergipe, localizada em São Cristóvão, Sergipe, Brasil (10°55'27"S, 37°12'01"O). A região possui clima classificado como tropical chuvoso, com uma temperatura média anual do ar de 25,2 °C (Santos et al. 2009). O solo da área é categorizado como Argissolo Vermelho-Amarelo, característico das planícies brasileiras (Santos et al. 2018). Os dados meteorológicos foram coletados por meio de uma estação meteorológica automática (modelo A-409; Instituto Nacional de Meteorologia - INMET).

6.2.2 Manejo da cultura

Foi utilizado o híbrido Feroz Viptera 3, recomendado para produção de grãos, plantado com densidade de aproximadamente 71.428 plantas por hectare (espaçamento de 0,7 m × 0,2 m). Para garantir o estande desejado, foram semeadas 10 sementes por metro linear. O controle fitossanitário foi realizado conforme a necessidade, aplicando-se uma solução de 154 mL de glifosato em 10 litros de água para o controle de plantas daninhas. Para o controle de pragas, foram aplicados 10 mL de deltametrina em 10 litros de água.

Aos 15 dias após o plantio (DAP), foi realizado o desbaste, deixando apenas as plantas mais vigorosas em intervalos de 0,2 m. As plantas foram cultivadas com 100% da evapotranspiração da cultura (ET_c) durante a fase vegetativa, com regimes hídricos impostos quando 50% das plantas atingiram a fase reprodutiva, até o estágio fenológico R6 (maturação fisiológica/fase de senescência), compreendendo 30 dias de imposição de estresse por deficiência hídrica (Fig. 1).

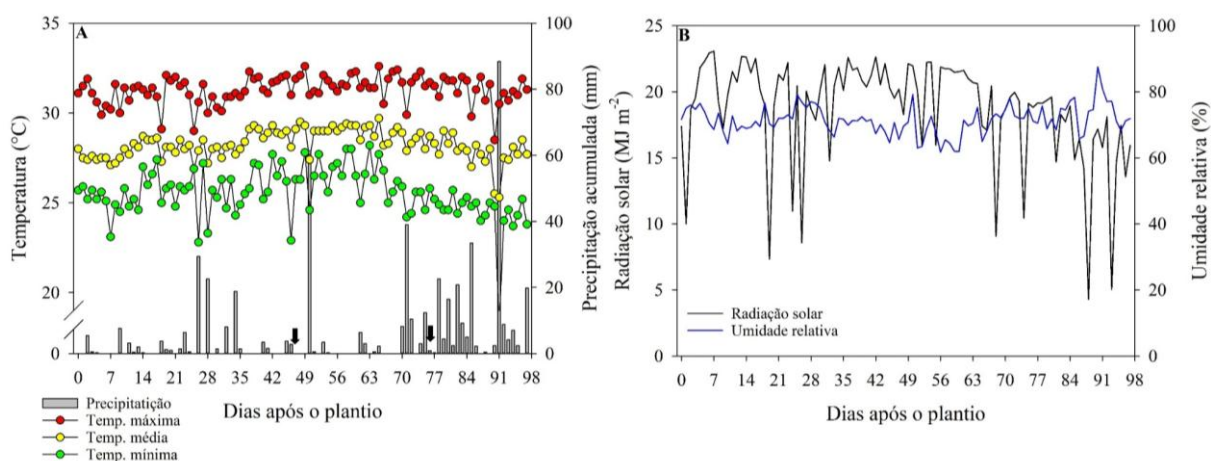


Fig. 1. Dados meteorológicos diários durante o período experimental. Temperatura e precipitação (A). Radiação solar e umidade relativa (B). As setas indicam o início e fim da imposição da deficiência hídrica.

A evapotranspiração de referência (ET_o) foi estimada utilizando o método de Penman-Monteith (Allen et al. 1998), enquanto os coeficientes de cultura (K_c) para as fases inicial, vegetativa e final foram definidos em 0,15, 1,15 e 0,50, respectivamente (Doorenbos e Kassam 1979). Com base nos valores de ET_o e K_c obtidos, a ET_c foi calculada (Allen et al. 1998) para determinar a quantidade adequada de água a ser aplicada por irrigação. A precipitação foi descontada, e a seguinte equação foi utilizada:

$$ET_c = ET_o \times K_c$$

A fertilização foi realizada com base nas necessidades da cultura, seguindo recomendações específicas para a região (Sobral et al. 2007). Foram aplicados 30 kg.ha⁻¹ de nitrogênio (fonte de ureia, com 45% de N), 60 kg.ha⁻¹ de P₂O₅ (fonte de superfosfato simples, com 18% de P₂O₅) e 40 kg.ha⁻¹ de K₂O (fonte de cloreto de potássio, com 60% de K₂O) durante o plantio, e 60 kg.ha⁻¹ de nitrogênio (fonte de ureia, com 45% de N) como adubação de cobertura.

A inoculação foi realizada utilizando o produto comercial Auras® (Embrapa e NOOA Ciência e Tecnologia Agrícola, Patos de Minas, Minas Gerais, Brasil), que contém a cepa CMAA 1363 de *Bacillus aryabhattai*. Este produto é licenciado pela Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa, Jaguariúna, São Paulo, Brasil) e é derivado da rizosfera da espécie de cacto *Cereus jamacaru*, encontrado no bioma Caatinga do semiárido brasileiro (Kavamura 2017). As sementes de milho foram submetidas à imersão na solução bacteriana imediatamente antes do plantio, utilizando uma dosagem de 4 mL kg⁻¹ de sementes, conforme recomendado pelo fabricante. A rizobactéria pertence à classe dos inoculantes, com concentração de 1×10^8 UFC mL⁻¹.

6.2.3 Delineamento experimental

O delineamento experimental adotado foi em blocos casualizados (DBC), em esquema de parcelas subdivididas no espaço, com quatro repetições por tratamento. Os tratamentos hídricos foram considerados como fatores das parcelas: condições hídricas ideais (WW – 100% da ET_c) e deficiência hídrica (WS – 50% da ET_c), enquanto as subparcelas foram definidas pela presença ou ausência de inoculação com *B. aryabhattai*, resultando em quatro tratamentos distintos.

Os blocos experimentais foram espaçados em 2 m, cada um contendo quatro parcelas. As parcelas foram divididas em duas subparcelas, com espaçamento de 1,5 m entre elas. Cada subparcela era composta por cinco linhas, com dimensões de 4,6 m de comprimento por 3,5 m

de largura (com as linhas espaçadas entre si por 0,7 m). A área útil foi definida como o conjunto das três linhas centrais, excluindo as quatro primeiras plantas de cada extremidade.

6.2.4 Análises ecofisiológicas

As análises ecofisiológicas foram realizadas entre 11:00 e 13:00 horas no terço médio do limbo foliar da primeira folha superior à espiga, exposta à radiação solar. Amostras foliares foram coletadas para as análises destrutivas (teor relativo de água – TRA e extravasamento de eletrólitos – EE), acondicionadas em caixas térmicas com gelo e posteriormente transportadas para o laboratório. Todas as análises foram realizadas durante a fase fenológica R3, 16 dias após o início do estresse por deficiência hídrica, em duas plantas por parcela.

6.2.4.1 Teor relativo de água (TRA)

O TRA foi determinado por meio da pesagem da massa fresca (MF), massa túrgida (MT) e massa seca (MS), utilizando a seguinte equação (Barrs e Weatherley 1962):

$$\text{TRA} = (\text{MF} - \text{MS}) / (\text{MT} - \text{MS}) \times 10^2$$

Para obtenção das massas, foram selecionados dez discos de folhas com aproximadamente 8 mm de diâmetro. Inicialmente, os discos foram pesados para determinar a MF. Em seguida, foram imersos em água por 24 horas, após o qual foram pesados novamente para obter a MT. Posteriormente, os discos foram secos em estufa a 80 °C por 24 horas para determinar a MS.

6.2.4.2 Extravasamento de eletrólitos (EE)

O EE foi avaliado com base na razão entre a condutividade inicial (CI) e a condutividade final (CF), conforme a seguinte equação (Scotti-Campos e Thu Pham Thi 1997):

$$\text{EE} = \text{CI} / \text{CF} \times 10^2$$

Seis discos de folhas com 8 mm de diâmetro foram imersos em 10 mL de água destilada em tubos de ensaio por 24 horas. A CI do meio foi medida utilizando um condutímetro. Posteriormente, o material foi submetido a um banho termostático a 100 °C por 60 minutos e, após o resfriamento, a CF foi aferida.

6.2.4.2 Índices de clorofila

Foram conduzidas medições não destrutivas dos índices de clorofila *a* e clorofila *b* utilizando o medidor não destrutivo do índice de clorofila Falker, modelo CFL1030 (Falker, Brasil). O equipamento opera com base na absorbância da luz emitida por diodos em três comprimentos de onda (λ): 635 nm e 660 nm (vermelho) e 880 nm (infravermelho). Após atravessar a folha, a luz é detectada por fotodiodos de silício, transmitindo os sinais de forma analógica. O medidor fornece leituras de absorbância, possibilitando a estimativa dos teores de clorofila *a* e *b* na folha (Barbieri Júnior et al. 2012; Cancellier et al. 2013; Schlichting et al. 2015).

6.2.4.3 Fluorescência transiente da clorofila *a* (OKJIP)

A obtenção de informações sobre os parâmetros estruturais e funcionais dos fotossistemas e da cadeia transportadora de elétrons foi aferida por meio de análise da fluorescência transiente da clorofila *a*. As medições foram realizadas após uma adaptação ao escuro de 30 minutos utilizando cliques, empregando um medidor portátil de fluorescência do modelo OS-30p (Opti-Sciences Inc., EUA). Os estados transientes foram induzidos pela aplicação de uma iluminação máxima de 3.000 μmol (fótons) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ com luz ativa (com 660

nm de comprimento de onda) por 1 segundo, de maneira uniforme sobre uma área foliar de 4 mm de diâmetro (Dinis et al. 2016).

A cinética da fluorescência rápida, desde a fluorescência inicial (F0) até a máxima (Fm), foi analisada com base nas emissões de fluorescência da curva OKJIP, que incluem os pontos O (50 µs), K (200 µs), J (2 ms), I (30 ms) e P (máxima intensidade de fluorescência). Além disso, foram registrados o tempo necessário para a emissão de fluorescência máxima (t(Fm)) e a área abaixo da curva OKJIP (A).

Com os resultados da curva OKJIP, foram calculados os parâmetros biofísicos: inclinação inicial aproximada da fluorescência transiente (M0), fluorescência variável relativa no ponto K (VK), fluorescência variável relativa no ponto J (VJ), fluorescência variável relativa no ponto I (VI), complexo de evolução de oxigênio (OEC), densidade de centros de reação do PSII por luz absorvida (RC/ABS), índice de performance com base na absorção (Plabs) e força motriz com base na absorção (DFabs) utilizando as equações do teste (Chen et al. 2016; Stirbet et al. 2018; Strasser et al. 2010).

6.2.5 Produtividade

As espigas da área útil de cada subparcela foram colhidas e debulhadas, determinando a produtividade por meio da seguinte equação:

$$P = (M / L \times E) \times 10^3$$

Na equação anterior, a produtividade (P) em quilogramas por hectare (kg ha⁻¹) é calculada dividindo a massa de grãos (M) coletada da área amostrada em quilogramas (kg) pelo produto do comprimento total da linha colhida (L) em metros (m) e o espaçamento entre linhas (E) em metros (m). Para a correção da produtividade com base em uma umidade de 13%, amostras de cada subparcela foram submetidas à secagem em estufa a 105°C ± 2°C por 24 horas, conforme as diretrizes estabelecidas pelas Regras para Análise de Sementes (Brasil 2009).

6.2.6 Análise estatística

Os dados foram submetidos ao teste de Shapiro-Wilk e posteriormente à análise de variância pelo teste F (<0,05), seguido pelo teste de Tukey (p<0,05) por meio do pacote *RBio* no software R (Bhering 2017). A correlação de Pearson também foi aplicada entre as variáveis TRA, clorofila *a*, EE, M0 e OEC utilizando o pacote *PerformanceAnalytics* no software R (Peterson e Carl 2020). Os gráficos foram elaborados utilizando o software SigmaPlot 14.0 (Systat Software, San Jose, CA, EUA).

6.3 Resultados

A deficiência hídrica provocou diminuição do TRA e aumento do EE (Fig. 2). Com a inoculação de *B. aryabhattai* sob tais condições, as plantas obtiveram efeito benéfico, com aumento de 11,81% no TRA e redução de 14,95% no EE em comparação com a deficiência hídrica sem a rizobactéria (Fig. 2).

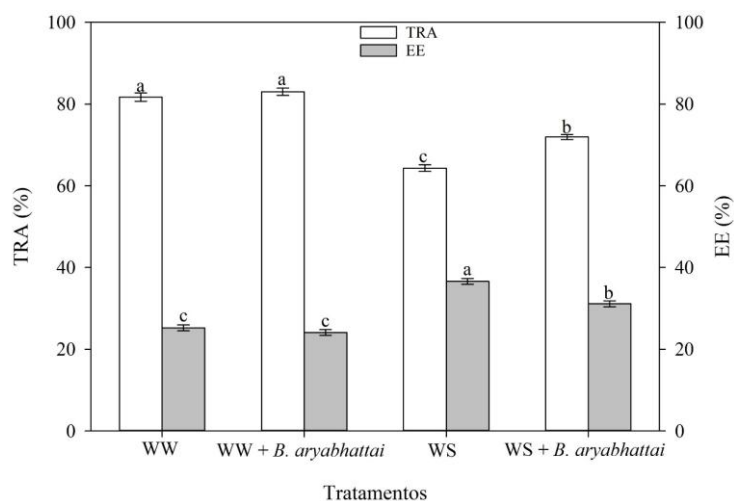


Fig. 2. Teor relativo de água (TRA) e extravasamento de eletrólitos (EE) em plantas de milho durante a fase reprodutiva sob dois regimes hídricos, condições hídricas ideais (WW) e deficiência hídrica (WS), com e sem inoculação por *Bacillus aryabhattai* cepa CMAA 1363. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

O efeito da inoculação de *B. aryabhattai* foi positivo nos índices de clorofila, tanto em condições de deficiência hídrica quanto em condições hídricas ideais (Fig. 3). Em plantas submetidas à deficiência hídrica, a inoculação resultou em aumento de 42,14% no índice de clorofila *a* e de 20,19% no índice de clorofila *b*, em comparação com plantas não inoculadas. De forma semelhante, em condições hídricas ideais, houve aumento de 26,43% no índice de clorofila *a* e de 43,41% no índice de clorofila *b* em plantas inoculadas em relação às não inoculadas (Fig. 3).

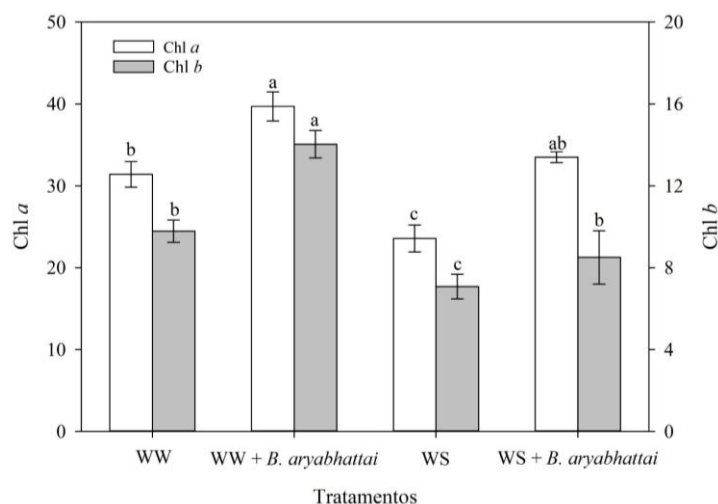


Fig. 3. Índices Falker de clorofila *a* (Chl *a*) e clorofila *b* (Chl *b*) em plantas de milho durante a fase reprodutiva sob dois regimes hídricos, condições hídricas ideais (WW) e deficiência hídrica (WS), com e sem inoculação por *Bacillus aryabhattai* cepa CMAA 1363. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

A inoculação de *B. aryabhattai* em condições de deficiência hídrica diferenciou a curva OKJIP dos demais tratamentos, tendo um aumento na fluorescência a partir do ponto I em plantas sob condições hídricas ideais e não havendo decréscimos na curva em condições de deficiência hídrica, enquanto nas plantas não inoculadas sujeitas à deficiência hídrica houve decréscimo a partir do ponto J da curva (Fig. 4-A). Todavia, não sendo perceptível visualmente

na curva, a deficiência hídrica isolada também proporcionou um forte aumento em VK, enquanto VJ e VI não diferiram dos demais tratamentos (Fig. 4-B).

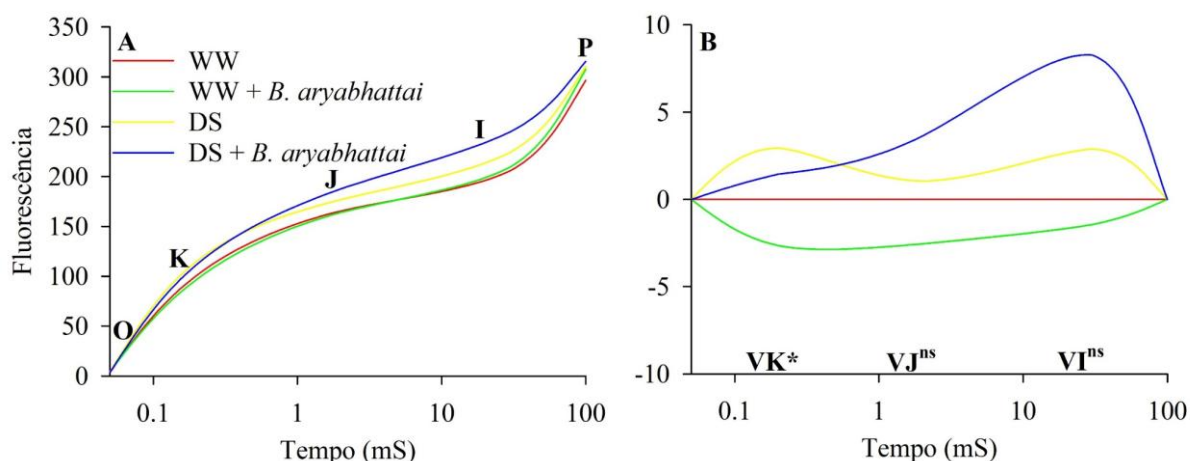


Fig. 4. Curva OKJIP da fluorescência transiente da clorofila *a* (A) e fluorescência variável relativa no ponto K (VK), J (VJ) e I (VI) (B) em plantas de milho durante a fase reprodutiva sob dois regimes hídricos, condições hídricas ideais (WW) e deficiência hídrica (WS), com e sem inoculação por *Bacillus aryabhattai* cepa CMAA 1363. Em VK (fluorescência relativa variável no ponto K), VJ (fluorescência relativa variável no ponto J) e VI (fluorescência relativa variável no ponto I), considerou-se WW como 0, calculando-se a diferença entre o mesmo e demais tratamentos. *Indica diferença estatística pelo teste F ($p < 0,05$) e ^{ns} não significativo pelo teste F ($p > 0,05$).

Os parâmetros de fluorescência transiente da clorofila *a* (OKJIP): M0, OEC, RC/ABS, Plabs e DFabs foram influenciados pelos tratamentos (Fig. 5). Maiores valores de M0 e VK foram observados em plantas sob deficiência hídrica não inoculadas com *B. aryabhattai*, enquanto maiores valores de OEC, RC/ABS, Plabs e DFabs foram observados em plantas sob condições hídricas ideais inoculadas com a rizobactéria.

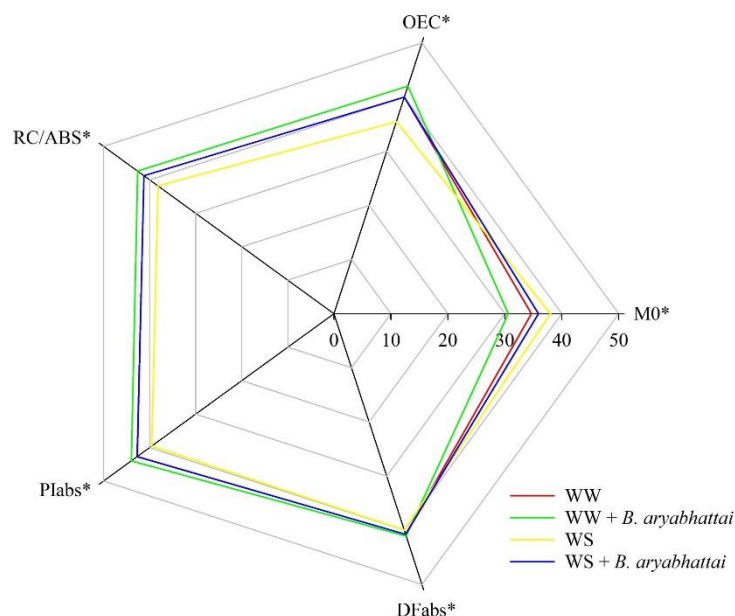


Fig. 5. Gráfico de radar referente a parâmetros de fluorescência transiente da clorofila *a* em plantas de milho durante a fase reprodutiva sob dois regimes hídricos, condições hídricas ideais (WW) e deficiência hídrica (WS), com e sem inoculação por *Bacillus aryabhattai* cepa CMAA 1363. Complexo de evolução de oxigênio (OEC), densidade de centros de reação do PSII por luz absorvida (RC/ABS), índice de performance com base na absorção (Plabs) e força motriz com base na absorção (DFabs). * Indica diferença estatística pelo teste F ($p < 0,05$).

A inoculação com *B. aryabhattai* não promoveu diferenças significativas na produtividade de grãos, tanto sob condições hídricas ideais quanto sob deficiência hídrica (Fig. 6).

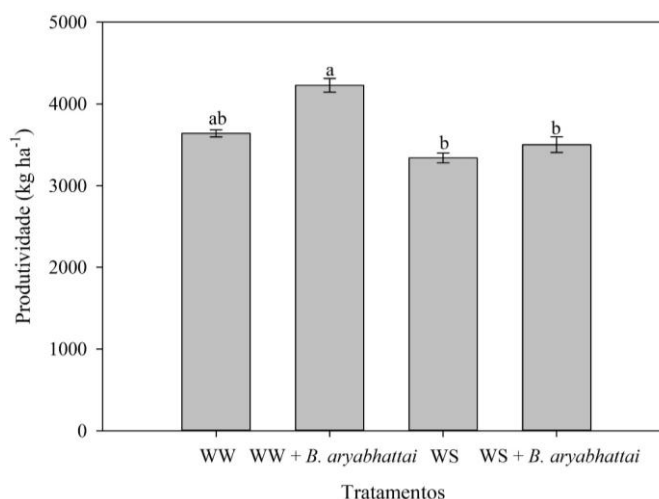


Fig. 6. Produtividade de plantas de milho submetidas a dois regimes hídricos durante a fase reprodutiva, condições hídricas ideais (WW) e deficiência hídrica (WS), com e sem inoculação por *Bacillus aryabhattai* cepa CMAA 1363. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

Os parâmetros analisados tiveram correlações significativas entre si (Fig. 5). Houve correlação positiva entre clorofila *a* (Chl *a*), teor relativo de água (TRA), OEC e produtividade (Prod). Por outro lado, os citados parâmetros foram correlacionados negativamente com o extravasamento de eletrólitos (EL) e M0.

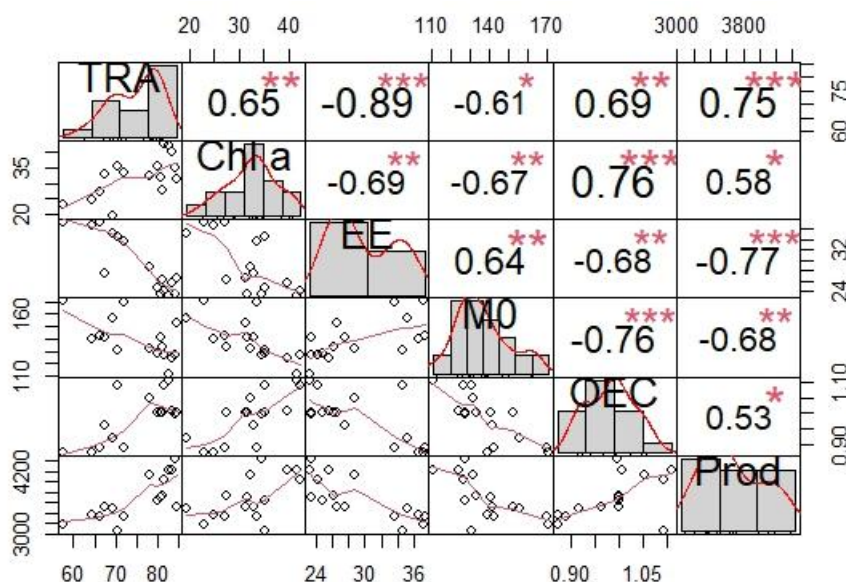


Fig. 6. Correlação de Pearson entre principais variáveis analisadas em plantas de milho durante a fase reprodutiva sob dois regimes hídricos, condições hídricas ideais e deficiência hídrica, com e sem inoculação por *Bacillus aryabhattai* cepa CMAA 1363. *, ** e *** Indicam significância a $p < 0,05$, $p < 0,01$ e $p < 0,001$, respectivamente.

6.4 Discussão

A cultura do milho é suscetível ao estresse por deficiência hídrica em todas as fases fenológicas, de forma contínua ou isolada (Li et al. 2022). A aplicação de rizobactérias tem se destacado como uma alternativa promissora para mitigação do estresse por deficiência hídrica em variadas culturas (Rezazadeh et al. 2019). Em condições de deficiência hídrica, neste estudo, a inoculação da rizobactéria foi capaz de melhorar o *status* hídrico das plantas de milho, promovendo aumento do TRA, junto à redução do estresse oxidativo e danos à membrana celular, indicado pela diminuição do EE (Zarei 2022).

Em plantas de tomate sob deficiência hídrica, além do aumento do TRA e diminuição do EE, *B. aryabhattai* também promoveu a proteção da molécula de clorofila (Haque et al. 2020). Em condições de deficiência hídrica, frequentemente há danos às moléculas de clorofila, provocados pelo estresse oxidativo (Nyaupane et al. 2024). Neste estudo, a inoculação de *B. aryabhattai* aumentou/protegeu os teores de clorofila em condições de deficiência e também em condições hídricas ideais. A inoculação da rizobactéria também aumentou os teores de clorofila em plantas de *Plantago ovata* em condições não estressantes (Mishra et al. 2016).

O efeito benéfico da rizobactéria no TRA, EE e nas clorofilas em condições de deficiência hídrica pode ser atribuído ao aumento da concentração de ácido indol-3-acético (AIA) e diminuição de precursores de etileno, capazes de aumentar a área do sistema radicular, proporcionando maior absorção de água e nutrientes (Ngangom et al. 2019; May et al. 2019). Deng et al. (2022) também observaram em plantas de milho maior desenvolvimento do sistema radicular em condições não estressantes, contribuindo para maior absorção de nutrientes, favorecendo o aumento dos índices de clorofila neste estudo em plantas em condições hídricas ideais.

A inoculação de rizobactérias tem demonstrado ser vantajosa não apenas na proteção da molécula de clorofila, mas também na melhoria dos parâmetros de fluorescência da clorofila *a* (Perboni et al. 2020). Devido às melhorias nas clorofilas em razão da inoculação de *B. aryabhattai*, houve também efeito benéfico no processo de transformação de energia luminosa em energia química, evidenciada por parâmetros de fluorescência transiente da clorofila *a* (Chen et al. 2016).

A inoculação de *B. aryabhatai* em condições hídricas ideais e de deficiência hídrica proporcionou benefícios, evidenciados pela curva OKJIP. Em plantas não inoculadas sujeitas à deficiência hídrica, houve decréscimo a partir do ponto J da curva. Logo, é sugestivo que a deficiência hídrica isolada causou prejuízos na oxidação do *pool* de plastoquinona, dada a redução da fase J-I (Ferroni et al. 2022), enquanto o aumento da fluorescência na fase I-P em plantas inoculadas com *B. aryabhatai* indica melhorias nos centros de reação do PSI (Guo et al. 2020). Ademais, a deficiência hídrica isolada também proporcionou forte aumento em VK, indicando aumento do ponto K na curva OKJIP, o que evidencia problemas ao complexo de evolução de oxigênio (OEC) (Oukarroum et al. 2016).

Como resultado da elevação de VK, plantas sob deficiência hídrica e não inoculadas com a rizobactéria apresentaram danos ao OEC, que atua na quebra da molécula de água, na liberação de elétrons e oxigênio molecular (Gupta 2020a). Ele é um dos componentes mais sensíveis ao estresse abiótico dentro do aparato fotossintético (Gupta 2020b). Além da elevação de VK e da diminuição de OEC, plantas sob deficiência hídrica também tiveram forte elevação de M0, todavia estas alterações foram menos pronunciadas em plantas inoculadas com *B. aryabhatai* sob as mesmas condições hídricas. Maiores valores em M0 indicam elevação inicial da fluorescência na fase O-J da curva OKJIP (Stirbet et al. 2018), sugerindo danos ao transporte de elétrons para a quinona A (Liu et al. 2018). Portanto, os valores mais próximos aos observados em plantas mantidas sob condições hídricas ideais para os parâmetros M0, VK e OEC nas plantas sob deficiência hídrica sugerem que a rizobactéria desempenha um papel protetor na quinona A e no OEC (Chen et al. 2016).

Sob condições de deficiência hídrica, o PSII é particularmente suscetível a danos, com os parâmetros RC/ABS e Plabs servindo como indicadores desses efeitos (Meng et al. 2016). A redução observada em RC/ABS e Plabs nas plantas não inoculadas sugere desativação dos centros de reação do PSII (Kulundžić et al. 2022) e diminuição da eficiência na conservação de energia durante o processo de redução de transportadores de elétrons pela luz absorvida (Lee et al. 2021), respectivamente. Tanto Plabs quanto DFabs são reconhecidos como índices da vitalidade do aparato fotossintético (Song et al. 2022). A redução de DFabs, observada em plantas não inoculadas sob deficiência hídrica, indica uma condição de estresse severo (Lee et al. 2022). Entretanto, a inoculação com *B. aryabhatai* sob as mesmas condições hídricas protegeu o PSII, refletido nos valores de DFabs mais próximos dos observados em plantas cultivadas sob condições hídricas ideais. Vale salientar que a rizobactéria também proporcionou efeito benéfico em OEC, RC/ABS, Plabs e DFabs em plantas sob condições hídricas ideais, indicando melhorias na eficiência fotoquímica (Stirbet et al. 2018).

Apesar das alterações ecofisiológicas benéficas promovidas pela inoculação com *Bacillus aryabhatai* em condições hídricas ideais e de deficiência, não foram observadas diferenças significativas na produtividade. A deficiência hídrica durante a fase reprodutiva do milho impacta negativamente a viabilidade do pólen, o número de grãos fertilizados, bem como o enchimento e expansão dos grãos (Attia et al. 2021; Bheemanahalli et al. 2022). Esses efeitos podem não ser suficientemente mitigados pela inoculação com *B. aryabhatai*. Pode-se salientar que parâmetros ecofisiológicos podem ter respostas distintas em determinada fase fenológica (Cai et al. 2020), em que os efeitos da inoculação podem ser mais proeminentes durante o estresse na fase vegetativa da cultura. Kavamura et al. (2017) relataram melhorias em parâmetros biométricos em plantas de milho inoculadas com *B. aryabhatai* sob condições de deficiência hídrica durante a fase vegetativa.

Diversos parâmetros correlacionaram-se entre si. O aumento do TRA correlacionou-se positivamente com aumento de clorofila *a* e do OEC, e negativamente com EE e M0. Este padrão sugere que o aumento do TRA, observado em plantas inoculadas com *B. aryabhatai* sob condições de deficiência hídrica, confere proteção ao aparato fotossintético, evidenciada pela proteção da clorofila *a* e pelo melhor desempenho do OEC e otimização da eficiência energética durante o transporte de elétrons, dada a diminuição de M0 (Chen et al. 2016), além de diminuir os danos à membrana celular, visto a redução do EE (Zarei 2022).

6.5 Conclusões

Durante a fase reprodutiva da cultura do milho, a rizobactéria *B. aryabhatai* cepa CMAA 1363 mitiga o estresse por deficiência hídrica aumentando o TRA, protegendo a membrana celular e as clorofilas, além de otimizar a fase fotoquímica da fotossíntese. No entanto, tais alterações ecofisiológicas benéficas não foram refletidas em aumento da produtividade.

Em condições hídricas ideais, *B. aryabhatai* cepa CMAA 1363 promoveu maiores índices de clorofila e maior eficiência fotoquímica.

Estudos adicionais são necessários para comprovação da eficácia de *B. aryabhatai* cepa CMAA 1363 em plantas de milho sob deficiência hídrica durante a fase reprodutiva, considerando cenários de menor severidade ou curta duração do estresse.

6.6 Referências

- Abiala M, Sadhukhan A, Sahoo L (2023) Isolation and characterization of stress-tolerant *priestia* species from cowpea rhizosphere under drought and nutrient deficit conditions. *Curr Microbiol* 80:140. <https://doi.org/10.1007/s00284-023-03246-8>
- Allen RG, Pereira LS, Raes D, Smith M (1998) Crop evapotranspiration: gui-delines for computing crop water requirments. FAO, Rome. (Irrigation and Drainage Paper, 56).
- Attia A, El-Hendawy S, Al-Suhaibani N, Alotaibi M, Tahir MU, Kamal KY (2021) Evaluating deficit irrigation scheduling strategies to improve yield and water productivity of maize in arid environment using simulation. *Agricultural Water Management* 249:106812. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2021.106812>
- Barbieri Junior Ê, Rossiello ROP, Silva RVM, Ribeiro RC, Morenz MJF (2012) Um novo clorofilômetro para estimar os teores de clorofila em folhas do capim Tifton 85. *Ciência Rural*. 42(12):2242-2245. <https://doi.org/10.1590/S0103-84782012005000109>
- Barrs HD, Weatherley PE (1962) A Re-Examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. *Aust Jnl Of Bio Sci* 15:413–428. <https://doi.org/10.1071/bi9620413>
- Bheemanahalli R, Ramamoorthy P, Poudel S, Samiappan S, Wijewardane N, Reddy KR (2022) Effects of drought and heat stresses during reproductive stage on pollen germination, yield, and leaf reflectance properties in maize (*Zea mays* L.). *Plant Direct* 6:e434. <https://doi.org/10.1002/pld3.434>
- Bhering LL (2017) Rbio: A tool for biometric and statistical analysis using the R platform. *Crop Breed Appl Biotechnol* 17:187–190. <https://doi.org/10.1590/1984-70332017v17n2s29>
- Brasil (2009) Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. Regras para análise de sementes. MAPA, Brasília
- Cai F, Zhang Y, Mi N, Ming H, Zhang S, Zhang H, Zhao X (2020) Maize (*Zea mays* L.) physiological responses to drought and rewatering, and the associations with water stress degree. *Agricultural Water Management* 241:106379. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2020.106379>
- Cancellier EP, Silva J, Santos MM, Siebeneichler SC, Fidelis RR (2013) Índices de clorofila em partes da planta de arroz de terras altas. *Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável*. 8(1):199-206.
- Chen S, Yang J, Zhang M, Strasser RJ, Qiang S (2016) Classification and characteristics of heat tolerance in *Ageratina adenophora* populations using fast chlorophyll a fluorescence rise O-J-I-P. *Environmental and Experimental Botany* 122:126–140. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.09.011>

- Chisanga CB, Moombe M, Elijah P (2022) Modelling climate change impacts on maize. CABI Reviews. 17:1-11.
<https://www.cabidigitallibrary.org/doi/10.1079/cabireviews202217008>
- Deng C, Zhang N, Liang X, Huang T, Li B (2022) *Bacillus aryabhattai* LAD impacts rhizosphere bacterial community structure and promotes maize plant growth. Journal of the Science of Food and Agriculture 102:6650–6657. <https://doi.org/10.1002/jsfa.12032>
- Devi NSA, Kumutha K, Anandham R, Krishnamoorthy R (2021) Induction of moisture stress tolerance by *Bacillus* and *Paenibacillus* in pigeon pea (*Cajanus cajan* L). 3 Biotech 11:355. <https://doi.org/10.1007/s13205-021-02901-w>
- Dinis L-T, Ferreira H, Pinto G, Bernardo S, Correia CM, Moutinho-Pereira J (2016) Kaolin-based, foliar reflective film protects photosystem II structure and function in grapevine leaves exposed to heat and high solar radiation. Photosynthetica. 54:47-55. <https://doi.org/10.1007/s11099-015-0156-8>
- Doorenbos J, Kassam AH (1979) Yield response to water. FAO, Rome (FAO irrigation and drainage, paper 33)
- Faostat. Food and agriculture data. <https://www.fao.org/faostat/en/>. Accessed 2 May 2024
- Ferroni L, Živčák M, Kovar M, Colpo A, Pancaldi S, Allakhverdiev SI, Brestič M (2022) Fast chlorophyll *a* fluorescence induction (OJIP) phenotyping of chlorophyll-deficient wheat suggests that an enlarged acceptor pool size of Photosystem I helps compensate for a deregulated photosynthetic electron flow. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology 234:112549. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2022.112549>
- Gomaa MA, Kandil EE, El-Dein AAMZ, Abou-Donia MEM, Ali HM, Abdelsalam NR (2021) Increase maize productivity and water use efficiency through application of potassium silicate under water stress. Sci Rep 11:224. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-80656-9>
- Guo Y, Lu Y, Goltsev V, Strasser RJ, Kalaji HM, Wang H, Wang X, Chen S, Qiang S (2020) Comparative effect of tenuazonic acid, diuron, bentazone, dibromothymoquinone and methyl viologen on the kinetics of Chl *a* fluorescence rise OJIP and the MR820 signal. Plant Physiology and Biochemistry 156:39–48. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.08.044>
- Gupta R (2020a) The oxygen-evolving complex: a super catalyst for life on earth, in response to abiotic stresses. Plant Signaling & Behavior 15:1824721. <https://doi.org/10.1080/15592324.2020.1824721>
- Gupta R (2020b) Manganese Repairs the Oxygen-Evolving Complex (OEC) in maize (*Zea mays* L.) damage during seawater vulnerability. J Soil Sci Plant Nutr 20:1387–1396. <https://doi.org/10.1007/s42729-020-00220-2>
- Haque MM, Mosharaf MK, Khatun M, Haque MA, Biswas MS, Islam MS, Islam MM, Shozib HB, Miah MMU, Molla AH, Siddiquee MA (2020) Biofilm producing rhizobacteria with multiple plant growth-promoting traits promote growth of tomato under water-deficit stress. Front Microbiol 11. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.542053>
- Kavamura VN, Santos SN, Taketani RG, Vasconcellos RLF & Melo IS (2017) Draft genome sequence of plant growth-promoting drought-tolerant *Bacillus* sp. strain CMAA 1363 isolated from the Brazilian Caatinga biome. Genome Announcements 5: e01534-16. <https://doi.org/10.1128/genomeA.01534-16>
- Kulundžić AM, Josipović A, Matoša Kočar M, Viljevac Vuletić M, Antunović Dunić J, Varga I, Cesar V, Sudarić A, Lepeduš H (2022) Physiological insights on soybean response to drought. Agricultural Water Management. 268:107620. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2022.107620>
- Lee K-C, Kweon H, Sung J-W, Kim YS, Song YG, Cha S, Koo N (2021) Physiological response analysis for the diagnosis of drought and waterlogging damage in *Prunus yedoensis*. Forest Science and Technology 18:14–25. <https://doi.org/10.1080/21580103.2022.2035829>

- Li T, Zhang X, Liu Q, Liu J, Chen Y, Sui P (2022) Yield penalty of maize (*Zea mays* L.) under heat stress in different growth stages: A review. *Journal of Integrative Agriculture* 21:2465–2476. <https://doi.org/10.1016/j.jia.2022.07.013>
- Liu J, Guo YY, Bai YW, Camberato JJ, Xue JQ, Zhang RH (2018) Effects of drought stress on the photosynthesis in maize. *Russ J Plant Physiol* 65:849–856. <https://doi.org/10.1134/S1021443718060092>
- May A, Moreira BRA, Mascarin GM, Viana RS, Santos MS, Silva EHFM, Ramos NP, Melo IS de (2019) Induction of drought tolerance by inoculation of *Bacillus aryabhattai* on sugarcane seedlings. *Cientifica* 47:400–410. <https://doi.org/10.15361/1984-5529.2019v47n4p400-410>
- Meng L-L, Song J-F, Wen J, Zhang J, Wei J-H (2016) Effects of drought stress on fluorescence characteristics of photosystem II in leaves of *Plectranthus scutellarioides*. *Photosynthetica* 54:414–421. <https://doi.org/10.1007/s11099-016-0191-0>
- Mishra B, Singh DrB, Ranjan J, Dubey PN, Kant K, Joshi A (2016) Effect of native strains of plant growth promoting rhizobacteria on growth and yield of Isabgol (*Plantago ovata*). *The Indian Journal of Agricultural Sciences* 86:1280–1285. <https://doi.org/10.56093/ijas.v86i10.62106>
- Ngangom I, Nisha MM, Kumar SS, Ravindra KV, Tewari L, Sushmitha S (2019) Role of *Bacillus aryabhattai* in plant growth and development. *Agricultural Science Digest* 39: 46-50. <https://doi.org/10.18805/ag.D-4723>
- Nyaupane S, Poudel MR, Panthi B, Dhakal A, Paudel H, Bhandari R (2024) Drought stress effect, tolerance, and management in wheat – a review. *Cogent Food & Agriculture* 10:2296094. <https://doi.org/10.1080/23311932.2023.2296094>
- Oukarroum A, El Madidi S, Strasser RJ (2016) Differential heat sensitivity index in barley cultivars (*Hordeum vulgare* L.) monitored by chlorophyll a fluorescence OKJIP. *Plant Physiology and Biochemistry* 105:102–108. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.04.015>
- Perboni AT, Martinazzo EG, Moura AB, Bacarin MA (2020) Special issue in honour of Prof. Reto J. Strasser - Can be performance indexes used to select plant growth-promoting rhizobacteria? *Photosynt* 58:253–261. <https://doi.org/10.32615/ps.2019.149>
- Peterson BG, Carl P (2020) Performance Analytics: econometric tools for performance and risk analysis. R Package Version 2.0.4
- Ramesh A, Sharma SK, Yadav N, Joshi OP (2014) Phosphorus Mobilization from Native Soil P-Pool upon Inoculation with Phytate-Mineralizing and Phosphate-Solubilizing *Bacillus aryabhattai* Isolates for Improved P-Acquisition and Growth of Soybean and Wheat Crops in Microcosm Conditions. *Agric Res* 3:118–127. <https://doi.org/10.1007/s40003-014-0105-y>
- Rezazadeh S, Ilkaee M, Aghayari F, Paknejad F, Rezaee M (2019) The physiological and biochemical responses of directly seeded and transplanted maize (*Zea mays* L.) supplied with plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) under water stress. *Iranian Journal of Plant Physiology* 5:3009. <https://doi.org/10.30495/ijpp.2019.670787>
- Santos HG, Jacomine, PKT, Anjos LHC, Oliveira VA, Lumberras JF, Coelho MR, Almeida JA, Araujo Filho JC, Oliveira JB, Cunha TJF (2018) Sistema brasileiro de classificação de solos. Embrapa, Brasília
- Santos VP, Fernandes PD, Melo AS, Sobral LF, Brito MEB, Dantas JDM, Bonfim LV (2009) Fertirrigação da bananeira cv. Prata-Anã com N e K em um argissolo vermelho-amarelo. *Revista Brasileira de Fruticultura*. 31:567-573. <https://doi.org/10.1590/S0100-29452009000200035>
- Schlichting A, Bonfim-Silva E, Silva M, Pietro-Souza W, Silva T, Farias L (2015) Efficiency of portable chlorophyll meters in assessing the nutritional status of wheat plants. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental* 19:1148–1151. <https://doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v19n12p1148-1151>

- Scotti-Campos P, Thu Phan Thi A (1997) Effect of abscisic acid pretreatment on membrane leakage and lipid composition of *Vigna unguiculata* leaf discs subject to osmotic stress. *Plant Science*. 130:11-18.
- Shin DJ, Yoo S-J, Hong JK, Weon H-Y, Song J, Sang MK (2019) Effect of *Bacillus aryabhattai* H26-2 and *B. siamensis* H30-3 on Growth Promotion and Alleviation of Heat and Drought Stresses in Chinese Cabbage. *Plant Pathol J* 35:178–187. <https://doi.org/10.5423/PPJ.NT.08.2018.0159>
- Sobral LF, Viegas PRA, Siqueira OJW, Anjos JL, Barretto MCV, Gomes JBV (2007) Recomendação para o uso de corretivos e fertilizantes no estado de Sergipe. Embrapa Tabuleiros Costeiros, Aracaju
- Song YG, Hwang JE, An J, Kim PB, Park HB, Park HJ, Kim S, Lee CW, Lee BD, Kim NY, Lee KC (2022) The Growth and Physiological Characteristics of the Endangered CAM Plant, *Nadopungnan* (*Sedirea japonica*), under Drought and Climate Change Scenarios. *Forests* 13:1823. <https://doi.org/10.3390/f13111823>
- Stirbet A, Lazár D, Kromdijk J, Govindjee G (2018) Chlorophyll a fluorescence induction: Can just a one-second measurement be used to quantify abiotic stress responses? *Photosynth* 56:86–104. <https://doi.org/10.1007/s11099-018-0770-3>
- Strasser RJ, Tsimilli-Michael M, Qiang S, Goltsev V (2010) Simultaneous *in vivo* recording of prompt and delayed fluorescence and 820-nm reflection changes during drying and after rehydration of the resurrection plant *Haberlea rhodopensis*. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics* 1797:1313–1326. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2010.03.008>
- Zarei T (2022) Balancing water deficit stress with plant growth-promoting rhizobacteria: A case study in maize. *Rhizosphere* 24:100621. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2022.100621>

7. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Comprovadamente, *Bacillus aryabhattai* cepa CMAA 1363 é capaz de mitigar os efeitos da deficiência hídrica e promover o crescimento de plantas de milho. A inoculação promoveu melhor desenvolvimento radicular, o que melhorou as relações hídricas das plantas, refletindo-se no aumento do teor relativo de água, na modulação da atividade de enzimas antioxidantes e na proteção das membranas celulares e do aparato fotossintético. Tais alterações fisiológicas e bioquímicas resultam em melhores parâmetros morfoagronômicos, especialmente o aumento da área foliar.

Durante o estresse por deficiência hídrica na fase vegetativa, a inoculação foi determinante para reduzir os efeitos negativos da deficiência hídrica, promovendo alterações fisiológicas e bioquímicas semelhantes às observadas anteriormente. Essas respostas favoreceram a recuperação do desempenho das plantas após o restabelecimento hídrico favorável, proporcionando maior produtividade de grãos.

Durante o estresse por deficiência hídrica na fase reprodutiva, *B. aryabhattai* manteve efeito benéfico, evidenciado pelo aumento do teor relativo de água e pela proteção das membranas celulares e do aparato fotossintético. Contudo, tais benefícios não se refletiram em aumento da produtividade de grãos.

Em condições hídricas ideais, os efeitos promotores de crescimento tornaram-se também evidentes, com maior expansão da área foliar e melhor eficiência fotoquímica.

Assim, *B. aryabhattai* constitui uma estratégia biotecnológica promissora e eficaz para promover o crescimento vegetal e mitigar os efeitos adversos do estresse por deficiência hídrica em plantas de milho.