



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

**MICRORGANISMOS DA RIZOSFERA DE MANGABEIRAS
EM RESERVA EXTRATIVISTA URBANA:
BIOPROSPECÇÃO E APLICAÇÃO**

ANA PAULA ALVES MATOS

2026



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

ANA PAULA ALVES MATOS

**MICRORGANISMOS DA RIZOSFERA DE MANGABEIRAS EM RESERVA
EXTRATIVISTA URBANA: BIOPROSPECÇÃO E APLICAÇÃO**

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

Orientadora
Profa. Dra. Renata Silva Mann

SÃO CRISTÓVÃO
SERGIPE – BRASIL
2026

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA BIBLIOTECA CENTRAL
UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE**

M433m Matos, Ana Paula Alves.
 Microrganismos da rizosfera de mangabeiras em reserva
 extrativista urbana: bioprospecção e aplicação / Ana Paula Alves
 Matos; orientadora Renata Silva-Mann. – São Cristóvão, SE, 2026.
 88 f.: il.

 Dissertação (mestrado em Agricultura e Biodiversidade) –
 Universidade Federal de Sergipe, 2026.

 1. Agrobiodiversidade. 2. Mangabeira. 3. Biodiversidade -
 Conservação. 4. Rizosfera. 5. Reservas naturais – Sergipe. I. Reserva
 Extrativista das Mangabeiras Uilson de Sá. II. Silva-Mann, Renata,
 orient. I. Título.

CDU 634.61(813.7)

ANA PAULA ALVES MATOS

**MICRORGANISMOS DA RIZOSFERA DE MANGABEIRAS EM RESERVA
EXTRATIVISTA URBANA: BIOPROSPECÇÃO E APLICAÇÃO**

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

APROVADA em 12 de fevereiro de 2026.

Dra. Roberta Pereira Miranda Fernandes (UFS)

Dra. Rafaela Simão Abrahão Nóbrega (UFRB)

Profª. Dra. Renata Silva Mann
(Orientadora)

SÃO CRISTÓVÃO
SERGIPE – BRASIL

*Aos meus pais, que sempre estiveram
presentes, ao meu irmão, aos amigos e ao
grupo de pesquisa, também ao meu marido e,
em especial, a Deus toda honra e glória a Ele.*
Dedico

AGRADECIMENTOS

Começo esse texto agradecendo a Deus por me dar capacidades físicas, psicológicas e sustento para completar essa caminhada. O amparo que Ele me deu foi também através de pessoas maravilhosas que passaram pelo meu caminho.

Agradeço, em especial, à minha família: José Carlos Filho, Anailta, Paulo Marcelo, Hiago Samir, Maria, José Carlos, vocês foram indispensáveis para a conclusão dessa jornada, eu nada seria sem vocês.

Agradeço também à pessoa maravilhosa de quem tive o prazer de me aproximar, minha orientadora, Dra. Renata Silva Mann, que me confiou esse trabalho e esteve sempre presente, com palavras de incentivo e com resoluções rápidas quando as adversidades surgiam. Sou muito grata por ter tido a oportunidade de trabalhar com a senhora.

Também agradeço aos amigos de jornada que fazem parte do grupo de pesquisa Genaplant: Suzana, Jackeline, Matheus, Natali, Lucas A., Lucas M., Lorena, Conceição, Isabella, Cris, Val e a todos que sempre foram solícitos em me auxiliar nessa jornada acadêmica.

Agradeço à professora Dra. Rafaela Nóbrega Abrahão, que me acompanhou em experimentos e se tornou uma amiga. Também sou grata à professora Dra. Roberta Miranda Fernandes, que me deu a primeira oportunidade de contato com a ciência.

Agradeço também às minhas amigas Tamiris e Joana, que foram suporte. Sou muito feliz por ter vocês por perto.

A todos os amigos e familiares que torcem pela minha felicidade, não citados aqui, mas sempre presentes no meu coração, muito obrigada!

Ao Programa de Pós-Graduação em Agricultura e Biodiversidade, que é composto por profissionais extremamente competentes e que impulsionam a carreira acadêmica.

Agradeço também à Universidade Federal de Sergipe pela estrutura disponível e à Capes pela bolsa concedida.

BIOGRAFIA

Ana Paula Alves Matos, nascida em 5 de julho de 2000, na cidade de Campo Formoso, Bahia, é filha de Anailta Alves Borges de Matos e Paulo Marcelo Borges de Matos, onde passou sua infância e boa parte da adolescência. Aos 15 anos, foi estudar em Senhor do Bonfim-BA para concluir o curso técnico agrícola, com habilitação em Agropecuária. Nesse período, apaixonou-se pelas ciências agrárias, principalmente pelas áreas de fruticultura e topografia e, então, decidiu ser engenheira agrônoma. A jornada no curso de Agronomia da Universidade Federal de Sergipe proporcionou conhecimentos em microbiologia, genética e extensão rural, abrindo caminho para o mestrado.

No dia 12 de fevereiro de 2026, concluiu esse ciclo como mestre, já com a aprovação para o doutorado, tornando-se uma profissional com competências em diversas áreas do conhecimento e com a persistência necessária para enfrentar novos desafios.

SUMÁRIO

RESUMO.....	v
ABSTRACT.....	Erro! Indicador não definido.
1. INTRODUÇÃO GERAL	vi
2. REVISÃO DE LITERATURA	3
2.1 Mangabeira e a comunidade extrativista	3
2.2 Microbiota do solo e sustentabilidade agrícola	5
2.2.1 O solo como sistema vivo e dinâmico.....	5
2.3 Potencial promotor de crescimento de plantas e a interação com a rizosfera	5
2.4 O gênero <i>Bacillus</i> e seu potencial na promoção de crescimento vegetal	7
2.5 <i>Serratia</i> na promoção de crescimento vegetal e aplicações biotecnológicas	7
2.5.1 Usos agrícolas: promoção de crescimento, tolerância a estresses e biocontrole	8
2.5.2 Biocontrole de pragas e nematoides	8
2.5.3 Produção de enzimas de interesse industrial e agrícola.....	9
2.5.4 Metabólitos e biomoléculas: pigmentos, biossurfactantes e formulações	9
2.5.5 Usos ambientais: biorremediação e tratamento de efluentes	9
2.5.6 Aplicações biomédicas e farmacêuticas e o alerta de biossegurança.....	9
2.6 Ferramentas moleculares e metagenômicas no estudo da microbiota do solo	9
3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	12
4. ARTIGO 1	19
PERFIL GENÉTICO E PROSPECÇÃO TECNOLÓGICA DE <i>BACILLUS</i> SPP. PARA PROMOÇÃO DE CRESCIMENTO VEGETAL: UMA REVISÃO SISTEMÁTICA.....	19
RESUMO	19
4.1. Introdução.....	19
4.2. Material e Métodos	20
4.2.1. Prospecção científica	20
4.2.2. Análise de dados.....	21
4.2.3. Prospecção funcional dos genes	22
4.2.4. Prospecção tecnológica.....	22
4.3. Resultados	23
4.3.1. Bibliometria	23
4.3.2. Regulação do crescimento vegetal associado ao gênero <i>Bacillus</i>	26
4.3.3. Prospecção tecnológica.....	35
4.4. Discussão.....	37
4.5. Conclusões	39
4.6. Referências Bibliográficas	40
5. ARTIGO 2	44

MICRORGANISMOS DIAZOTRÓFICOS DA RIZOSFERA DE <i>HANCORNIA SPECIOSA</i> : PERFIL MORFOLÓGICO E POTENCIAL PARA PROMOÇÃO DE CRESCIMENTO VEGETAL	44
RESUMO	44
5.1. Introdução.....	44
5.2. Material e Métodos	45
5.2.1. Coleta e obtenção de amostras.....	45
5.2.2. Preparo do inóculo bacteriano	46
5.2.3. <i>Screening</i> de formação de plântulas em papel <i>germiteste</i>	46
5.2.4. Bioatividade por compostos voláteis	47
5.2.5. Interações entre cepas bacterianas	47
5.2.6. Caracterização fenotípica e textura de colônias.....	47
5.2.7. Análises estatísticas e gráficos	48
5.3. Resultados	48
5.3.1. Bioatividade em placa bipartida	48
5.3.2. Interações interespecíficas entre cepas	49
5.3.3. Caracterização fenotípica de coloração Gram e morfologia de colônia	49
5.3.4. Textura de colônias.....	50
5.4. Discussão.....	51
5.5. Consideração Final	53
5.6. Referências	54
6. ARTIGO 3	56
DINÂMICA FUNCIONAL DA MICROBIOTA RIZOSFÉRICA DE <i>HANCORNIA</i> <i>SPECIOSA</i> GOMES EM RESERVA EXTRATIVISTA URBANA.....	56
RESUMO	56
6.1. Introdução.....	56
6.2. Material e Métodos	58
6.2.1. Coleta e obtenção de amostras.....	58
6.2.2. Diluições e Isolamento Bacteriano	58
6.2.3. Metagenômica do consórcio de isolados	59
6.2.4. Mineração Gênica.....	59
6.2.5. Ensaio de promoção de crescimento com alface	60
6.2.6. Análises estatísticas	60
6.3. Resultados	60
6.3.1. Perfil taxonômico metagenômico da amostra composta de isolados	65
6.3.2. Mineração Gênica.....	65
6.4. Discussão.....	66
6.5. Conclusão	68
6.6. Referências	68

7. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	71
8. ANEXOS	73

LISTA DE FIGURAS

REVISÃO

Figura		Página
1	Produção de <i>Hancornia speciosa</i> Gomes na região Nordeste do Brasil. Fonte: IBGE (2022).	03
2	Nuvem de palavras das principais áreas de estudo em <i>Hancornia speciosa</i> Gomes.	04
3	Reserva Extrativista das Mangabeiras Uilson de Sá: área em 2003 e em 2024. Fonte: Google Earth, 2024.	04
4	Ciclo biogeoquímico do nitrogênio.	06
5	Prospecção científica da espécie <i>Serratia marcescens</i> com base na plataforma Lens.	08
6	Sequenciamento por <i>amplicon</i> .	10
7	Sequenciamento <i>Shotgun</i> .	10

ARTIGO 1

Figura		Página
1	Procedimento de busca booleana para estudos envolvendo <i>Bacillus</i> sp. associados à promoção de crescimento vegetal.	20
2	Distribuição temporal de artigos científicos sobre genes e mecanismos de <i>Bacillus</i> spp. associados à promoção do crescimento vegetal (2004–2025).	23
3	Produção de autores ao longo do tempo em estudos sobre <i>Bacillus</i> sp. e promoção do crescimento vegetal (2013–2023).	24
4	Mapa de colaboração científica entre países em estudos sobre <i>Bacillus</i> sp. e promoção do crescimento vegetal.	24
5	Relação entre espécies de <i>Bacillus</i> sp., plantas hospedeiras e tecidos de isolamento reportados nos estudos analisados.	25
6	Distribuição funcional dos genes de <i>Bacillus</i> spp. associados à promoção de crescimento vegetal.	26
7	Hormônios vegetais mais citados nas análises genéticas de <i>Bacillus</i> sp. nos artigos inseridos na revisão sistemática.	27
8	Rede de interação gênica construída a partir dos genes e suas interações (esquerda) e de metabólitos (direita). Conexões obtidas no Cytoscape (Shannon <i>et al.</i> , 2003).	34
9	Rotas metabólicas com base em informações genéticas.	35
10	Registros de depósitos de patentes sobre espécies de microrganismos do gênero <i>Bacillus</i> ao longo do tempo.	36

ARTIGO 2

Figura		Página
1	Áreas (lotes) que compõem a Reserva Extrativista das Mangabeiras Uilson de Sá em Aracaju, Sergipe. Souza, 2024.	45
2	<i>Screening</i> proporção de sementes com plântula aos 4 dias por tratamento, com IC95% (Wilson).	47
3	Mapa de calor da variação percentual de parâmetros morfométricos de plântulas de alface submetidas à inoculação bacteriana.	48
4	Distribuição do tamanho total (cm) de plântulas de alface após tratamentos com bactérias diazotróficas.	49

5	Rede de interações em cocultivos de potencial promotor de crescimento de plantas isoladas de <i>Hancornia speciosa</i> Gomes e sementes de alface em germinação aos 4 dias.	49
6	Distribuição dos isolados da mangaba por coloração de Gram e morfologia de colônias. Oriundos na rizosfera.	50
7	Textura de colônias bacterianas isoladas de <i>Hancornia speciosa</i> Gomes, analisadas pelo GroundEye.	50
8	Agrupamento de similaridade fenotípica das cepas bacterianas isoladas da rizosfera de mangabeira.	51

ARTIGO 3

Figura		Página
1	Áreas (lotes) que compõem a Reserva Extrativista da Mangaba em Aracaju, Sergipe. Autor: Souza, 2024.	58
2	Plântulas de alface com 7 dias de avaliação.	61
3	Distribuição do tamanho total de plântulas de alface no ensaio de inoculação direta.	62
4	Distribuição da área de plântulas de alface no ensaio de inoculação direta.	62
5	Distribuição do tamanho do hypocótilo no ensaio de inoculação direta.	63
6	Distribuição do tamanho da raiz primária no ensaio de inoculação direta.	64
7	Distribuição do tamanho da raiz primária no ensaio de inoculação direta.	64

LISTA DE TABELAS

ARTIGO 1

Tabela	Página
1 Funções associadas à promoção de crescimento de plantas inoculadas com <i>Bacillus</i> .	22
2 Genes de bactérias identificados em <i>Bacillus</i> spp. e microrganismos relacionados, suas funções metabólicas e status de atividade.	33

ARTIGO 3

Tabela	Página
1 Desempenho das plântulas no ensaio de inoculação direta: média $\pm$ DP (n) por variável e tratamento, com p do teste de Kruskal-Wallis.	61
2 Principais gêneros detectados na metagenômica da amostra composta e perfil taxonômico do pool de isolados: abundância relativa (%DNA) por gênero. "Outros" agrega gêneros com baixa contribuição.	65
3 Descrição funcional dos microrganismos isolados da rizosfera de matrizes de mangabeiras localizadas na Reserva Extrativista da Mangaba em Aracaju, Sergipe, 2026.	66

ANEXOS

Tabela	Página
1 Genes descritos nos artigos presente na literatura.	73
2 Nomeclatura e descritores dos isolados bacterianos.	74
3 Dados da caracterização de cepas.	77

LISTA DE ABREVIATURAS, SIGLAS E SÍMBOLOS

AIA	Indol-acético
ANAVA	Análise de Variância
BDA	Batata-Dextrose-Ágar
BOD	Demanda Bioquímica de Oxigênio
C	Lote de Dona Caçula
CAPES	Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior
Cm ²	Centímetros quadrado
CN	Controle meio
COV	Compostos orgânicos voláteis
DIC	Delineamento Inteiramente Casualizado
DNA	Ácido Desoxirribonucleico
DO ₆₀₀	Densidade óptica
EUA	Estados Unidos da América
FAO	Organização para a Alimentação e Agricultura
FBN	Fixação Biológica de Nitrogênio
GAPC	Genes associados à promoção do crescimento
H	Lote de Hildo
LAGBIO	Laboratório de Análises Genômicas e Biotecnologia
LG	Meio semi seletivo
N	Nitrogênio
N ₂	Nitrogênio atmosférico
NCBI	National Center for Biotechnology Information
NGS	sequenciamento de próxima geração
NH ₃	Amônia
NH ₄ ⁺	Amônio
OMS	Organização Mundial da Saúde
ONU	Organização das Nações Unidas
P	Fósforo
PCA	Análise de componentes principais
PGP	Promoção de crescimento vegetal
PGPR	Plant Growth-Promoting Rhizobacteria (Bactérias promotoras do crescimento vegetal)
RESEX	Reserva Extrativista
RPM	Rotações por Minuto
Rna	Ácido Ribonucleico
SEALBA	Sergipe, Alagoas e Bahia
TH	Comprimento do hipocótilo
TT	Tamanho total
US	Estados Unidos da América
WO	Organização Mundial de Propriedade Intelectual
Z	Lote de Dona Zenaide

RESUMO

MATOS, Ana Paula Alves. **Microrganismos da rizosfera de mangabeiras em reserva extrativista urbana: bioprospecção e aplicação.** São Cristóvão: UFS, 2026. 88p. (Dissertação – Mestrado em Agricultura e Biodiversidade). *

A Reserva Extrativista das Mangabeiras Uilson de Sá, em Aracaju, Sergipe, abriga populações nativas de *Hancornia speciosa* Gomes (mangabeira), espécie ameaçada pela expansão urbana e pela consequente redução de seus habitats. Com este trabalho, objetivou investigar o potencial genético, ecológico e biotecnológico da microbiota da rizosfera de mangabeira, com ênfase em microrganismos promotores de crescimento vegetal. O estudo foi organizado em três eixos. Inicialmente, foi conduzida uma revisão sistemática abrangendo literatura científica e documentos patentários sobre espécies do gênero *Bacillus* relacionadas à promoção de crescimento vegetal, visando mapear rotas metabólicas e genes envolvidos na síntese e regulação de hormônios e metabólitos bioativos. No segundo, os isolados diazotróficos obtidos foram caracterizados fenotipicamente e avaliados quanto ao potencial de promoção de crescimento por compostos orgânicos voláteis em plântulas e compatibilidade entre cepas. No terceiro, amostras de solo rizosférico coletadas na reserva foram analisadas por metagenômica, via sequenciamento por *amplicon*, para caracterização taxonômica e funcional da comunidade microbiana, e os isolados que apresentaram maior potencial foram avaliados quanto ao crescimento da alface. Há diversidade microbiana relevante de microrganismos associados à rizosfera, com a presença de grupos funcionalmente associados à fertilidade do solo e de isolados com capacidade de estimular a germinação e o crescimento inicial das plântulas de alface. A rizosfera de *H. speciosa* constitui um reservatório de microrganismos com potencial para a conservação da biodiversidade local e para o desenvolvimento de bioprodutos voltados ao manejo da espécie.

Palavras-chave: *Hancornia speciosa* Gomes, biodiversidade, conservação, Rizobioma, promoção de crescimento vegetal, metagenômica.

* Comitê Orientador: Renata Silva Mann – UFS (Orientadora).

ABSTRACT

MATOS, Ana Paula Alves. **Rhizosphere microorganisms of mangabeira trees in an urban extractive reserve: bioprospecting and application**. São Cristóvão: Universidade Federal de Sergipe (UFS), 2026. 88 p. (Master's Thesis – Graduate Program in Agriculture and Biodiversity).

The Mangabeiras Extractive Reserve Uilson de Sá, located in Aracaju, Sergipe, hosts native populations of *Hancornia speciosa* Gomes (mangabeira), a species threatened by urban expansion and the consequent reduction of its natural habitats. This study aims to investigate the genetic, ecological, and biotechnological potential of the mangabeira rhizosphere microbiota, with emphasis on plant growth-promoting microorganisms. The research was organized into three main axes. First, a systematic review was conducted, covering scientific literature and patent documents on species of the genus *Bacillus* associated with plant growth promotion, aiming to map metabolic pathways and genes involved in the synthesis and regulation of hormones and bioactive metabolites. Second, the obtained diazotrophic isolates were phenotypically characterized and evaluated for their plant growth-promoting potential in seedlings, as well as for strain compatibility. Third, rhizospheric soil samples collected in the reserve were analyzed through metagenomics, using amplicon sequencing for taxonomic and functional characterization of the microbial community. The results revealed relevant microbial diversity associated with the rhizosphere, including the presence of functional groups linked to soil fertility and isolates capable of stimulating germination and early growth of lettuce seedlings. The rhizosphere of *H. speciosa* constitutes a reservoir of microorganisms with potential applications in local biodiversity conservation and in the development of bioproducts aimed at species management.

Keywords: *Hancornia speciosa*; Bioprospecting; Biodiversity; Conservation; Rhizobiome; Plant growth promotion; Fertility; Metagenomics

* Guidance Committee: Renata Silva Mann

1. INTRODUÇÃO GERAL

A construção de sistemas agrícolas sustentáveis e economicamente viáveis envolve, entre outros fatores, a redução de custos de produção, a diminuição de perdas e a mitigação de impactos ambientais. Entre as estratégias adotadas nesse contexto, destaca-se o uso de bactérias promotoras do crescimento vegetal (Plant Growth-Promoting Rhizobacteria - PGPR), microrganismos naturalmente presentes nas comunidades microbianas do solo. Essas bactérias podem modular o desenvolvimento vegetal por meio da produção de fitormônios (Cavalcanti *et al.*, 2020), do aumento da tolerância a estresses bióticos e abióticos, como a desfolha (Braulio *et al.*, 2021), da realização de fixação biológica de nitrogênio (Oliveira *et al.*, 2024) e da participação ativa na ciclagem de nutrientes (Montenegro *et al.*, 2024).

Estudos recentes sobre microbiota associada a frutíferas têm explorado diferentes compartimentos vegetais, como folhas, flores e frutos, a exemplo de trabalhos conduzidos com *Malus domestica* (Longa *et al.*, 2022) e *Theobroma cacao* (Pinto, 2023). Entretanto, é na rizosfera que ocorre a maior concentração de interações bioquímicas e ecológicas relevantes para o crescimento vegetal, constituindo um dos principais nichos de PGPR. Apesar disso, investigações sobre a rizosfera de frutíferas permanecem escassas (Si *et al.*, 2018).

No Brasil, a mangabeira (*Hancornia speciosa* Gomes) se destaca entre as frutíferas nativas de importância ecológica e socioeconômica cuja microbiota rizosférica é pouco estudada. Além de integrar a lista de alimentos estratégicos para a segurança alimentar e nutricional (Brasil, 2024), a espécie é considerada símbolo do estado de Sergipe (Sergipe, 1992), onde ocorre naturalmente e constitui fonte de renda para comunidades extrativistas. Entretanto, a crescente pressão imobiliária sobre áreas de ocorrência natural tem ameaçado populações da espécie, criando desafios para sua conservação e manejo.

A área de estudo deste trabalho, a Reserva Extrativista das Mangabeiras Uilson de Sá, localizada em Aracaju (SE), constitui uma Unidade de Conservação de Uso Sustentável (Brasil, 2000), inserida em contexto urbano e submetida à fragmentação do habitat. Esses ambientes, simultaneamente pressionados e ecológica e culturalmente relevantes, podem abrigar microbiotas singulares ainda não caracterizadas.

Apesar da relevância ecológica e socioeconômica da mangabeira, pouco se sabe sobre a composição e o potencial funcional da microbiota de sua rizosfera, especialmente em reservas extrativistas localizadas em ambientes urbanos. Essa lacuna limita tanto estratégias integradas de conservação quanto o desenvolvimento de bioprodutos microbianos adaptados às condições regionais. No Nordeste brasileiro, a prospecção de PGPR associadas a espécies nativas é incipiente, embora esses microrganismos constituam fontes promissoras de bioinsumos para culturas agrícolas cultivadas sob condições edafoclimáticas desafiadoras (Bonatelli *et al.*, 2021).

A região SEALBA (Sergipe, Alagoas e Bahia), considerada uma nova fronteira agrícola, apresenta similaridades edafoclimáticas com áreas de ocorrência natural da mangabeira, o que amplia o potencial de uso de isolados nativos em culturas como grãos e hortaliças (Procópio *et al.*, 2019; Lisboa *et al.*, 2016; Silva Junior *et al.*, 2018). Conservar a mangabeira e sua microbiota significa, portanto, preservar um reservatório microbiano com elevado potencial biotecnológico e estratégico para a agricultura regional.

Nesse cenário, a seleção e caracterização de rizobactérias promotoras de crescimento associadas à mangabeira podem subsidiar a criação de um banco de germoplasma microbiano e fomentar pesquisas aplicadas envolvendo outras espécies de interesse agrônomo. Assim, espera-se que este estudo contribua tanto para a conservação integrada da mangabeira e de sua microbiota quanto para o avanço da biotecnologia microbiana na região SEALBA.

Este trabalho foi estruturado em três eixos complementares: (i) uma revisão sistemática e prospecção tecnológica envolvendo espécies do gênero *Bacillus* associadas à promoção de crescimento vegetal; (ii) a obtenção, caracterização fenotípica e avaliação de isolados diazotróficos nativos da rizosfera de *H. speciosa* quanto ao potencial de promoção de

crescimento; e (iii) a caracterização taxonômica e funcional da comunidade bacteriana rizosférica via metagenômica. Juntos, esses eixos permitem integrar evidências teóricas, funcionais e biotecnológicas acerca do rizobioma da mangabeira.

O objetivo geral deste trabalho foi caracterizar, pela primeira vez, a comunidade bacteriana da rizosfera de *H. speciosa* em uma reserva extrativista urbana e avaliar o potencial de isolados selecionados como promotores de crescimento vegetal, identificando, ainda, microrganismos com potencial para compor futuras formulações de bioinsumos adaptados às condições regionais.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Mangabeira e a comunidade extrativista

A mangabeira (*Hancornia speciosa* Gomes) é uma árvore nativa do Brasil, distribuída nos biomas Cerrado, Caatinga e Mata Atlântica, apresentando elevada importância ecológica, genética e socioeconômica. No Nordeste brasileiro, a espécie desempenha papel central na geração de renda para comunidades extrativistas, além de representar um símbolo cultural e ambiental, especialmente no estado de Sergipe (Figura 1).

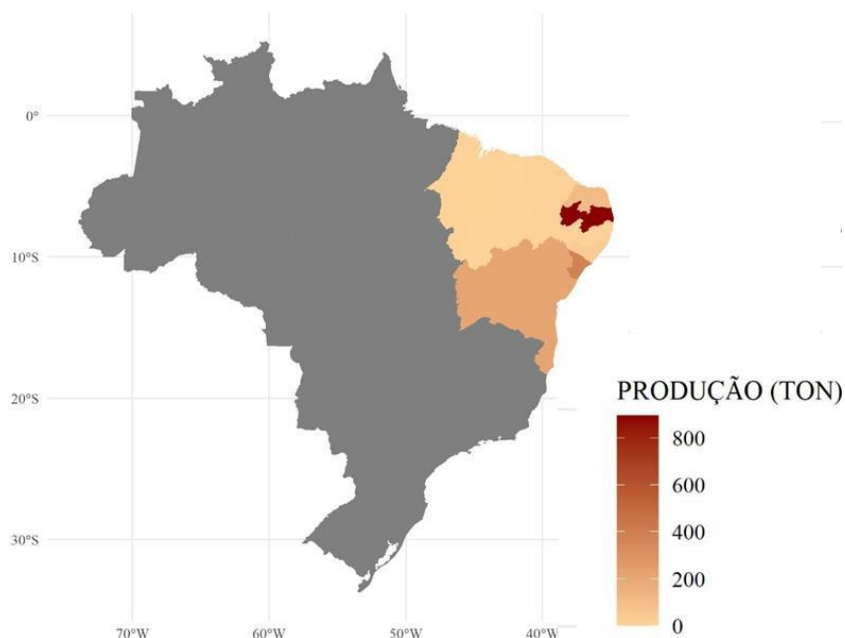


Figura 1. Produção de *Hancornia speciosa* Gomes na região Nordeste do Brasil. Fonte: IBGE (2022).

Apesar de sua relevância, estudos voltados à diversidade microbiana associada à rizosfera da mangabeira ainda são escassos. Após análise bibliométrica realizada na plataforma Lens (<https://www.lens.org>), observou-se que as pesquisas com a espécie se concentram majoritariamente em aspectos produtivos, fisiológicos e tecnológicos, havendo uma lacuna significativa no que se refere ao estudo da microbiota edáfica e rizosférica (Figura 2).

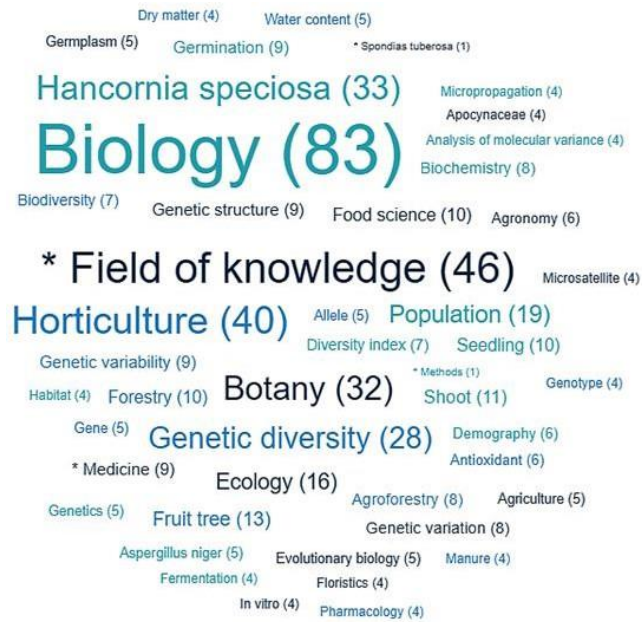


Figura 2. Nuvem de palavras das principais áreas de estudo em *Hancornia speciosa* Gomes.

Entre os poucos estudos relacionados à microbiota associada à mangabeira, destaca-se a investigação de comunidades bacterianas no látex da espécie, no qual cepas pertencentes aos gêneros *Klebsiella*, *Pantoea*, *Enterobacter* e *Burkholderia* foram identificadas (Silva *et al.*, 2011). Contudo, não há registros de estudos voltados à prospecção de bactérias promotoras de crescimento vegetal na rizosfera da mangabeira, com foco em aplicações agronômicas.

Na Reserva Extrativista das Mangabeiras, a atividade extrativista é exercida há mais de três décadas, constituindo fonte de renda e identidade cultural para as comunidades locais. Entretanto, a expansão urbana e a supressão de áreas naturais têm gerado impactos significativos sobre a vegetação e a dinâmica ecológica da reserva, incluindo alterações na microbiota do solo (Prefeitura de Aracaju, 2022; Figura 3).

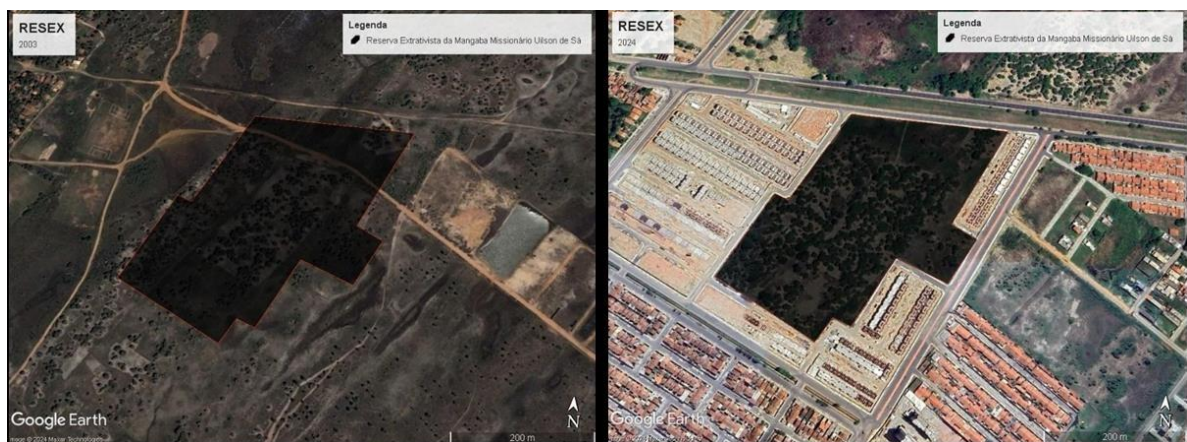


Figura 3. Reserva Extrativista das Mangabeiras Uilson de Sá: área em 2003 e em 2024. Fonte: Google Earth, 2024.

A análise temporal de unidades de conservação urbanas, por meio de imagens de satélite e ferramentas de geoprocessamento, tornou-se uma abordagem relevante para compreender a dinâmica territorial e os impactos da expansão urbana sobre ambientes naturais. No caso da Reserva Extrativista das Mangabeiras, a comparação cartográfica entre diferentes períodos, como ilustrado na Figura 3, permite evidenciar alterações no uso e na cobertura do solo, destacando tendências de adensamento urbano no entorno e possíveis processos de

fragmentação de habitats. Esses diagnósticos espaciais são essenciais para subsidiar ações de manejo, conservação de espécies nativas e planejamento territorial, especialmente em áreas que abrigam recursos vegetais de interesse socioeconômico, como a mangabeira, cuja ocorrência natural está associada a formações vegetais já pressionadas pela ocupação humana (Silva Júnior *et al.*, 2018).

2.2 Microbiota do solo e sustentabilidade agrícola

2.2.1 O solo como sistema vivo e dinâmico

O solo é um sistema vivo e dinâmico, no qual uma complexa comunidade de microrganismos interage continuamente com fatores físicos, químicos e biológicos. Tradicionalmente, a microbiota do solo era compreendida como um conjunto de organismos com funções bem definidas, coexistindo principalmente em função da tolerância a condições ambientais semelhantes. No entanto, avanços na ecologia microbiana demonstram que esses microrganismos interagem intensamente em microescala, influenciando-se mutuamente e estabelecendo gradientes químicos perceptíveis mesmo em pequenas distâncias no solo (Konopka, 2009; Li *et al.*, 2024).

Essas interações são mediadas por moléculas sinalizadoras envolvidas na comunicação entre microrganismos e entre plantas e microrganismos, sendo fundamentais para a compreensão dos papéis desempenhados pela microbiota na atividade biológica do solo (Fincheira *et al.*, 2017). Os microrganismos edáficos exercem funções ecológicas, podendo atuar como decompositores, patógenos ou organismos benéficos. Entre estes últimos, destacam-se aqueles associados à ciclagem de nutrientes, à agregação do solo, à supressão de fitopatógenos e à promoção do crescimento vegetal (Yaday *et al.*, 2021; Liu-Xu *et al.*, 2024).

Nesse contexto, os microrganismos PGPRs estabelecem interações benéficas com as plantas, utilizando compostos exsudados pelas raízes como fonte de energia e, em contrapartida, contribuem para o desenvolvimento vegetal. A maioria dessas interações ocorre na rizosfera, região do solo diretamente influenciada pelas raízes e considerada um dos ambientes biologicamente mais ativos do ecossistema terrestre (Xu *et al.*, 2018; Cardarelli *et al.*, 2022; Bartuv *et al.*, 2023; Galindo; Mosquera, 2023; Kristjuhan *et al.*, 2024).

A compreensão do solo como um sistema vivo e funcional tem impulsionado o desenvolvimento de práticas agrícolas mais sustentáveis, incluindo o uso de bioinsumos microbianos, alinhados a abordagens como a agricultura regenerativa e o conceito de One Health, promovido no âmbito da parceria quadripartite (FAO, OMS/WHO, WOA e PNUMA/UNEP), que reconhece a interdependência entre a saúde do solo, das plantas, dos ecossistemas e das populações humanas (Organização Mundial da Saúde *et al.*, 2022; Vermelho *et al.*, 2025).

2.3 Potencial promotor de crescimento de plantas e a interação com a rizosfera

A rizosfera é a camada de solo aderida às raízes da planta. Nessa região, ocorrem trocas químicas, biológicas e físicas entre os microrganismos que a habitam e as plantas. Há estudos que mostram a influência dessa interação, que pode alterar significativamente a produtividade e a resiliência das culturas, por meio de mecanismos como o recrutamento da microbiota especializada (Dong *et al.*, 2020), o aumento da biomassa através da modificação de fontes de carbono (Salamone, 2008; Jiang *et al.*, 2012), entre outros mecanismos.

Nessa região, ocorrem processos como adesão radicular, motilidade celular, metabolismo de nutrientes, assimilação de carboidratos e vitaminas, além da degradação de compostos orgânicos e xenobióticos. Esses processos contribuem para o equilíbrio ecológico do solo e para o crescimento vegetal, especialmente quando mediados por potencial promotor de crescimento de plantas e outros grupos funcionais da microbiota rizosférica (Wang *et al.*, 2019).

As potencial promotor de crescimento de plantas desempenham papel central no ciclo biogeoquímico do nitrogênio, uma vez que são capazes de fixar o nitrogênio atmosférico (N₂) e convertê-lo em formas assimiláveis pelas plantas. O nitrogênio molecular presente na

atmosfera apresenta ligações covalentes triplas altamente estáveis ($\text{:N}\equiv\text{N:}$), o que impede sua assimilação direta pelos vegetais. Por meio da fixação biológica do nitrogênio, o N_2 é reduzido a amônia (NH_3) ($\text{N}_2 + 8 \text{H}^+ + 8 \text{e}^- \rightarrow 2 \text{NH}_3 + \text{H}_2$), que pode ser posteriormente convertida em amônio (NH_4^+) e incorporada ao metabolismo vegetal ou transformada em nitrato (NO_3^-) durante os processos de nitrificação no solo. Esses processos estão representados esquematicamente no ciclo biogeoquímico do nitrogênio (Figura 4).

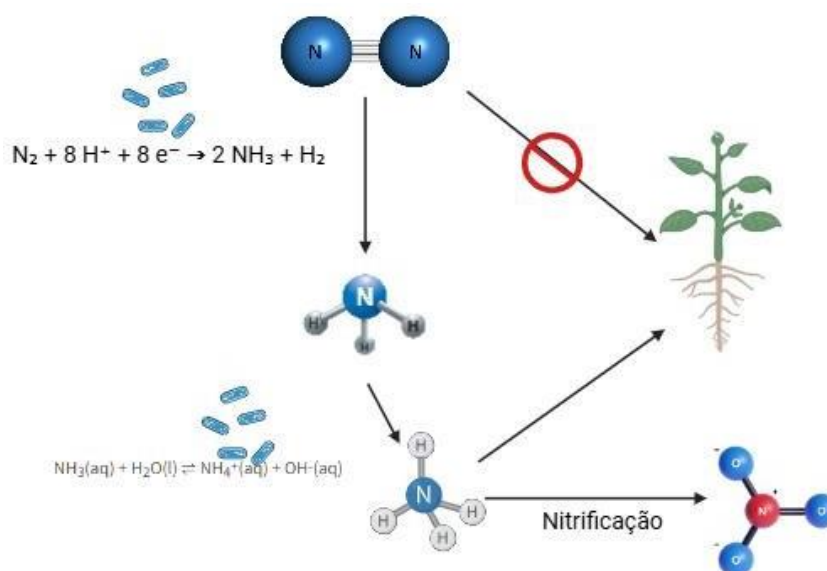


Figura 4. Ciclo biogeoquímico do nitrogênio. Elaborado pelo autor.

Embora os mecanismos moleculares envolvidos na comunicação entre plantas e potencial promotor de crescimento de plantas ainda não estejam completamente elucidados, destacam-se avanços na compreensão das interações planta–diazotróficos e dos sinais envolvidos nesse processo, e lacunas e desafios para sua manipulação e aplicação em culturas agrícolas (Chakraborty *et al.*, 2023). Em diversos estudos, tem-se evidenciado a participação de gêneros *Rhizobium*, *Azospirillum*, *Burkholderia*, *Herbaspirillum* e *Bacillus* na promoção do crescimento vegetal e/ou na fixação biológica de nitrogênio em diferentes sistemas (Renganathan *et al.*, 2025). A fixação biológica do nitrogênio é mediada principalmente por genes do complexo *nif* (*nitrogen fixation*), que codificam componentes estruturais e acessórios regulatórios associados à montagem e ao funcionamento do complexo enzimático nitrogenase (Nichio *et al.*, 2025; De Lima Nichio *et al.*, 2025). Esse complexo catalisa a redução do N_2 atmosférico a formas assimiláveis (como $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$), viabilizando sua incorporação ao metabolismo microbiano e, indiretamente, ao metabolismo vegetal (Bennett; Murray; Isalan, 2023).

2.4 O gênero *Bacillus* e seu potencial na promoção de crescimento vegetal

Considerando o solo como um sistema vivo e dinâmico, no qual microrganismos estabelecem interações funcionais em microescala e influenciam a nutrição e a sanidade das plantas, torna-se estratégico compreender grupos bacterianos com reconhecido potencial biotecnológico para aplicação agrícola, como o gênero *Bacillus* (Philippot *et al.*, 2013; Berendsen *et al.*, 2012; Mendes *et al.*, 2013; Borriss, 2011; Xiang *et al.*, 2018).

O gênero *Bacillus*, descrito no século XIX, reúne bactérias distribuídas no ambiente e reconhecidas pela capacidade de formar endósporos. Esses endósporos conferem elevada resistência a estresses como dessecação, variações de temperatura, radiação e limitação de nutrientes, o que favorece a persistência dessas populações em solos agrícolas e em produtos formulados. Essa robustez biológica, somada à versatilidade metabólica do grupo, explica o interesse científico e biotecnológico crescente por *Bacillus* e seu uso recorrente como base de inoculantes e outros bioinsumos (Wu *et al.*, 2015; Hashem *et al.*, 2019; O'Callaghan, 2022; Wu *et al.*, 2025).

Espécies de *Bacillus* têm sido isoladas de diferentes habitats, incluindo solos, ambientes marinhos e associações com plantas; porém, a rizosfera se destaca como um dos principais nichos de ocorrência e de interesse aplicado (Lu *et al.*, 2021; Mondol *et al.*, 2013; Tsotetsi *et al.*, 2022). Trata-se de um ambiente altamente dinâmico, influenciado pelos exsudatos radiculares, que modulam a disponibilidade de carbono e nutrientes e favorecem interações intensas entre microrganismos e a planta hospedeira (Bais *et al.*, 2006; Berendsen *et al.*, 2012; Huang *et al.*, 2014; Zhalnina *et al.*, 2018). Nesse microambiente, *Bacillus* atua como bactéria promotora de crescimento vegetal (BPCV) por mecanismos diretos e indiretos. Entre os mecanismos diretos, destacam-se a produção e/ou modulação de fitormônios, o aumento da disponibilidade de nutrientes por solubilização de fosfatos e outros minerais, além de contribuições para o balanço de nitrogênio no sistema. Entre os mecanismos indiretos, são frequentemente relatadas a produção de sideróforos, a formação de biofilmes e a colonização eficiente da raiz, bem como a produção de metabólitos antimicrobianos e enzimas líticas, capazes de suprimir fitopatógenos e reduzir a pressão de doenças (Teles *et al.*, 2024; Marchão *et al.*, 2025). Assim, espécies como *Bacillus subtilis*, *B. megaterium* e *B. amyloliquefaciens* figuram entre as mais estudadas e promissoras, tanto pela eficácia agrônômica quanto pela viabilidade tecnológica de produção e formulação.

No contexto brasileiro, a relevância do tema é reforçada pelo marco regulatório vigente. O Decreto nº 10.375, de 26 de maio de 2020, define bioinsumo como produto, processo ou tecnologia de origem vegetal, animal ou microbiana destinado ao uso na produção, armazenamento e beneficiamento de produtos agropecuários, com efeitos positivos sobre o crescimento, o desenvolvimento e os mecanismos de resposta de plantas, animais e microrganismos (Brasil, 2020). Essa definição abrange diretamente inoculantes e produtos microbiológicos, reforçando a importância de compreender seus modos de ação e critérios de seleção.

Além do desempenho biológico, *Bacillus* se destaca do ponto de vista tecnológico porque a formação de endósporos favorece a estabilidade do microrganismo durante o processamento industrial (por exemplo, etapas de secagem e exposição a variações térmicas e osmóticas), melhora a tolerância ao armazenamento e tende a ampliar a vida de prateleira do produto (Schisler *et al.*, 2004; Gotor-Vila *et al.*, 2017; Berninger *et al.*, 2018; Zapata-Narváez *et al.*, 2024; Rowińska *et al.*, 2025; Kang *et al.*, 2025). Na prática, isso facilita o desenvolvimento de formulações mais estáveis e com maior padronização de dose e viabilidade, aspecto central para a adoção de bioinsumos em escala comercial.

2.5 *Serratia* na promoção de crescimento vegetal e aplicações biotecnológicas

Entre os microrganismos nativos associados à rizosfera descritos nesta pesquisa, o gênero *Serratia* tem recebido atenção crescente nas últimas décadas, refletida no aumento gradual do número de publicações a partir dos anos 2000, conforme indicado pela prospecção bibliográfica realizada na plataforma Lens (Figura 5). Esse avanço é coerente com a ampliação

do interesse por bactérias promotoras de crescimento vegetal e agentes de biocontrole, em razão de sua contribuição potencial para sistemas agrícolas (Li *et al.*, 2022).

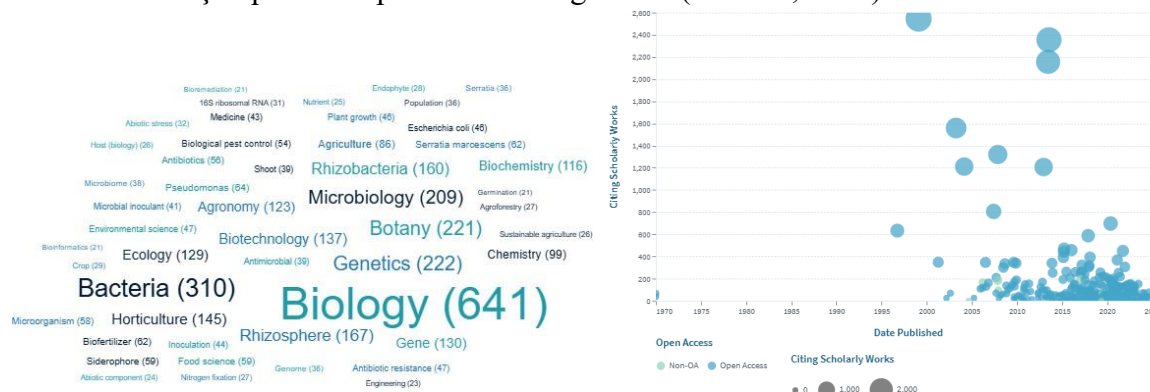


Figura 5. Prospecção científica da espécie *Serratia marcescens* com base na plataforma Lens.

2.5.1 Usos agrícolas: promoção de crescimento, tolerância a estresses e biocontrole

No contexto agrícola, cepas de *Serratia* têm sido investigadas como bactérias promotoras de crescimento vegetal por reunirem múltiplos traços funcionais, como produção de fitormônios, atividade de 1-aminociclopropano-1-carboxilato desaminase (ACC desaminase), solubilização de fósforo e zinco, produção de sideróforos, compostos antimicrobianos e compostos orgânicos voláteis (Kulkova *et al.*, 2024; Zaheer *et al.*, 2016; Purkayastha *et al.*, 2018; Jagtap *et al.*, 2023; Li *et al.*, 2023).

Entre os mecanismos diretos mais citados estão a produção/modulação de fitormônios (ex.: AIA), a atividade de ACC desaminase (associada à mitigação dos efeitos do etileno sob estresse), e a melhoria da disponibilidade de nutrientes por solubilização e mobilização (fósforo e micronutrientes), além da produção de sideróforos. Entre os mecanismos indiretos, destaca-se o biocontrole por antagonismo e/ou indução de respostas de defesa, mediado por enzimas líticas e metabólitos antimicrobianos (Lee *et al.*, 2023; Trinh *et al.*, 2024).

Além do uso como inoculante (células vivas), há registros de aplicação de *Serratia* em formulações para tratamento de sementes, pulverização foliar e inoculação no solo, bem como do uso de metabólitos produzidos por essas bactérias, isoladamente ou em combinação com outros microrganismos/insumos, visando melhorar o desempenho das plantas e reduzir doenças e pragas (Trinh *et al.*, 2024; Sutariati *et al.*, 2014; Helmy; Abu-Hussien, 2024; Pereira *et al.*, 2023; Alvarado *et al.*, 2025).

2.5.2 Biocontrole de pragas e nematoides

Além do biocontrole de fitopatógenos, *Serratia* aparece associada ao controle biológico de pragas e de nematoides fitoparasitas, em parte devido à produção de compostos e enzimas com atividade nematocida/inseticida. Revisões recentes sobre biocontrole discutem *Serratia* entre os gêneros de interesse para estratégias sustentáveis de manejo (Al Raish *et al.*, 2025).

Um uso fora do eixo plantas–microrganismos é *Serratia entomophila*, no controle de larvas de coleópteros-praga em pastagens na Nova Zelândia (Sitter *et al.*, 2024).

2.5.3 Produção de enzimas de interesse industrial e agrícola

Do ponto de vista biotecnológico, o gênero também é relevante pela produção de enzimas extracelulares, com uso potencial em agricultura, indústria e ambiente (quitinases, proteases, lipases e DNases), com aplicações em biocontrole (degradação de estruturas fúngicas/ovos), processamento industrial e biorremediação (Boldeanu *et al.*, 2025).

2.5.4 Metabólitos e biomoléculas: pigmentos, biossurfactantes e formulações

Em *S. marcescens*, o pigmento prodigiosina é um dos produtos mais conhecidos, com interesse pelas atividades biológicas relatadas (ex.: antimicrobiana e antioxidante) e pelas rotas de otimização da produção em processos fermentativos (Gulani *et al.*, 2012).

Outro importante uso é a produção de biossurfactantes/bioemulsificantes, que têm aplicações potenciais em processos industriais e ambientais. Estudos recentes têm explorado a otimização da fermentação e aplicações em sistemas como nanoemulsões, indicando a versatilidade do gênero para bioprodutos (Oliveira *et al.*, 2024).

2.5.5 Usos ambientais: biorremediação e tratamento de efluentes

Serratia também aparece em estudos de biorremediação, com relatos de degradação/transformação de contaminantes e participação em processos de tratamento de efluentes, incluindo a remoção de metais por bioabsorção em sistemas biofilmados (Gulani *et al.*, 2012).

Revisões recentes sobre *S. marcescens* destacam, ao mesmo tempo, o potencial biotecnológico e a relevância do gênero em aplicações ambientais, reforçando que o uso depende fortemente da seleção criteriosa de cepas e da avaliação de risco (Boldeanu *et al.*, 2025).

2.5.6 Aplicações biomédicas e farmacêuticas e o alerta de biossegurança

Apesar do interesse em metabólitos e enzimas, especialmente em *S. marcescens*, é indispensável considerar a importância clínica do gênero como patógeno oportunista, bem como sua virulência e resistência antimicrobiana, o que impõe restrições e exige triagens rigorosas quando se discute o uso agrícola/industrial (Boldeanu *et al.*, 2025).

Há pesquisas focadas na prospecção e na produção de serratiopeptidase (protease associada a *Serratia*) para fins industriais/farmacêuticos, o que reforça a diversidade de usos do gênero, mas não elimina a necessidade de controle de biossegurança e de avaliação de risco por cepa (Nair *et al.*, 2024).

O interesse pode ser atribuído a funções bioquímicas e genéticas relacionadas à promoção de crescimento através da produção de diversas enzimas (Hamada; Soliman, 2023). Apesar do potencial para a agricultura e do crescente interesse na ciência, também devido ao pigmento que produz para a produção de remédios na indústria, esse gênero é patógeno de humanos, tornando necessários estudos moleculares para aproveitar suas potencialidades, pois a combinação de abordagens tradicionais com técnicas avançadas de sequenciamento de nova geração, para avaliar a ecologia e a fisiologia de organismos ou comunidades pode facilitar a compreensão da vida microbiana na rizosfera (Mendes *et al.*, 2013).

2.6 Ferramentas moleculares e metagenômicas no estudo da microbiota do solo

Os microrganismos constituem o grupo mais abundante e diverso dos ecossistemas terrestres, desempenhando funções essenciais para a manutenção da fertilidade do solo e para a promoção do crescimento vegetal. Esse protagonismo tem impulsionado o interesse por estudos que busquem identificar, caracterizar e compreender a diversidade e o potencial funcional das

comunidades microbianas, especialmente aquelas associadas ao solo rizosférico (Olanrewaju *et al.*, 2017; Dash; Das, 2018; Silva, 2021).

Tradicionalmente, o estudo da microbiota do solo baseou-se em técnicas dependentes de cultivo, como o isolamento e o crescimento de microrganismos em meios artificiais. No entanto, essas abordagens apresentam limitações significativas, uma vez que apenas uma pequena fração da microbiota edáfica é cultivável em laboratório, em razão da complexidade nutricional e das interações ecológicas presentes no ambiente natural (Sleator *et al.*, 2008; Fatima *et al.*, 2014).

Diante dessas limitações, técnicas moleculares independentes de cultivo, baseadas na extração e caracterização de ácidos nucleicos diretamente de amostras ambientais, têm favorecido os estudos em ecologia microbiana. Associadas às tecnologias de sequenciamento de alto rendimento, essas abordagens permitem acessar grande parte da diversidade microbiana e investigar tanto a composição taxonômica quanto o potencial funcional das comunidades (Wensel *et al.*, 2022).

Duas estratégias principais são empregadas nesses estudos: a metagenômica direcionada ou sequenciamento por *amplicon*, baseada no sequenciamento de genes marcadores, como a sequência da subunidade ribossomal 16S rRNA (Figura 6).

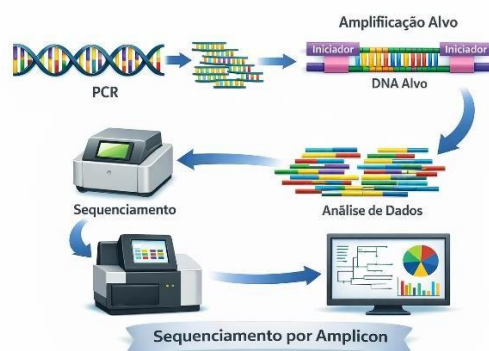


Figura 6. Sequenciamento por *amplicon*.

A metagenômica não direcionada, ou sequenciamento *shotgun*, é a outra estratégia, que envolve o sequenciamento aleatório de todo o DNA presente na amostra (Figura 7).

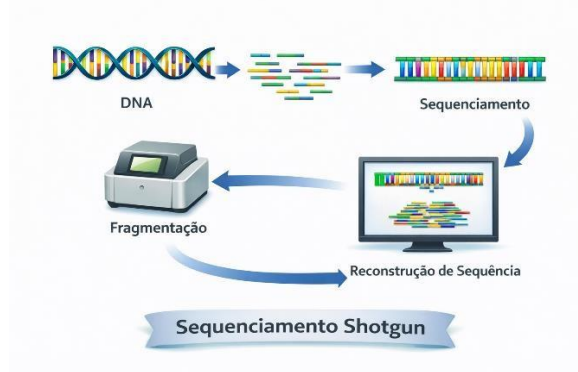


Figura 7. Sequenciamento *Shotgun*.

Enquanto a abordagem por *amplicon* é amplamente utilizada por ser mais econômica e consolidada, apresenta limitações quanto à resolução funcional e taxonômica. Em contrapartida, a metagenômica *shotgun* oferece maior detalhamento, permitindo a identificação de genes associados a vias metabólicas e funções ecológicas, embora exija maior investimento financeiro e suporte bioinformático (Sharpton, 2014; Knight *et al.*, 2018).

A comunidade bacteriana também pode ser estudada por meio de um consórcio ou pool de microrganismos, no qual são submetidos às técnicas citadas acima. Essa técnica é

amplamente utilizada para caracterizar ambientes ou bioprocessos e pode também ser utilizada por meio da seleção de um substrato específico (Jimenez *et al.*, 2016).

A mangabeira (*Hancornia speciosa* Gomes) possui elevada relevância ecológica, genética e socioeconômica no Brasil, especialmente no Nordeste, onde sustenta comunidades extrativistas e integra a identidade cultural regional. Apesar dessa importância e das pressões crescentes sobre áreas como a Reserva Extrativista das Mangabeiras, ainda há escassez de estudos sobre a microbiota rizosférica associada à espécie. Considerando o solo como um sistema vivo e dinâmico, a rizosfera emerge como um microambiente estratégico, no qual bactérias promotoras de crescimento vegetal desempenham funções essenciais na ciclagem de nutrientes, na fixação biológica de nitrogênio, na modulação hormonal e no biocontrole, contribuindo para a sustentabilidade agrícola e para a conservação de espécies nativas.

Nesse contexto, gêneros como *Bacillus* e *Serratia* destacam-se pelo potencial biotecnológico, seja pela robustez fisiológica e viabilidade tecnológica para a formulação de bioinsumos, seja pela diversidade de metabólitos e enzimas de interesse agrícola e ambiental, ainda que, no caso de *Serratia*, sejam indispensáveis rigorosos critérios de biossegurança. O uso de ferramentas moleculares, como metagenômica por amplicon e shotgun, amplia a compreensão da diversidade e do potencial funcional dessas comunidades microbianas, permitindo integrar conservação, inovação e desenvolvimento sustentável a partir da prospecção de microrganismos associados à rizosfera da mangabeira.

3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AL RAISH, S. M.; SOURANI, O. M.; ABU-ELSAOUD, A. M. Plant growth-promoting microorganisms as biocontrol agents: mechanisms, challenges, and future prospects. *Applied Microbiology*, v. 5, n. 2, p. 44, 2025. <https://doi.org/10.3390/applmicrobiol5020044>
- Alvarado, C.A.; Durand, Z.H.; Rodriguez-Grados, P.M.; Tineo, D.L.; Takei, D.H.; Arbizu, C.I.; Contreras-Liza, S. The growth-promoting ability of *Serratia liquefaciens* UNJFSC 002, a *Rhizobacterium* involved in potato production. *International Journal of Plant Biology*, v. 16, n. 3, p. 82, 2025. <https://doi.org/10.3390/ijpb16030082>
- BAIS, H. P. et al. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annual Review of Plant Biology*, v. 57, p. 233–266, 2006. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105159>
- BARTUV, R. et al. Functional analysis of the apple fruit microbiome based on shotgun metagenomic sequencing of conventional and organic orchard samples. *Environmental Microbiology*, v. 25, n. 9, p. 1728–1746, 2023. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.16353>
- BENNETT, E. M.; MURRAY, J. W.; ISALAN, M. Engineering nitrogenases for synthetic nitrogen fixation: from pathway engineering to directed evolution. *BioDesign Research*, 2023. <https://doi.org/10.34133/bdr.0005>
- BERENDSEN, R. L.; PIETERSE, C. M. J.; BAKKER, P. A. H. M. The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends in Plant Science*, v. 17, p. 478–486, 2012. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.04.001>
- BERNINGER, T. et al. Maintenance and assessment of cell viability in formulation of sporulating bacterial inoculants. *Microbial Biotechnology*, 2018. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.12880>
- BOLDEANU, L.; BOLDEANU, M. V.; NOVAC, M. B.; ASSANI, M.-Z.; RADU, L. *Serratia marcescens*: a versatile opportunistic pathogen with emerging clinical and biotechnological significance. *International Journal of Molecular Sciences*, v. 26, n. 23, e11479, 2025. <https://doi.org/10.3390/ijms262311479>
- BONATELLI, M. L. et al. Beneficial plant-associated microorganisms from semiarid regions and seasonally dry environments: a review. *Frontiers in Microbiology*, v. 11, p. 553223, 2021. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.553223>
- BORRISS, R. Use of plant-associated *Bacillus* strains as biofertilizers and biocontrol agents in agriculture. In: MAHESHWARI, D. K. (ed.). *Bacteria in agrobiolgy: plant growth responses*. Berlin: Springer, 2011. p. 41–76. https://doi.org/10.1007/978-3-642-20332-9_3
- BRASIL. Decreto nº 10.375, de 26 de maio de 2020. Institui o Programa Nacional de Bioinsumos e dá outras providências. *Diário Oficial da União*: seção 1, Brasília, DF, 27 maio 2020.
- BRASIL. Lei nº 9.985, de 18 de julho de 2000. Regulamenta o art. 225, § 1º, incisos I, II, III e VII da Constituição Federal, institui o Sistema Nacional de Unidades de Conservação da Natureza e dá outras providências. *Diário Oficial da União*: seção 1, Brasília, DF, 19 jul. 2000.

BRASIL. Portaria MDS nº 966, de 6 de março de 2024. Define a relação, não exaustiva, de alimentos que podem compor a Cesta Básica de Alimentos de acordo com os grupos alimentares. Diário Oficial da União. 07 de março de 2024.

BRAULIO, C. S. et al. Can inoculation with diazotrophic bacteria decrease the productivity loss of defoliated *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, v. 25, p. 189–196, 2021. <https://doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v25n3p189-196>

CARDARELLI, M. et al. Seed treatments with microorganisms can have a biostimulant effect by influencing germination and seedling growth of crops. *Plants*, v. 11, n. 3, p. 259, 2022. <https://doi.org/10.3390/plants11030259>

CAVALCANTI, M. I. P. et al. Maize growth and yield promoting endophytes isolated into a legume root nodule by a cross-over approach. *Rhizosphere*, p. 100211, 2020. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2020.10021>

CHAKRABORTY, S. et al. Scripting a new dialogue between diazotrophs and crops. *Current Opinion in Plant Biology*, 2023. v. 32, p. 11. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2023.08.007>

DASH, H. R.; DAS, S. Molecular methods for studying microorganisms from atypical environments. In: *Methods in Microbiology*. London: Academic Press, 2018. p. 89-122. <https://doi.org/10.1016/bs.mim.2018.07.005>

DONG, H.; SUN, H.; FAN, S.; JIANG, L.; MA, D. Composição da comunidade bacteriana da rizosfera, enzimas específicas e química do nitrogênio do solo no uso de nitrogênio por plântulas de arroz. *Agronomy Journal*, v. 113, p. 633-644, 2020. <https://doi.org/10.1002/agj2.20538>

FATIMA, F.; PATHAK, N.; RASTOGI VERMA, S. An improved method for soil DNA extraction to study the microbial assortment within rhizospheric region. *Molecular Biology International*, v. 2014, Article ID 518960, 2014. <https://doi.org/10.1155/2014/518960>

FINCHEIRA, P. et al. Volatiles emitted by *Bacillus* sp. BCT9 act as growth modulating agents on *Lactuca sativa* seedlings. *Microbiological Research*, v. 203, p. 47-56, 2017. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2017.06.007>

GALINDO, L. S. F.; MOSQUERA, A. T. Biocontrol de *Fusarium* spp. en el cultivo de vainilla: Un nuevo modelo de estudio. *Temas Agrarios*, v. 28, n. 1, p. 95-114, 2023.

GOOGLE. Google Earth website. 2024. Disponível em: <http://earth.google.com>. Acesso em: 23 jan. 2026.

GOTOR-VILA, A. et al. Biocontrol products based on *Bacillus amyloliquefaciens* CPA-8 using fluid-bed spray-drying process to control postharvest brown rot in stone fruit. *LWT-Food Science and Technology*, v. 82, p. 274-282, 2017. <https://doi.org/10.1016/j.lwt.2017.04.034>

Gulani, C., Bhattacharya, S., & Das, A. Avaliação dos parâmetros do processo que influenciam a produção aumentada de prodigiosina de *Serratia marcescens* e avaliação de seus potenciais antimicrobiano, antioxidante e de tingimento. *Malaysian Journal of Microbiology*, 8, p. 116-122. 2012. <https://doi.org/10.21161/mjm.03612> .

HAMADA, M. A.; SOLIMAN, E. R. S. Characterization and genomics identification of key genes involved in denitrification-DNRA-nitrification pathway of plant growth-promoting rhizobacteria (*Serratia marcescens* OK482790). *BMC Microbiology*, v. 23, n. 1, p. 210, 2023. <https://doi.org/10.1186/s12866-023-02941-7>

HASHEM, A.; TABASSUM, B.; ABD ALLAH, E. F. *Bacillus subtilis*: A plant-growth promoting rhizobacterium that also impacts biotic stress. *Saudi Journal of Biological Sciences*, v. 26, n. 6, p. 1291-1297, 2019. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2019.05.004>

HELMY, K. G.; ABU-HUSSIEN, S. H. Root rot management in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) through integrated biocontrol strategies using metabolites from *Trichoderma harzianum*, *Serratia marcescens*, and vermicompost tea. *Microbial Ecology*, v. 87, n. 1, p. 94, 2024. <https://doi.org/10.1007/s00248-024-02400-4>

HUANG, X.-F. et al. Rhizosphere interactions: root exudates, microbes, and microbial communities. *Botany*, v. 92, n. 4, p. 267-275, 2014. <https://doi.org/10.1139/cjb-2013-0225>

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA (IBGE). *Censo Brasileiro de 2022*. Rio de Janeiro: IBGE, 2022. Disponível em: <https://www.ibge.gov.br/estatisticas/sociais/populacao/22827-censo-demografico-2022.html>. Acesso em: 25 jan. 2026.

JAGTAP, R. R. et al. Impact of plant growth promoting rhizobacteria *Serratia nematodiphila* RGK and *Pseudomonas plecoglossicida* RGK on secondary metabolites of turmeric rhizome. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, v. 47, p. 102622, 2023. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2023.102622>

JIANG, F.; CHEN, L.; BELIMOV, A.A.; SHAPOSHNIKOV, A.I.; GONG, F.; MENG, X.; HARTUNG, W.; JESCHKE, D. W.; DAVIES, W. J.; DODD, I. C. Impactos múltiplos da rizobactéria promotora do crescimento vegetal *Variovorax paradoxus* 5C-2 nas relações de nutrientes e ABA de *Pisum sativum*. *Journal of Experimental Botany*, v. 63, p. 6421-6430, 2012. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers301>

JIMÉNEZ, D.J.; DE LIMA BROSSI, M.; SCHÜCKEL, J.; KRAČUN, S.K.; WILLATS, W.G.T.; VAN ELSAS, J. D. Caracterização de três consórcios microbianos degradadores de biomassa vegetal por abordagens baseadas em metagenômica e metasecretômica. *Applied Microbiology and Biotechnology*, v. 100, p. 10463-10477, 2016. <https://doi.org/10.1007/s00253-016-7713-3>

KANG, J. A.; LEE, Y. H. Biocontrol of bacterial seedling rot in rice plants using *Bacillus velezensis* JBCS608 and its formulated products. *The Plant Pathology Journal*, v. 41, n. 6, p. 790, 2025. <https://doi.org/10.5423/PPJ.OA.08.2025.0101>

KNIGHT, R. et al. Best practices for analysing microbiomes. *Nature Reviews Microbiology*, v. 16, n. 7, p. 410-422, 2018. <https://doi.org/10.1038/s41579-018-0029-9>

KONOPKA, A. What is microbial community ecology?. *The ISME Journal*, v. 3, n. 11, p. 1223-1230, 2009. <https://doi.org/10.1038/ismej.2009.88>

KRISTJUHAN, A.; KRISTJUHAN, K.; TAMM, T. Richness of yeast community associated with apple fruits in Estonia. *Heliyon*, v. 10, n. 6, 2024. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e27885>

KULKOVA, I.; WRÓBEL, B.; DOBRZYŃSKI, J. *Serratia* spp. as plant growth-promoting bacteria alleviating salinity, drought, and nutrient imbalance stresses. *Frontiers in Microbiology*, v. 15, p. 1342331, 2024. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1342331>

Li, H., Cao, Q., & Willemsen, V. Plant growth-promoting rhizobacterium *Pseudomonas* sp. CM11 specifically induces lateral roots. *The New Phytologist*, 235, 1575 - 1588.2022. <https://doi.org/10.1111/nph.18199>.

LI, Z. et al. A biocontrol strain of *Serratia plymuthica* MM promotes growth and controls *Fusarium* wilt in watermelon. *Agronomy*, v. 13, n. 9, p. 2437, 2023. <https://doi.org/10.3390/agronomy13092437>

LI, Z. et al. Composition and metabolism of microbial communities in soil pores. *Nature Communications*, v. 15, n. 1, p. 3578, 2024. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-47755-x>

LIMA NICHIO, B. T. et al. NifFinder: improved Nif protein prediction using SWEEP vectors and neural networks. *Bioinformatics Advances*, v. 5, n. 1, p. vbaf260, 2025.

LISBOA, A. P. et al. Prospecção tecnológica da mangaba (*Hancornia speciosa*): através da análise do depósito de patentes. In: SIMPÓSIO DE ENGENHARIA DE PRODUÇÃO DE SERGIPE, 8., 2016, São Cristóvão. Anais eletrônicos... São Cristóvão: DEPRO/UFS, 2016. p. 300-310. Disponível em: <https://ri.ufs.br/jspui/handle/riufs/7657>. Acesso em: 25 jan. 2026.

LIU-XU, L. et al. Harnessing green helpers: nitrogen-fixing bacteria and other beneficial microorganisms in plant-microbe interactions for sustainable agriculture. *Horticulturae*, v. 10, n. 6, p. 621, 2024. <https://doi.org/10.3390/horticulturae10060621>

LONGA, C. M. O. et al. Plant organ and sampling time point determine the taxonomic structure of microbial communities associated to apple plants in the orchard environment. *Microbiological Research*, v. 258, p. 126991, 2022. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2022.126991>

LU, P. et al. Profiles of *Bacillus* spp. isolated from the rhizosphere of *Suaeda glauca* and their potential to promote plant growth and suppress fungal phytopathogens. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, v. 31, n. 9, p. 1231, 2021. <https://doi.org/10.4014/jmb.2105.05010>

MARCHÃO, R. L. et al. Improving soybean development and grain yield by complementary inoculation with growth-promoting bacteria *Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Priestia*, and *Bacillus*. *Plants*, v. 14, n. 3, p. 402, 2025. <https://doi.org/10.3390/plants14030402>

MENDES, R.; GARBEVA, P.; RAAIJMAKERS, J. M. The rhizosphere microbiome: significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms. *FEMS Microbiology Reviews*, v. 37, n. 5, p. 634-663, 2013. <https://doi.org/10.1111/1574-6976.12028>

MONDOL, M. A. M.; SHIN, H. J.; ISLAM, M. T. Diversity of secondary metabolites from marine *Bacillus* species: chemistry and biological activity. *Marine Drugs*, v. 11, n. 8, p. 2846-2872, 2013. <https://doi.org/10.3390/md11082846>

MONTENEGRO, K. O. R. et al. Initial growth of *Dalbergia nigra* (Vell.) Allemão ex Benth influenced by the use of inoculants and current land uses. *International Journal of*

Environmental Studies, v. 81, n. 2, p. 764-780, 2024.

<https://doi.org/10.1080/00207233.2024.2313344>

NAIR, S. R.; DEVI, S. S.; RAJ, M. R. *et al.* Bioprospecting of serratiopeptidase-producing bacteria from different sources. *Frontiers in Microbiology*, v. 15, p. e1382816, 2024.

<https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1382816>

NICHIO, B. T. de L. *et al.* Exploring diazotrophic diversity: unveiling Nif core distribution and evolutionary patterns in nitrogen-fixing organisms. *BMC Genomics*, v. 26, n. 1, p. 81, 2025. <https://doi.org/10.1186/s12864-024-10994-9>

O'CALLAGHAN, M.; BALLARD, R. A.; WRIGHT, D. Soil microbial inoculants for sustainable agriculture: limitations and opportunities. *Soil Use and Management*, v. 38, n. 3, p. 1340-1369, 2022. <https://doi.org/10.1111/sum.12811>

OLANREWAJU, O. S.; GLICK, B. R.; BABALOLA, O. O. Mechanisms of action of plant growth promoting bacteria. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, v. 33, n. 11, p. 197, 2017. <https://doi.org/10.1007/s11274-017-2364-9>

OLIVEIRA, E. P. de *et al.* Humic substances and plant growth-promoting bacteria enhance corn (*Zea mays* L.) development. *South African Journal of Botany*, v. 166, p. 539-549, 2024. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2024.01.031>

ORGANIZAÇÃO MUNDIAL DA SAÚDE. Plano de ação conjunto de Saúde Única (2022-2026): trabalhando juntos pela saúde dos seres humanos, dos animais, das plantas e do meio ambiente. Genebra: OMS, 2022. Disponível em:

<https://www.who.int/publications/i/item/9789240059139>. Acesso em: 1 abr. 2026.

PINTO, L. F. DA S. Bioprospecção de actinobactérias endofíticas com potencial antimicrobiano isoladas de *Theobroma cacao*. São Carlos: Universidade Federal de São Carlos, 2023.

PEREIRA, É. J. M. C. *et al.* Biocontrol potential of *Serratia marcescens* (B8) and *Bacillus* sp. (B13) isolated from urban mangroves in Raposa, Brazil. *Life*, v. 13, n. 10, p. 2036, 2023.

<https://doi.org/10.3390/life13102036>

PHILIPPOT, L. *et al.* Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere. *Nature Reviews Microbiology*, v. 11, n. 11, p. 789-799, 2013.

<https://doi.org/10.1038/nrmicro3109>

PREFEITURA DE ARACAJU. Prefeitura apresenta projeto de criação da Reserva Extrativista Mangabeiras. Aracaju, 28 de maio de 2022. Disponível em:

https://www.aracaju.se.gov.br/noticias/95297/prefeitura_apresenta_projeto_de_criacao_da_reserva_extrativista_mangabeiras.html. Acesso em: 01 set. 2024.

PROCÓPIO, S. de O. *et al.* Sealba: região de alto potencial agrícola no Nordeste brasileiro. 2019. Disponível em: <http://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/handle/doc/1115857>. Acesso em: 25 jan. 2026.

PURKAYASTHA, G. *et al.* Evaluation of the biocontrol efficacy of a *Serratia marcescens* strain indigenous to tea rhizosphere for the management of root rot disease in tea. *PloS One*, v. 13, n. 2, p. e0191761, 2018. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0191761>

- RENGANATHAN, P. et al. Nitrogen fixation by diazotrophs: a sustainable alternative to synthetic fertilizers in hydroponic cultivation. *Sustainability*, v. 17, n. 13, p. 5922, 2025. <https://doi.org/10.3390/su17135922>
- ROWIŃSKA, P. et al. Physicochemical determinants of storage stability in spore-based bacterial biopreparations for agricultural use. *Applied Sciences*, v. 15, n. 22, p. 11856, 2025. <https://doi.org/10.3390/app152211856>
- SALAMONE, I. Inoculação de trigo com *Azospirillum brasilense* e *Pseudomonas fluorescens*: impacto na produção e microflora cultivável da rizosfera. *European Journal of Soil Biology*, v. 45, p. 44-51, 2008. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2008.11.001>
- SCHISLER, D. A. et al. Formulation of *Bacillus* spp. for biological control of plant diseases. *Phytopathology*, v. 94, n. 11, p. 1267-1271, 2004. <https://doi.org/10.1094/PHTO.2004.94.11.1267>
- SERGIPE. Decreto nº 12.723, de 20 de janeiro de 1992. Institui a Mangabeira, como Árvore Símbolo do Estado de Sergipe. Diário Oficial do Estado de Sergipe, Aracaju, 20 jan. 1992.
- SHARPTON, T. J. An introduction to the analysis of shotgun metagenomic data. *Frontiers in Plant Science*, v. 5, p. 209, 2014. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00209>
- SI, P. et al. Rhizosphere microenvironments of eight common deciduous fruit trees were shaped by microbes in northern China. *Frontiers in Microbiology*, v. 9, p. 3147, 2018. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.03147>
- SILVA JÚNIOR, J. F. da et al. *Hancornia speciosa*: mangaba. In: CORADIN, L.; CAMILLO, J.; PAREYN, F. G. C. (orgs.). *Espécies nativas da flora brasileira de valor econômico atual ou potencial: Plantas para o futuro – Região Nordeste*. Brasília: MMA, 2018. v. 1, p. 177–192.
- SILVA, J. M. R. et al. Bactérias endofíticas e seu potencial para a promoção do crescimento de cana-de-açúcar: uma revisão de literatura. 2021. Disponível em: <https://repositorio.ifgoiano.edu.br/handle/prefix/1605>. Acesso em: 25 jan. 2026.
- SILVA, T. F. da et al. Bacterial community associated with the trunk latex of *Hancornia speciosa* Gomes (Apocynaceae) grown in the northeast of Brazil. *Antonie Van Leeuwenhoek*, v. 99, n. 3, p. 523-532, 2011. <https://doi.org/10.1007/s10482-010-9520-7>
- SITTER, L. et al. *Serratia*-based toxin cluster elements are associated with a type I fimbria. *MicrobiologyOpen*, v. 13, n. 1, p. e1395, 2024. <https://doi.org/10.1002/mbo3.1395>
- SLEATOR, R. D.; SHORTALL, C.; HILL, C. Metagenomics. *Letters in Applied Microbiology*, v. 47, n. 5, p. 361-366, 2008. <https://doi.org/10.1111/j.1472-765X.2008.02444.x>
- SUTARIATI, G. A. K. et al. Biological seed treatment for controlling anthracnose disease of hot pepper. *International Journal of Sustainable Tropical Agricultural Sciences*, v. 1, n. 1, p. 243231, 2014.

- TELES, E. A. P. et al. Characterization and evaluation of potential halotolerant phosphate solubilizing bacteria from *Salicornia fruticosa* rhizosphere. *Frontiers in Plant Science*, v. 14, p. 1324056, 2024. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1324056>
- TSOTETSI, T. et al. *Bacillus* for plant growth promotion and stress resilience: what have we learned?. *Plants*, v. 11, n. 19, p. 2482, 2022. <https://doi.org/10.3390/plants11192482>
- VERMELHO, A. B. et al. Microbial bioinputs in Brazilian agriculture. *Journal of Integrative Agriculture*, 2025 v. 25, n. 2 p. 21 <https://doi.org/10.1016/j.jia.2025.09.013>
- WANG, Y. et al. *Metagenomic functional shifts to plant induced environmental changes*. *Frontiers in Microbiology*, v. 10, 461751, 2019.
- WENSEL, C. R. et al. Next-generation sequencing: insights to advance clinical investigations of the microbiome. *The Journal of Clinical Investigation*, v. 132, n. 7, 2022. <https://doi.org/10.1172/JCI154944>
- WU, L. et al. Pore-scale mass transfer heterogeneity shapes nutrient accessibility and functional assembly in porous microbial ecosystems. *The ISME Journal*, v. 19, n. 1, p. wraf205, 2025. <https://doi.org/10.1093/ismejo/wraf205>
- WU, L. et al. Plant-microbe rhizosphere interactions mediated by *Rehmannia glutinosa* root exudates under consecutive monoculture. *Scientific Reports*, v. 5, n. 1, p. 15871, 2015. <https://doi.org/10.1038/srep15871>
- XIANG, N.; LAWRENCE, K. S.; DONALD, P. A. Biological control potential of plant growth-promoting rhizobacteria suppression of *Meloidogyne incognita* on cotton and *Heterodera glycines* on soybean: A review. *Journal of Phytopathology*, v. 166, n. 7-8, p. 449-458, 2018. <https://doi.org/10.1111/jph.12712>
- XU, J. et al. The structure and function of the global citrus rhizosphere microbiome. *Nature Communications*, v. 9, n. 1, p. 4894, 2018.
- Yadav, A., Kour, D., Kaur, T., Devi, R., Yadav, A., Dikilitas, M., Abdel-Azeem, A., Ahluwalia, A., & Saxena, A. (2021). Biodiversity, and biotechnological contribution of beneficial soil microbiomes for nutrient cycling, plant growth improvement and nutrient uptake. *Biocatalysis and agricultural biotechnology*, 33, 102009. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2021.102009>
- ZAHEER, A. et al. Association of plant growth-promoting *Serratia* spp. with the root nodules of chickpea. *Research in Microbiology*, v. 167, n. 6, p. 510-520, 2016. <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2016.04.001>
- ZAPATA-NARVÁEZ, Y. et al. *Bacillus subtilis* Bs006 formulations: storage stability, biological activity and endophytism in vegetables. *Chilean Journal of Agricultural & Animal Sciences*, v. 40, n. 1, p. 81-90, 2024. <http://dx.doi.org/10.29393/chjaas40-8bsyd60008>
- ZHALNINA, K. et al. Dynamic root exudate chemistry and microbial substrate preferences drive patterns in rhizosphere microbial community assembly. *Nature Microbiology*, v. 3, n. 4, p. 470-480, 2018. <https://doi.org/10.1038/s41564-018-0129-3>

4. ARTIGO 1

PERFIL GENÉTICO E PROSPECÇÃO TECNOLÓGICA DE *BACILLUS* SPP. PARA PROMOÇÃO DE CRESCIMENTO VEGETAL: UMA REVISÃO SISTEMÁTICA

RESUMO

As bactérias promotoras de crescimento vegetal atuam em processos-chave, como fixação biológica de nitrogênio, solubilização de fosfatos, produção de fitormônios e aumento da eficiência de uso de nutrientes, influenciando diretamente o crescimento e a produtividade das culturas. Entre essas bactérias, o gênero *Bacillus* destaca-se pela capacidade de formar esporos, pela versatilidade metabólica e pela produção de metabólitos secundários com efeitos sobre a promoção de crescimento e o biocontrole, o que explica seu uso em inoculantes e outros bioprodutos agrícolas. Apesar do avanço de abordagens genômicas e de bioinformática, a relação entre genes, vias metabólicas e efeitos fenotípicos ainda é apresentada de forma fragmentada. Em alguns estudos, relata-se promoção de crescimento mediada por *Bacillus* spp., sem integrar os dados genéticos, funcionais e tecnológicos disponíveis. Este estudo teve como objetivo sintetizar criticamente as evidências sobre genes e mecanismos de *Bacillus* associados à promoção do crescimento vegetal, articulando informações moleculares com a prospecção tecnológica em patentes. Assim, foi conduzida uma revisão sistemática em bases científicas (*Scopus* e *Web of Science*) e uma prospecção tecnológica em bancos de patentes (Lens.org), permitindo mapear o estado da arte, quanto às características genéticas, fisiológicas através da prospecção de genes e rotas metabólicas relacionados à promoção de crescimento, bem como identificar aplicações tecnológicas envolvendo *Bacillus* na agricultura. Identificou-se genes ligados à assimilação de nutrientes, à produção de fitormônios, à síntese de lipopeptídeos e à formação de sideróforos, além de eixos tecnológicos baseados em bioprodutos microbianos e ferramentas de agricultura de precisão. Em conjunto, a síntese proposta reforça a relevância de integrar genômica e inovação tecnológica para orientar o desenvolvimento de novos bioprodutos agrícolas.

Palavras-chave: Bioinsumos, metagenômica, rizosfera, endófitos, microbioma do solo, compostos orgânicos voláteis (COVs).

4.1. Introdução

As bactérias promotoras de crescimento vegetal (*Plant Growth-Promoting Rhizobacteria* - PGPR) constituem um grupo funcional central na microbiota associada a plantas, atuando em processos-chave, como a fixação biológica de nitrogênio, a solubilização e mobilização de fosfatos e a síntese de fitormônios, os quais modulam diretamente o crescimento, o desenvolvimento e a fisiologia vegetal (Chinnaswamy *et al.*, 2018; Gonçalves *et al.*, 2025). A aplicação dessas rizobactérias em formulações de bioprodutos agrícolas tem se intensificado em função de sua capacidade de alterar a dinâmica de nutrientes no solo, incrementar a eficiência de uso de insumos e impactar parâmetros produtivos das culturas (Pérez-Montaña *et al.*, 2014).

O gênero *Bacillus* spp. destaca-se entre as PGPR pela elevada versatilidade metabólica, pela formação de esporos altamente resistentes e pela capacidade de produzir inúmeros metabólitos secundários, incluindo lipopeptídeos, sideróforos e reguladores de crescimento, que atuam tanto na promoção de crescimento quanto no biocontrole de fitopatógenos. Apesar desse potencial biotecnológico, os mecanismos moleculares que regem a interação planta-*Bacillus* permanecem parcialmente elucidados, no que se refere à integração entre genes, vias metabólicas e funções ecológicas no ambiente rizosférico (Tsotetsi *et al.*, 2022).

As interações são mediadas por redes complexas de sinalização envolvendo metabólitos secundários, compostos orgânicos voláteis e fitormônios de origem bacteriana e vegetal

(Nourelhouda *et al.*, 2025). Agrupamentos gênicos de síntese não ribossômica e rotas biossintéticas específicas podem ser diferencialmente expressos em resposta a sinais da planta hospedeira, modulando tanto a composição quanto a função da comunidade microbiana associada. Paralelamente, abordagens de genômica comparativa e ferramentas de bioinformática têm permitido identificar novos genes, *operons* e vias metabólicas envolvidas na produção de compostos bioativos de interesse agrícola (Fazle Rabbee; Baek, 2020; Zhang *et al.*, 2022).

No entanto, o aumento do volume de dados genômicos e metabolômicos não tem sido acompanhado por sínteses integradoras capazes de conectar, de forma sistemática, informações gênicas, rotas metabólicas e evidências funcionais de promoção de crescimento vegetal por *Bacillus* spp. Nesse cenário, torna-se necessária uma abordagem que consolide esses dados, articulando a dimensão molecular e metabólica com a prospecção tecnológica em patentes, de modo a subsidiar o desenvolvimento de novos bioprodutos e estratégias de manejo baseadas em *Bacillus* spp.

4.2. Material e Métodos

4.2.1. Prospecção científica

A prospecção científica para esta revisão sistemática foi realizada em 26 de março de 2025, nas bases de dados *Web of Science* e *Scopus*. As buscas foram aplicadas aos campos de título, resumo e palavras-chave, utilizando combinações de termos relacionados ao gênero *Bacillus*, à promoção do crescimento vegetal e a componentes genéticos e metabólicos, por meio de operadores booleanos.

A combinação de palavras-chave com operadores lógicos booleanos utilizada foi: ("*Bacillus*" AND ("*plant growth promotion*" OR "*plant growth-promoting*" OR "*PGPR*")) AND (*gene* OR *metabolite* OR *pathway*). Não houve restrição quanto ao ano de publicação dos estudos recuperados. O procedimento de busca booleana e as etapas de refinamento estão apresentados no fluxograma ilustrado na Figura 1.

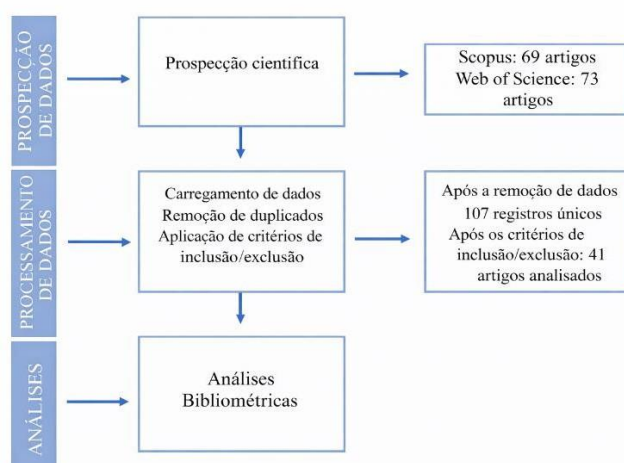


Figura 1. Procedimento de busca booleana para estudos envolvendo *Bacillus* sp. associados à promoção de crescimento vegetal.

Os registros obtidos foram exportados em formato BibTeX e processados no ambiente RStudio, com o auxílio do pacote Bibliometrix (Aria; Cuccurullo, 2017). Posteriormente, os estudos passaram por uma etapa inicial de triagem baseada na leitura de títulos e resumos, seguida da aplicação dos critérios de inclusão e exclusão descritos a seguir.

Critérios de inclusão

Foram incluídos no estudo os artigos que atenderam simultaneamente aos seguintes critérios:

- i. Objeto de estudo: pesquisas experimentais cujo foco principal envolvesse microrganismos do gênero *Bacillus*.
- ii. Tema central: estudos que abordassem metabólitos e/ou genes de *Bacillus* associados à promoção do crescimento vegetal.
- iii. Interação planta–microrganismo: trabalhos que avaliassem compostos ou mecanismos de interação entre *Bacillus* spp. e plantas, com efeitos mensuráveis sobre o crescimento ou o desenvolvimento vegetal, tais como aumento de biomassa, comprimento radicular, vigor ou fisiologia.
- iv. Disponibilidade e qualidade: artigos originais, revisados por pares e disponíveis em texto completo.

CrITÉRIOS DE EXCLUSÃO

Foram excluídos os estudos que se enquadraram em uma ou mais das seguintes condições:

- i. Foco divergente: trabalhos cujo objeto principal não envolvesse *Bacillus* como microrganismo de interesse.
- ii. Temas distintos: estudos centrados exclusivamente em antagonismo microbiano, patogenicidade ou respostas a estresses bióticos e abióticos, exceto quando tais abordagens foram complementares e acompanhadas de resultados claros de promoção do crescimento vegetal.
- iii. Tipo de publicação: artigos de revisão, resumos de congressos, capítulos de livros, teses ou dissertações sem dados experimentais originais.
- iv. Relevância limitada: estudos nos quais não foi possível distinguir, de forma clara, metabólitos ou genes associados à promoção do crescimento vegetal daqueles relacionados predominantemente à defesa vegetal ou à interação patogênica.
- v. Acesso: estudos não disponíveis integralmente por meio da Universidade Federal de Sergipe ou da plataforma Periódicos CAPES, inviabilizando a análise completa do conteúdo.

Após a aplicação dos critérios de inclusão e exclusão, o conjunto final de artigos selecionados foi submetido às etapas de extração, organização e análise dos dados.

4.2.2. Análise de dados

As informações obtidas a partir da leitura integral dos artigos incluídos na revisão sistemática foram sistematizadas e codificadas em planilhas no Microsoft Excel, permitindo a organização padronizada dos dados e a posterior análise comparativa entre os registros. Essa etapa envolveu análises descritivas e bibliométricas, contemplando a quantificação de frequências, a identificação de padrões recorrentes e a comparação entre categorias temáticas.

Ferramentas do pacote Bibliometrix foram utilizadas para apoiar a análise exploratória dos dados, incluindo a avaliação da recorrência de termos, autores e países, bem como a organização de informações relacionadas às redes temáticas descritas na literatura.

Foram extraídos dados referentes aos genes de *Bacillus* spp. associados à promoção do crescimento vegetal, aos locais de isolamento das bactérias, aos hormônios e metabólitos citados, às espécies bacterianas estudadas, às espécies vegetais utilizadas nos ensaios, aos genes expressos pelas plantas na presença de *Bacillus* spp. e aos efeitos de promoção do crescimento vegetal reportados nos estudos.

Os resultados dos ensaios de promoção do crescimento vegetal mediada por *Bacillus* spp. foram classificados em categorias funcionais, definidas a partir da integração entre literatura prévia e leitura crítica dos artigos incluídos. As categorias adotadas foram: (i) atividade hormonal e metabólica, (ii) indução de genes promotores de crescimento vegetal, (iii) funções diretamente relacionadas ao desenvolvimento vegetal e (iv) solubilização e fixação de

nutrientes (Tabela 1). Um mesmo estudo pôde ser enquadrado em mais de uma categoria funcional, sempre que os resultados apresentados contemplaram múltiplos mecanismos de ação.

Tabela 1. Funções associadas à promoção de crescimento de plantas inoculadas com *Bacillus*.

Categoria	Função
Atividade hormonal e metabólica	Atividade hormonal; promoção do crescimento vegetal por AIA; via metabólitos PGP; biossíntese de metabólitos secundários; compostos bioativos; ácido indol-3-acético via do ácido indol-3-pirúvico; ativação de ácidos; via atividade antioxidante; produção de sideróforos.
Indução de Genes de crescimento	Vigor vegetal induzido por GA ₃ ; regulação gênica; síntese de genes funcionais.
Promoção de crescimento	Desenvolvimento e vigor da planta; crescimento da parte aérea; desenvolvimento da raiz e da parte aérea.
Solubilização e fixação de nutrientes	Solubilização de nutrientes; fixação de nutrientes; assimilação de nitrato.
Não encontrado	Não encontrado; os mecanismos subjacentes às interações planta-bactéria permanecem nucleares.

4.2.3. Prospecção funcional dos genes

Os genes mencionados nos artigos incluídos na revisão sistemática foram listados na Tabela Suplementar 1. A origem dos genes, microbiana ou vegetal, foi identificada por meio de consultas ao banco de dados *National Center for Biotechnology Information* (NCBI), utilizando a categoria *Genes*, com base na descrição do gene, no produto proteico codificado e nas anotações funcionais disponíveis.

Considerando a frequência de ocorrência dos genes nos diferentes estudos analisados, foi elaborada uma síntese contendo os 20 genes mais recorrentes na literatura. Para essa etapa, cada gene foi contabilizado uma única vez por artigo, independentemente do número de menções no texto, e denominações sinônimas ou variantes nomenclaturais foram padronizadas com base na nomenclatura adotada pelo NCBI.

Os genes selecionados foram caracterizados quanto ao tipo funcional, sendo classificados em categorias como enzimas, proteínas transportadoras, reguladores transcricionais ou proteínas associadas a vias metabólicas específicas, conforme a informação disponível nas anotações do NCBI. Adicionalmente, foi registrada a função biológica atribuída a cada gene e o microrganismo de referência no qual o gene foi descrito.

A prospecção funcional dos genes permitiu relacionar os dados genéticos às categorias funcionais de promoção do crescimento vegetal adotadas neste estudo (Tabela 1), contribuindo para a integração entre genes, vias metabólicas e mecanismos associados à promoção do crescimento vegetal mediada por *Bacillus* spp.

4.2.4. Prospecção tecnológica

A prospecção de patentes foi conduzida com abordagem quantitativa, considerando registros nacionais e internacionais de tecnologias associadas a genes e metabólitos de *Bacillus* spp. relacionados à promoção do crescimento vegetal. A busca foi realizada em 9 de junho de 2025, na plataforma Lens (The Lens, 2025. <<https://www.lens.org/>>).

O objetivo dessa etapa foi identificar e mapear patentes envolvendo microrganismos do gênero *Bacillus* e seus metabólitos aplicados à promoção do crescimento vegetal. A consulta foi realizada no campo “*Patents-Search*”, abrangendo informações de título, resumo e texto completo dos documentos patentários.

A combinação de palavras-chave com operadores booleanos utilizada foi: (*Bacillus* AND "growth promotion" AND (bioinput OR "biological input")). Não foram aplicadas restrições quanto ao período de depósito, sendo considerados todos os registros disponíveis na plataforma até a data da busca.

Após a recuperação dos documentos, foi realizado um mapeamento tecnológico com base em análises quantitativas disponibilizadas pela aba “Analyses” do Lens. Nessa etapa, foram avaliados indicadores como a evolução temporal dos depósitos, os principais países ou jurisdições, os depositantes mais recorrentes e as classificações tecnológicas associadas às patentes.

4.3. Resultados

4.3.1. Bibliometria

A prospecção científica sobre os mecanismos genéticos de *Bacillus* spp. na promoção do crescimento vegetal resultou na identificação de 107 artigos científicos, sendo 73 recuperados na *Web of Science* e 69 na *Scopus*. Após a remoção de duplicatas, o conjunto final de estudos foi analisado segundo os critérios metodológicos previamente estabelecidos. As análises bibliométricas foram conduzidas com o pacote Bibliometrix, contemplando indicadores como número de publicações por ano, número de citações, produtividade e impacto de autores, colaboração entre países e tendências temporais da produção científica.

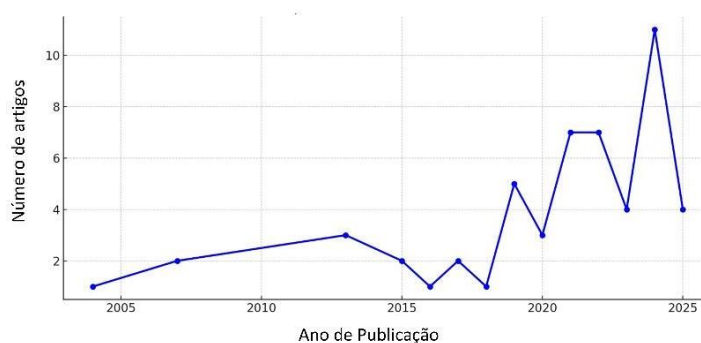


Figura 2. Distribuição temporal de artigos científicos sobre genes e mecanismos de *Bacillus* spp. associados à promoção do crescimento vegetal (2004–2025).

Conforme apresentado na Figura 2, os primeiros estudos sobre os mecanismos genéticos de *Bacillus* spp. associados à promoção do crescimento vegetal foram publicados em 2004, com crescimento discreto até 2015. Entre 2016 e 2018, observou-se uma leve redução na produção anual, possivelmente relacionada à transição metodológica da área, marcada pela consolidação de técnicas de sequenciamento genômico e abordagens ômicas. A partir de 2018, verificou-se um aumento expressivo e contínuo das publicações, com pico entre 2021 e 2025, refletindo o avanço da genômica microbiana e o interesse crescente por bioprodutos agrícolas.

Esse período de expansão coincide com a maior concentração de publicações dos autores mais produtivos da área (Figura 3).

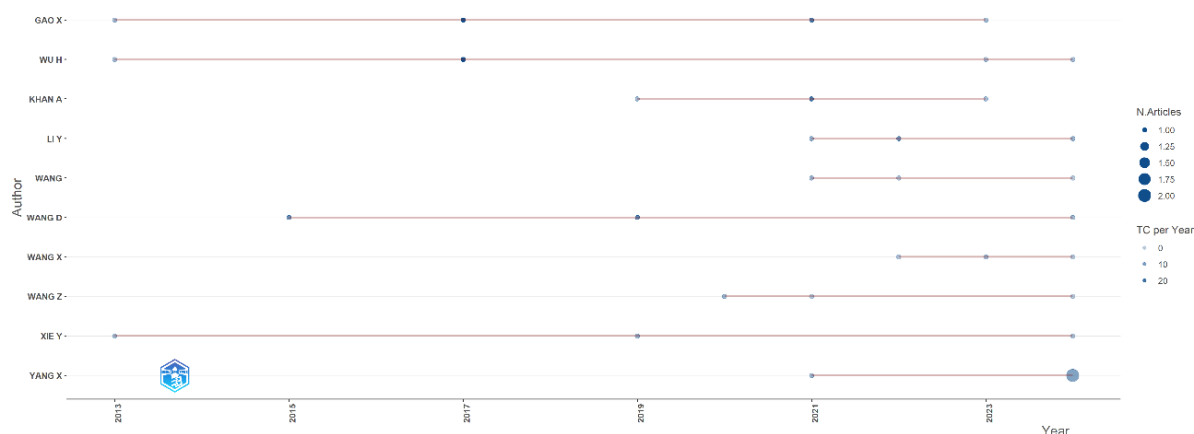


Figura 3. Produção de autores ao longo do tempo em estudos sobre *Bacillus* sp. e promoção do crescimento vegetal (2013–2023).

Autores como Gao X, Wu H (Gao *et al.*, 2013) e Khan (Sharma *et al.*, 2021) apresentaram produção contínua ao longo do tempo, indicando grupos de pesquisa consolidados e com atuação prolongada no tema. Em contraste, autores como Li Y, Wang G, Wang D e Wang Z intensificaram suas publicações principalmente após 2018, acompanhando o crescimento acelerado da área.

Pesquisadores como Yang X e Xie Y se destacaram a partir de 2021, período que também marca o aumento do número de citações por ano, sugerindo maior visibilidade e impacto científico dos estudos. O tamanho dos pontos na Figura 3 representa o número de artigos publicados por autor em determinado ano, enquanto a intensidade da coloração reflete a frequência de citações, evidenciando que o impacto científico mais significativo se concentra nos anos mais recentes.

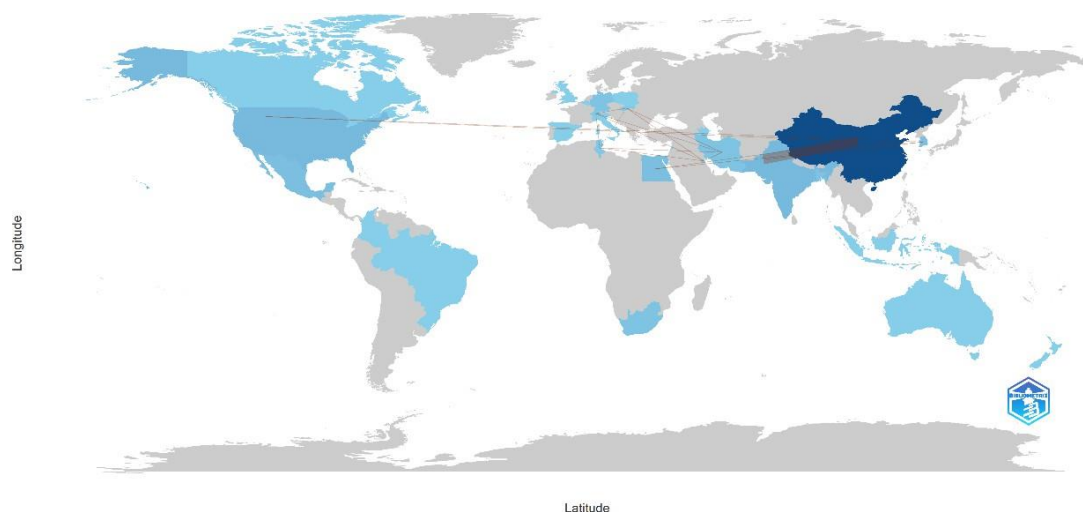


Figura 4. Mapa de colaboração científica entre países em estudos sobre *Bacillus* sp. e promoção do crescimento vegetal.

Com a análise das redes de colaboração internacional (Figura 4), observou-se que a China concentra o maior número de publicações e colaborações científicas, configurando-se como o principal polo de produção na área. Observa-se ainda uma colaboração ativa entre China e Índia, o que reflete investimentos estratégicos em biotecnologia agrícola e no desenvolvimento de bioinsumos. Esse aumento da produção científica acompanha, de forma

consistente, o crescimento da produção tecnológica agrícola, reforçando a conexão entre pesquisa acadêmica e aplicação prática.

Entre os estudos analisados, foram identificadas 17 espécies de microrganismos do gênero *Bacillus*, avaliadas em ensaios envolvendo 16 espécies vegetais distintas. Entre as plantas hospedeiras, destacam-se *Arabidopsis thaliana* (n = 6) e *Solanum lycopersicum* (n = 5), amplamente utilizadas como modelos experimentais para a investigação de mecanismos moleculares e genéticos.

A partir dos dados dos estudos, verificou-se que 18 deles não especificaram os tecidos utilizados para o isolamento dos microrganismos, evidenciando uma lacuna relevante na literatura. Entre os nichos de isolamento reportados, a rizosfera e as raízes concentraram a maior parte das análises de interações gênicas, ao passo que estruturas aéreas das plantas, como folhas, frutos e caules, não foram mencionadas em nenhum dos estudos, evidenciando uma lacuna na investigação de outros tecidos vegetais.

Entre os microrganismos mais frequentemente investigados, destacam-se *Bacillus megaterium* (atualmente classificado no gênero *Priestia*), *B. subtilis* e *Bacillus* sp., associados principalmente a *A. thaliana*, *S. lycopersicum* e *Zea mays* (Figura 5).

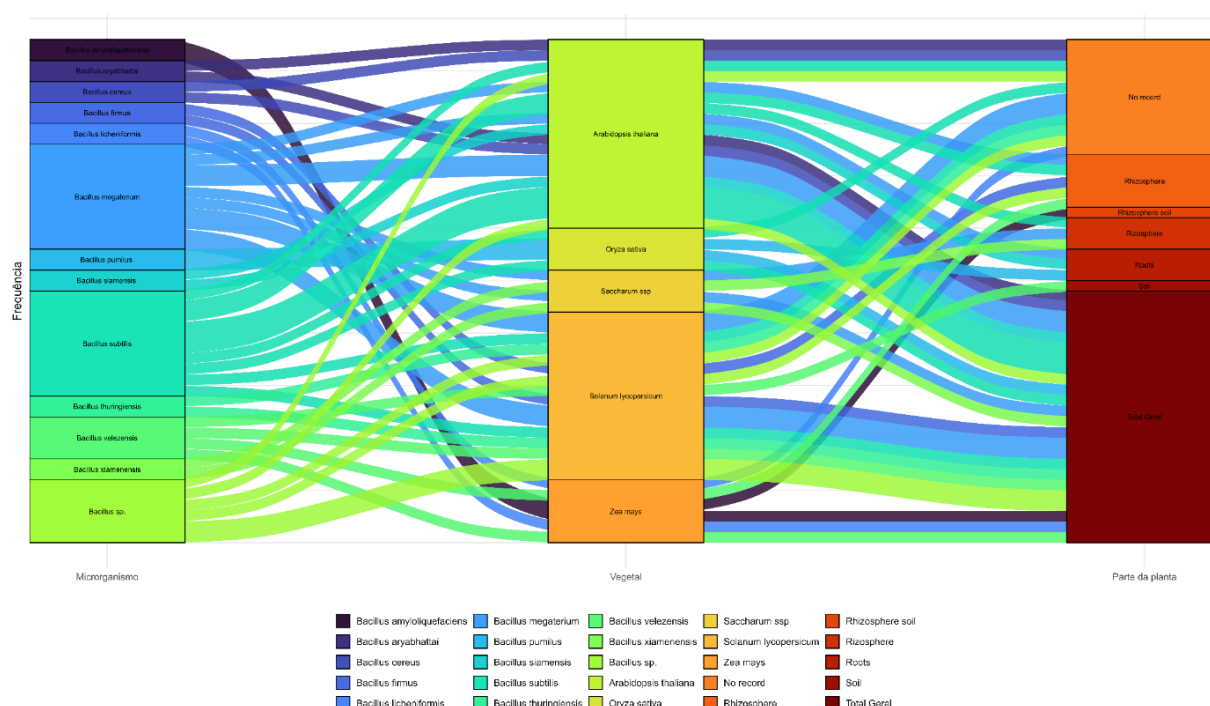


Figura 5. Relação entre espécies de *Bacillus* sp., plantas hospedeiras e tecidos de isolamento reportados nos estudos analisados.

Dentre as espécies relatadas, *B. subtilis* e *B. velezensis* foram as mais frequentes, ambas identificadas em nove estudos (Tabela Suplementar 2). Essa predominância está diretamente relacionada à maior quantidade de genes associados à promoção do crescimento (GAPC) descritos para essas espécies, indicando que a recorrência de investigação favorece a identificação de rotas genéticas e metabólicas de interesse.

Foram encontrados trabalhos que incluem análises genômicas em suas metodologias; porém, a maioria não estabelece associações diretas entre os genes identificados e os mecanismos de promoção do crescimento vegetal, nem descreve de forma clara as rotas genéticas envolvidas. Evidências experimentais, como testes com enzimas, que sustentam os dados genéticos, foram observadas apenas para *B. megaterium*, *Bacillus* sp., *B. firmus*, *B. aryabhattai* (atualmente classificado no gênero *Priestia*) e *B. circulans*, reforçando a existência de uma lacuna entre a geração de dados genômicos e sua validação funcional.

4.3.2. Regulação do crescimento vegetal associado ao gênero *Bacillus*

A regulação do crescimento vegetal mediada por *Bacillus* spp. envolve a produção de fitormônios e metabólitos secundários capazes de modular processos fisiológicos essenciais das plantas, como alongação celular, diferenciação radicular, divisão celular e absorção de nutrientes (Dong *et al.*, 2020). Esses mecanismos constituem uma das principais bases funcionais da promoção de crescimento vegetal (PGP) atribuída a bactérias rizosféricas e endofíticas, sendo amplamente explorados no desenvolvimento de insumos agrícolas.

As atividades hormonais e metabólicas associadas às vias bioquímicas de indução de fitormônios (Tabela 1) foram analisadas em 12 microrganismos, evidenciando um perfil funcional fortemente relacionado à síntese de auxinas, giberelinas e citocininas, além da produção de metabólitos secundários capazes de favorecer o crescimento e o vigor vegetal.

Na Figura 6, apresenta-se a distribuição funcional dos genes associados à promoção de crescimento em *Bacillus* spp., destacando categorias metabólicas ligadas à biossíntese hormonal, aquisição de nutrientes e produção de compostos bioativos.

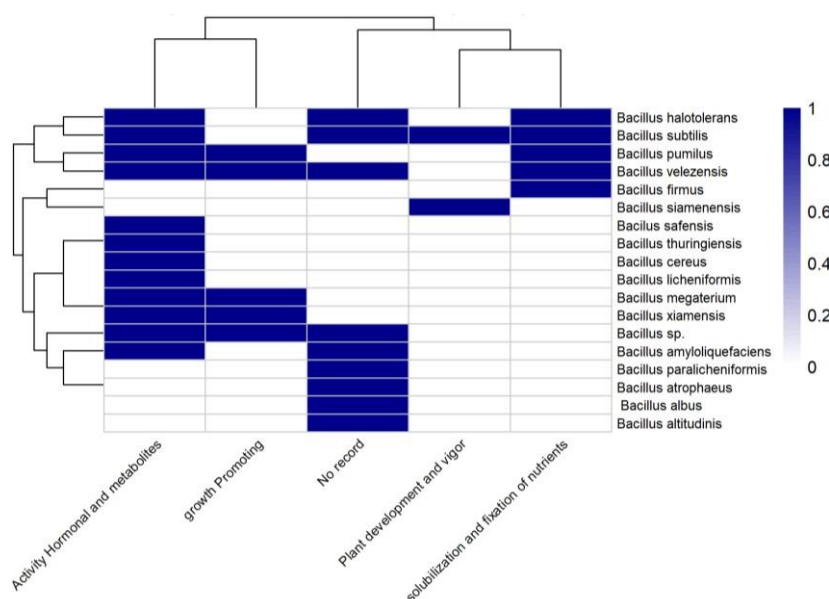


Figura 6. Distribuição funcional dos genes de *Bacillus* spp. associados à promoção de crescimento vegetal.

Entre os fitormônios relatados nos artigos analisados, as auxinas foram as mais frequentes (22) (Figura 7). A predominância desse grupo hormonal reflete a relevância da via do ácido indolacético (AIA) nos mecanismos de promoção de crescimento mediados por *Bacillus* spp., especialmente no estímulo ao crescimento radicular, alongamento celular e diferenciação de tecidos.

As giberelinas, associadas ao alongamento de caules, germinação e floração, e as citocininas, relacionadas à divisão celular e ao retardo da senescência, também foram identificadas, embora com menor frequência. Além disso, sideróforos e mecanismos de solubilização e transporte de fosfato foram amplamente citados, ambos desempenhando papéis complementares ao aumentar a disponibilidade e a absorção de nutrientes essenciais pelas plantas.

Em alguns estudos, houve relato da produção de compostos orgânicos voláteis (COV) por espécies de *Bacillus* spp. Contudo, na maioria dos casos, as moléculas específicas não foram completamente caracterizadas. Foram mencionados principalmente componentes metabólicos gerais, como piruvato, ácido málico, ácido cítrico, auxinas e giberelinas (Figura 7, Tabela Suplementar 2).

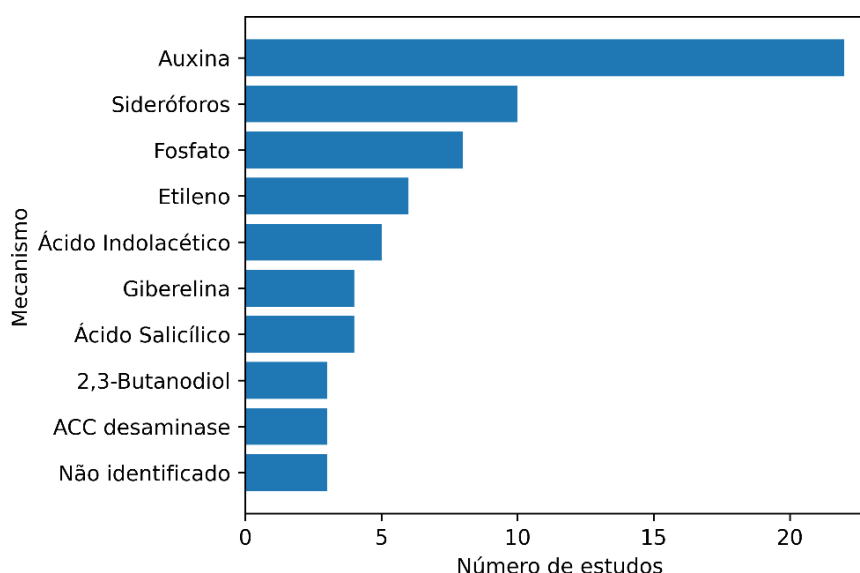


Figura 7. Hormônios vegetais mais citados nas análises genéticas de *Bacillus* sp. nos artigos inseridos na revisão sistemática.

Na análise genética, evidenciou-se a presença de diversos genes associados à codificação de proteínas com funções metabólicas essenciais, abrangendo processos como metabolismo de aminoácidos, assimilação e transporte de nutrientes, biossíntese de fitormônios e produção de compostos bioativos (Tabela 2). Genes como *ld* (aldeído desidrogenase – metabolismo intermediário e respiração), *alsD* (α -acetolactato descarboxilase – biossíntese de 2,3-butanodiol), *gln* glutamina sintase / metabolismo de nitrogênio), *phoH* (resposta ao estresse por fosfato – regulado por Pho regulon), *srfAA* (síntese de surfactina – produção de lipopeptídeo sinalizador), estão diretamente associados à biossíntese de auxinas, à assimilação de nitrogênio, à regulação de rotas metabólicas centrais e à produção de lipopeptídeos, sustentando funcionalmente os mecanismos de promoção de crescimento vegetal observados nos estudos analisados.

Tabela 2. Genes de bactérias identificados em *Bacillus* spp. e microrganismos relacionados, suas funções metabólicas e status de atividade.

Gene	Descrição	Gene/codificação	Microrganismo	Status
<i>ald</i>	Alanina desidrogenase	Enzima	<i>Paenibacillus peoriae</i>	Ativo
<i>alsD</i>	Alfa-acetolactato descarboxilase	Enzima	<i>Bacillus subtilis</i>	Ativo
<i>dHaS</i>	Aldeído desidrogenase DhaS	Enzima	<i>Bacillus spizizenii</i>	Ativo
<i>fhu</i>	Proteína de ligação ao ATP do transportador ABC do ferricromo	Transportador	<i>Streptococcus pyogenes</i>	Descontinuado
<i>gln</i>	GTP 3',8-ciclase MoaA	Enzima	<i>Bacillus altitudinis</i>	Ativo
<i>glt</i>	Glutamato sintase	Enzima	<i>Enterobacteria fago</i>	Ativo
<i>isp</i>	Serina protease Isp	Enzima	<i>Bacillus spizizenii</i>	Ativo
<i>nar</i>	Subunidade beta do nitrato redutase A	Enzima	<i>Escherichia coli</i>	Ativo
<i>nat</i>	Arilamina N-acetiltransferase	Enzima	<i>Mycobacterium bovis</i>	Descontinuado
<i>nif</i>	Proteína iscU	Enzima	<i>Streptococcus pyogenes</i>	Descontinuado
<i>nirB</i>	Subunidade grande da redutase do nitrito (NADH)	Enzima	<i>Escherichia coli</i>	Ativo
<i>phn</i>	Regulador putativo no operon phn	Regulador	<i>Salmonella enterica</i>	Ativo
<i>phoH</i>	Proteína induzível por privação de fosfato semelhante a PhoH	Enzima	<i>Escherichia coli</i>	Ativo
<i>ppsC</i>	Poliketideo sintase de ftiocerol tipo I PpsC	Enzima	<i>Mycobacterium canettii</i>	Ativo
<i>pstA</i>	Subunidade PstA da membrana do transportador ABC de fosfato	Transportador	<i>Escherichia coli</i>	Ativo
<i>srfAA</i>	Surfactina peptídeo sintetase não ribossomal	Enzima	<i>Bacillus velezensis</i>	Ativo
<i>TPRA</i>	Subunidade alfa da triptofano sintase	Enzima	<i>Escherichia coli</i>	Ativo
<i>yfiZ</i>	Precursor da proteína permease YfiZ do sistema de transporte de sideróforos putativo	Transportador	<i>Escherichia coli</i>	Descontinuado
Genes associados à promoção de crescimento em <i>Bacillus</i> spp.				
Genes	Função	Aplicação		
<i>fhu, yfiZ, bacilibactina</i>	Síntese e transporte de sideróforos; aquisição de ferro	Nutrição mineral; maior crescimento em solos pobres		
<i>trp cluster</i>	Síntese de auxinas (AIA)	Desenvolvimento radicular e arquitetura de raízes		
<i>nar, nif, nirB, gln</i>	Fixação e assimilação de nitrogênio	Substitui parcialmente fertilizantes nitrogenados; maior biomassa		
<i>pstA, phn, phoH</i>	Solubilização e transporte de fosfato	Absorção de fósforo pelas plantas		
<i>dnaK, groEL, opuA/C, proV/W/X</i>	Resposta ao estresse osmótico e ambiental	Tolerância a seca e salinidade; maior estabilidade em campo		
<i>srfAA, fengycin, surfactin</i>	Produção de lipopeptídeos e biossurfactantes	Biocontrole de patógenos; promoção de colonização radicular		
<i>luxS, COVs</i>	Produção de compostos voláteis de sinalização	Comunicação planta-microrganismo; indução sistêmica de resistência		

A partir desses genes, foi realizada a análise de interação gênica, na qual se observou a formação de agrupamentos funcionais distintos (Figura 8).

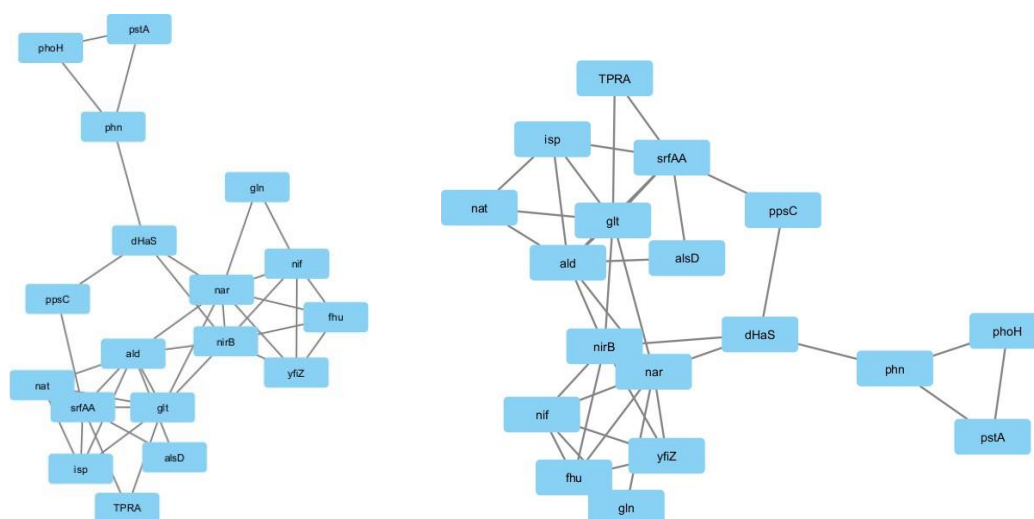


Figura 8. Rede de interação gênica construída a partir dos genes e suas interações (esquerda) e de metabólitos (direita). Conexões obtidas no Cytoscape.

Destacam-se agrupamentos associados à transdução de sinal e à fosforilação de proteínas, representados principalmente pelos genes *phoR*, *rscC* e *envZ*, que apresentaram alta conectividade na rede, indicando papel central na regulação de respostas bacterianas a variações ambientais (Hirakawa *et al.*, 2020; Martín *et al.*, 2017; Meng *et al.*, 2021; Kenney; Anand, 2020). Um agrupamento adicional, composto pelos genes *mutS* e *mutL*, relaciona-se a processos de reparo de DNA, sugerindo mecanismos de manutenção da integridade genômica que contribuem para a estabilidade funcional desses microrganismos em ambientes variáveis (Yang, 2000; Lenhart *et al.*, 2016; Pavlova *et al.*, 2020).

A análise comparativa das correlações gênicas reforça a importância dos genes *pho* e *nar*, ambos diretamente ligados à fosforilação e à transdução de sinais regulatórios, evidenciando seu papel em sistemas de regulação bacteriana associados à promoção de crescimento vegetal (Santos-Beneit, 2015; Lamarche *et al.*, 2008; Shen *et al.*, 2013; Hamada; Soliman, 2023).

Com base nas informações genéticas, foi possível identificar três rotas metabólicas principais (Figura 9). A primeira corresponde à rota metabólica de aminoácidos e compostos nitrogenados (A), envolvendo enzimas relacionadas à síntese e degradação de aminoácidos (*ald*, *glt*, *TPRA*) e ao processamento de nutrientes nitrogenados inorgânicos (*nar*, *nirB*).

A segunda rota refere-se à biossíntese de metabólitos secundários e processos fermentativos (Figura 9B), com destaque para a produção de acetoina via *alsD* e a síntese de moléculas complexas, como lipopeptídeos (*srpA*) e lipídios da parede celular (*ppsC*). A terceira rota engloba mecanismos de transporte e aquisição de nutrientes essenciais (Figura 9C), codificando transportadores (*pstA*) e reguladores (*phoH*, *phn*) envolvidos na captação de fósforo, ferro e no controle regulatório das demais rotas metabólicas.

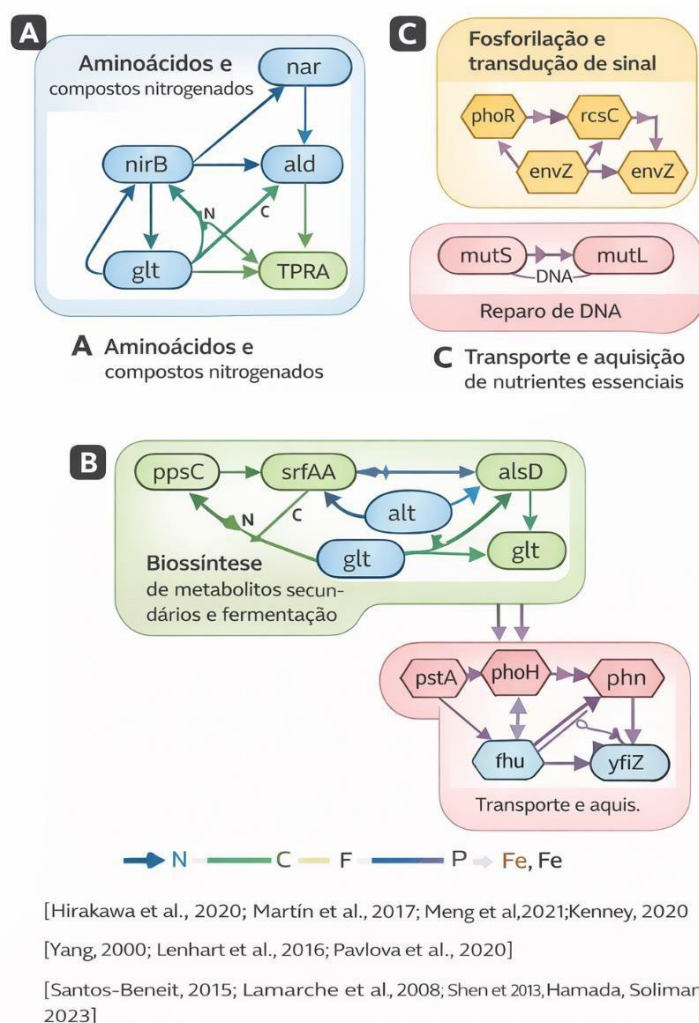


Figura 9 . Rotas metabólicas com base em informações genéticas.

De forma integrada, o esquema metabólico evidencia quatro eixos funcionais centrais associados à promoção de crescimento vegetal: (i) aquisição de ferro por genes de sideróforos (*fhu*, *yfiZ*, bacilobactina); (ii) síntese de auxinas via o agrupamento *trp*, relacionada à modulação da arquitetura radicular; (iii) fixação e assimilação de nitrogênio (*nar*, *nif*, *nirB*, *gln*); e (iv) solubilização e transporte de fosfato (*pstA*, *phn*, *phoH*).

Mecanismos complementares, como genes relacionados à tolerância a estresses ambientais (*dnaK*, *groEL*, *opuA/C*, *proV/W/X*), produção de lipopeptídeos bioativos (*srfAA*, fengicina, surfactina) e emissão de COVs, atuam de forma sinérgica, promovendo maior biomassa, vigor e adaptação das plantas, com elevado potencial de aplicação no desenvolvimento de biofertilizantes e inoculantes agrícolas sustentáveis.

4.3.3. Prospecção tecnológica

A busca tecnológica resultou em 17 registros de patentes relacionados à aplicação do microbioma e de bioinsumos em sistemas agrícolas. Os primeiros depósitos associados ao tema ocorreram em 2010, com crescimento gradual ao longo da década seguinte. Observou-se um pico no número de documentos publicados em 2022, seguido por uma tendência de aumento contínuo ao longo dos anos subsequentes (Figura 10). A análise temporal sugere que a prospecção tecnológica voltada ao microbioma agrícola e aos

bioinsumos permanece em estágio emergente, demonstrando um cenário com elevado potencial para a geração de inovações futuras.

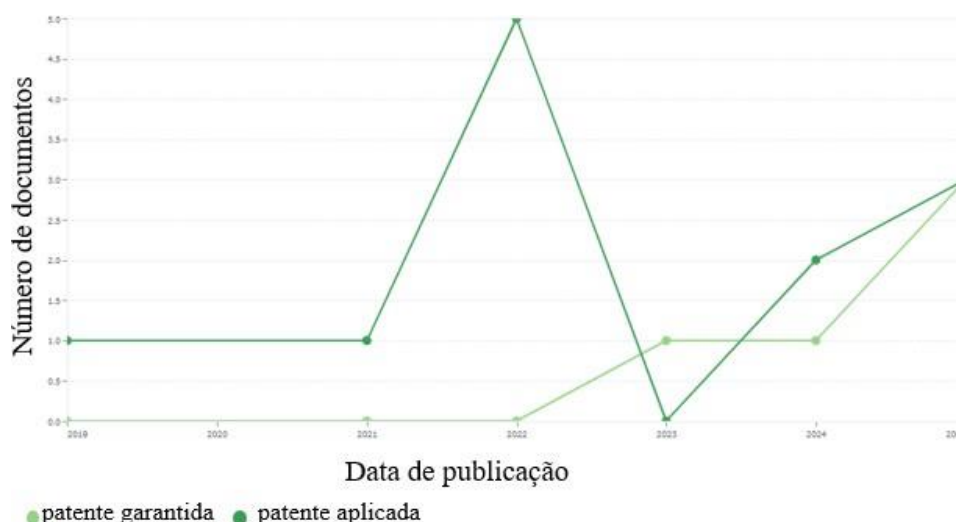


Figura 10. Registros de depósitos de patentes sobre espécies de microrganismos do gênero *Bacillus* ao longo do tempo.

A patente aplicada (ou pedido de patente) é o estágio em que o inventor protocola a invenção no órgão de propriedade intelectual. Nesse momento, a tecnologia ainda está em análise, o pedido recebe um número e uma data de depósito, mas a exclusividade ainda não é garantida, podendo o pedido ser aceito ou negado após o exame.

Já a patente garantida (ou patente concedida) é aquela que passou por toda a avaliação e teve seus requisitos confirmados, como novidade, atividade inventiva e aplicação industrial. Nesse estágio, o titular passa a ter o direito legal de exclusividade sobre a invenção, podendo impedir que terceiros a utilizem sem autorização.

Com base na análise dos dados apresentados na Tabela Suplementar 2, foi possível identificar cinco eixos tecnológicos principais representados nas patentes analisadas, os quais refletem diferentes abordagens para a aplicação do microbioma e de microrganismos benéficos na agricultura, conforme listados abaixo:

- i. Compostos bioativos e bioestimulantes: este eixo inclui as patentes EUA 2024/0237645 A1, EUA 12185721 B2, EUA 11627740 B2, WO 2019/049044 A1, EP 3679049 B1, WO 2022/038625 A1 e US 2021/0059250 A1. Esses documentos descrevem composições baseadas em compostos glicosídicos de ácidos graxos e bioestimulantes voltados ao controle de patógenos, à promoção do crescimento vegetal e à indução de mecanismos de defesa das plantas.
- ii. Composições microbianas e métodos de cultivo: compreendem as patentes WO 2025/193932 A1 e WO 2024/215750 A2, que descrevem composições microbianas, bem como métodos de coleta, processamento e caracterização de microbiomas. Destaca-se, nesse eixo, o uso de análises bioinformáticas e a avaliação de funções microbianas aplicadas à rizosfera, com potencial para o desenvolvimento de consórcios microbianos direcionados.
- iii. Índices agronômicos baseados em microbioma: englobam as patentes EUA 12247968 B2, EUA 2022/0268756 A1, US 2025/0180538 A1 e WO 2022/177765 A1, que abordam sistemas e métodos para a geração de índices agronômicos derivados do microbioma. Esses sistemas utilizam a

- caracterização estrutural e funcional de comunidades microbianas, aliada a ferramentas de bioinformática e modelos preditivos, para orientar intervenções agrícolas mais precisas.
- iv. Avaliação de práticas e insumos agrícolas: incluem as patentes EUA 2022/0312661 A1, WO 2022/212156 A1 e EUA 12161059 B2, que propõem métodos de análise de amostras agrícolas e integração de dados bioinformáticos para avaliação de práticas de manejo e insumos agrícolas, considerando variáveis espaciais e temporais.
 - v. Mapeamento espacial e intervenções inteligentes: este eixo é representado pela patente US 2025/0336009 A1, que descreve sistemas de mapeamento espacial de alta resolução do microbioma agrícola, associados a modelos de intervenção agrônômica baseados em dados. A tecnologia inclui subsistemas automatizados de amostragem, processamento e análise de informações, alinhando-se a abordagens de agricultura digital e de precisão.

De forma integrada, observa-se que os eixos relacionados a compostos bioativos, composições microbianas e produção de bioestimulantes apresentam maior proximidade com os mecanismos genéticos e metabólicos discutidos anteriormente neste estudo, especialmente aqueles associados à produção de fitormônios, aquisição de nutrientes e biossíntese de metabólitos secundários por *Bacillus* spp. Em contraste, os eixos voltados à modelagem de dados, índices agrônômicos e mapeamento espacial refletem uma tendência crescente de digitalização e integração de dados no manejo agrícola, embora apresentem menor aprofundamento em genes específicos ou vias metabólicas microbianas.

Um aspecto crítico identificado nesta revisão é que 18 estudos não informaram o local de isolamento das cepas bacterianas analisadas e, sobretudo, que nenhum trabalho reportou isolados provenientes da parte aérea das plantas. Essa lacuna limita a compreensão integral da diversidade de interações planta–microrganismo, uma vez que os vegetais produzem mais de 17.000 compostos voláteis distribuídos entre diferentes órgãos, incluindo folhas, flores e frutos (Dudareva *et al.*, 2013). A ausência dessa abordagem representa uma oportunidade relevante para futuras pesquisas e inovações tecnológicas no campo de bioprodutos.

4.4. Discussão

Com diferentes mecanismos genéticos, metabólicos e de sinalização de *Bacillus* spp, é possível compreender como se dá a promoção do crescimento vegetal. A seguir, são discutidos os principais aspectos funcionais relacionados à comunicação molecular planta–microrganismo, os genes e vias metabólicas envolvidos nesses processos, bem como as implicações tecnológicas e as lacunas de pesquisa identificadas.

Comunicação molecular e modulação fisiológica das plantas

As interações gênicas entre microrganismos e plantas têm ganhado destaque em razão de seu papel central na promoção do crescimento vegetal e na adaptação a condições ambientais adversas. Grande parte dessas interações é mediada por compostos orgânicos voláteis (COVs) produzidos por cepas bacterianas, as quais atuam por meio do reconhecimento de sinais químicos pelas plantas, desencadeando respostas fisiológicas, metabólicas e moleculares específicas (Zeriouh *et al.*, 2013).

Os COVs são moléculas pequenas e lipofílicas que se difundem facilmente pelo ar e pelos poros do solo, atravessando membranas celulares sem necessidade de transportadores específicos. A natureza lipofílica favorece a partição espontânea na bicamada lipídica, permitindo a entrada passiva em células de plantas e microrganismos, sem carreadores específicos. As moléculas podem atuar alterando o metabolismo da planta de forma positiva, por meio de alteração hormonal, absorção de nutrientes, resistência sistêmica induzida e modulação da comunidade microbiana (Guo *et al.*, 2023; Liu *et al.*, 2019).

A produção e a atividade dos COVs não são estáticas, sendo moduladas por múltiplos fatores, como condições ambientais, estresses bióticos e abióticos, interações alelopáticas e características do ambiente microbiano (Jiménez-González *et al.*, 2020;). Essa plasticidade funcional reforça o papel dos COVs como elementos-chave na comunicação planta–microrganismo e no desempenho das bactérias promotoras de crescimento vegetal.

No entanto, verificou-se que, em 18 dos estudos analisados, não há informação sobre o tecido de isolamento das cepas bacterianas e nenhum trabalho reportou isolados provenientes da parte aérea das plantas. Essa lacuna limita a compreensão da diversidade e da função dos COVs, especialmente considerando que os vegetais produzem mais de 17.000 compostos voláteis distribuídos por diferentes órgãos, como raízes, folhas, flores e frutos (Dudareva *et al.*, 2013). A ausência de amostragens na parte aérea restringe o acesso a potenciais mecanismos de interação ainda pouco explorados, capazes de revelar novas rotas de sinalização e promoção de crescimento vegetal.

Estudos demonstram que a expressão gênica vegetal varia conforme o tecido analisado, apresentando padrões específicos em diferentes órgãos, como observado em *Solanum tuberosum* (Nahirñak *et al.*, 2016). Dessa forma, a inclusão de amostragens da parte aérea, especialmente em espécies-modelo, é essencial para capturar a diversidade funcional das interações planta–microrganismo.

Genes e vias metabólicas associadas à promoção do crescimento

Nos artigos analisados, *Arabidopsis thaliana* e *Solanum lycopersicum* destacaram-se como as espécies vegetais mais investigadas, refletindo seu uso consolidado como modelos experimentais. Entre as espécies bacterianas, *B. subtilis* e *B. velezensis* foram as mais citadas, associadas aos múltiplos mecanismos de promoção de crescimento, incluindo solubilização e aquisição de nutrientes, modulação hormonal, produção de metabólitos bioativos e estímulo direto ao desenvolvimento vegetal.

Do ponto de vista funcional, os genes identificados podem ser agrupados em grandes eixos metabólicos. Genes como *nar*, *nirB* e *gln* estão associados à assimilação e ao metabolismo do nitrogênio, contribuindo para o suprimento nutricional das plantas. Já genes como *pstA*, *phoH* e *phn* participam da aquisição e do transporte de fósforo, desempenhando papel fundamental em ambientes com baixa disponibilidade desse nutriente.

A produção de metabólitos bioativos e fitormônios está relacionada a genes como *alsD*, *ald* e aos clusters *trp*, envolvidos direta ou indiretamente na síntese de auxinas, além de genes como *srfAA*, responsáveis pela biossíntese de lipopeptídeos, como a surfactina, que atuam tanto no biocontrole quanto na colonização radicular. A auxina destacou-se como o fitormônio mais frequentemente relatado, exercendo papel central na diferenciação celular, no desenvolvimento radicular e na reorganização da arquitetura vegetal (Zerrouh *et al.*, 2013; Yang *et al.*, 1992).

Genes relacionados à produção de sideróforos, como *fhu* e *yfiZ*, também foram amplamente reportados, favorecendo a quelação de Fe^{3+} e aumentando a disponibilidade de ferro para as plantas (Kramer *et al.*, 2020). O ferro é um micronutriente essencial para as plantas, atuando na síntese de clorofila, no transporte de elétrons na fotossíntese e na respiração, além de participar de inúmeras enzimas redox. A deficiência de Fe leva rapidamente a clorose internerval, redução da taxa fotossintética, menor crescimento e queda de produtividade. Em muitos solos, especialmente neutros a alcalinos, o Fe^{3+} encontra-se em formas pouco solúveis e, portanto, com baixa biodisponibilidade para as raízes. Nesse contexto, sideróforos produzidos por bactérias rizosféricas quelam Fe^{3+} e aumentam sua solubilidade, podendo ser utilizados tanto pelos microrganismos quanto pelas plantas, melhorando o estado nutricional em ferro e o crescimento vegetal. Genes bacterianos relacionados ao sistema de transporte de sideróforos, como *fhu* e *yfiZ*, são fundamentais nesse processo, pois codificam componentes de transportadores ABC e permeases envolvidos na captura de complexos Fe-sideróforo no solo, contribuindo indiretamente para o aumento da disponibilidade de ferro para as plantas.

Nesta revisão, observou-se que 29 estudos associaram a promoção de crescimento à ação de auxinas, enquanto 10 relacionaram diretamente o aumento da biomassa vegetal à presença de sideróforos.

Além disso, genes como *luxS*, associados à comunicação celular, e genes relacionados à resposta ao estresse ambiental, como *dnaK*, *groEL*, *opuA/C* e *proV/W/X*, indicam elevada capacidade adaptativa dessas bactérias. Essa característica é essencial para sua sobrevivência, colonização eficiente e desempenho funcional em ambientes agrícolas sujeitos a variações de umidade, salinidade e temperatura.

Implicações tecnológicas e lacunas de pesquisa

Do ponto de vista tecnológico, os resultados da prospecção indicam que o campo é emergente, com registros de patentes a partir de 2010 e crescimento expressivo nos anos recentes, especialmente nos Estados Unidos da América. Os eixos tecnológicos identificados, como compostos bioativos, composições microbianas e métodos de bioprocessamento, refletem diretamente os mecanismos biológicos descritos nesta revisão, confirmando a relevância prática dos genes e metabólitos associados a *Bacillus* spp.

Entretanto, persistem lacunas importantes, sobretudo no detalhamento dos mecanismos moleculares bacterianos e na exploração de nichos pouco estudados, como os microrganismos associados à parte aérea das plantas. A bioprospecção dirigida desses ambientes representa uma fronteira promissora para a identificação de novos genes, metabólitos e estratégias de aplicação, ampliando o repertório de bioinoculantes agrícolas.

De forma integrada, os resultados desta revisão evidenciam que as interações gênicas entre *Bacillus* spp. e plantas constituem uma rede complexa de mecanismos complementares, envolvendo modulação hormonal, aquisição de nutrientes, produção de metabólitos bioativos e resposta ao estresse. A intensificação das pesquisas nessa área, aliada ao crescimento da proteção tecnológica, indica que a próxima década tende a consolidar a transição das descobertas laboratoriais para aplicações comerciais em campo, fortalecendo o desenvolvimento de bioprodutos agrícolas sustentáveis.

4.5. Conclusões

As bactérias promotoras de crescimento vegetal do gênero *Bacillus* é amplamente reconhecido, muitos estudos ainda utilizam dados de sequenciamento de forma superficial, relatando promoção de crescimento sem validar em profundidade os mecanismos moleculares envolvidos.

Com esta análise identificou-se um conjunto de genes recorrentes (*ald*, *alsD*, *dHaS*, *fhu*, *gln*, *glt*, *isp*, *nar*, *nat*, *nif*, *nirB*, *phn*, *phoH*, *pssC*, *pstA*, *srfAA*, *TPRA* e *yfiZ*) ligados à síntese de sideróforos e auxinas, à assimilação de nitrogênio e à aquisição de fosfato, compondo uma rede integrada de regulação do crescimento vegetal. Esses resultados oferecem base estratégica para o desenvolvimento de bioinsumos, ao mesmo tempo em que evidenciam a necessidade de estudos que integrem genética, metabolômica e fisiologia vegetal, incluindo nichos ainda pouco explorados, como a parte aérea das plantas.

A revisão sistemática e a prospecção tecnológica permitem identificar genes, rotas metabólicas e metabólitos associados à promoção de crescimento vegetal, e lacunas relacionadas à aplicação e validação de isolados nativos. A partir dessa fundamentação, pode-se proceder à obtenção e avaliação fenotípica de microrganismos cultiváveis de rizosferas.

4.6. Referências Bibliográficas

ARIA, M.; CUCCURULLO, C. Bibliometrix: an R-tool for comprehensive science mapping analysis. *Journal of Informetrics*, v. 11, n. 4, p. 959-975, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.joi.2017.08.007>.

CHINNASWAMY, A.; COBA DE LA PEÑA, T.; STOLL, A.; DE LA PEÑA ROJO, D.; BRAVO, J.; RINCÓN, A.; LUCAS, M. M.; PUEYO, J. J. A nodule endophytic *Bacillus megaterium* strain isolated from *Medicago polymorpha* enhances growth, promotes nodulation by *Ensifer medicae* and alleviates salt stress in alfalfa plants. *Annals of Applied Biology*, v. 172, n. 3, p. 295-308, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1111/aab.12420>.

DONG, H.; SUN, H.; FAN, S.; JIANG, L.; MA, D. Rhizosphere bacterial community composition, specific enzymes and soil nitrogen chemistry on use of nitrogen by rice seedling. *Agronomy Journal*, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1002/agj2.20538>.

DUDAREVA, N.; KLEMPHEN, A.; MÜHLEMANN, J. K.; KAPLAN, I. Biosynthesis, function and metabolic engineering of plant volatile organic compounds. *New Phytologist*, v. 198, n. 1, p. 16-32, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.12145>.

FAZLE RABBEE, M.; BAEK, K.-H. Antimicrobial activities of lipopeptides and polyketides of *Bacillus velezensis* for agricultural applications. *Molecules*, v. 25, n. 21, p. 4973, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3390/molecules25214973>.

GAO, S. et al. Efficient colonization and harpins mediated enhancement in growth and biocontrol of wilt disease in tomato by *Bacillus subtilis*. *Letters in Applied Microbiology*, v. 57, n. 6, p. 526-533, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1111/lam.12144>.

GONÇALVES, L. B. et al. Microbial inoculants and fertilizer reduction in sorghum cultivation: implications for sustainable agriculture. *Microbiology Research*, v. 16, n. 6, p. 115, 2025. DOI: <https://doi.org/10.3390/microbiolres16060115>.

GUO, W. et al. Study on the taste active compounds in Douchi using metabolomics method. *Food Chemistry*, v. 412, p. 135343, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2022.135343>.

HAMADA, M. A.; SOLIMAN, E. R. S. Characterization and genomics identification of key genes involved in denitrification-DNRA-nitrification pathway of plant growth-promoting rhizobacteria (*Serratia marcescens* OK482790). *BMC Microbiology*, v. 23, n. 1, p. 210, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12866-023-02941-7>.

HIRAKAWA, H. et al. Progress overview of bacterial two-component regulatory systems as potential targets for antimicrobial chemotherapy. *Antibiotics*, v. 9, n. 10, p. 635, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3390/antibiotics9100635>.

JIMÉNEZ-GONZÁLEZ, M. A. et al. Influence of soil forming factors on the molecular structure of soil organic matter and carbon levels. *Catena*, v. 189, p. 104501, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.catena.2020.104501>.

KENNEY, L. J.; ANAND, G. S. EnvZ/OmpR two-component signaling: an archetype system that can function noncanonically. *EcoSal Plus*, v. 9, n. 1, p. ESP-0001-2019, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1128/ecosalplus.esp-0001-2019>.

KRAMER, J.; ÖZKAYA, Ö.; KÜMMERLI, R. Bacterial siderophores in community and host interactions. *Nature Reviews Microbiology*, v. 18, n. 3, p. 152-163, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41579-019-0284-4>.

LAMARCHE, M. G. et al. The phosphate regulon and bacterial virulence: a regulatory network connecting phosphate homeostasis and pathogenesis. *FEMS Microbiology Reviews*, v. 32, n. 3, p. 461-473, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2008.00101.x>.

LENHART, J. S. et al. Mismatch repair in Gram-positive bacteria. *Research in Microbiology*, v. 167, n. 1, p. 4-12, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2015.08.006>.

LIU, Q. et al. Antioxidant activities, phenolic profiles, and organic acid contents of fruit vinegars. *Antioxidants*, v. 8, n. 4, p. 78, 2019. DOI: <https://doi.org/10.3390/antiox8040078>.

MARTIN, R. M. et al. Microcystin-LR does not induce alterations to transcriptomic or metabolomic profiles of a model heterotrophic bacterium. *PLOS ONE*, v. 12, n. 12, p. e0189608, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0189608>.

MENG, J.; YOUNG, G.; CHEN, J. The Rcs system in Enterobacteriaceae: envelope stress responses and virulence regulation. *Frontiers in Microbiology*, v. 12, p. 627104, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.627104>.

NAHIRÑAK, V. et al. Genome-wide analysis of the Snakin/GASA gene family in *Solanum tuberosum* cv. Kennebec. *American Journal of Potato Research*, v. 93, n. 2, p. 172-188, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12230-016-9494-8>.

Nourelhouda A., Naima S., Hela Z. M., Moez H., Tahar M. (2025) Comparative genomics of three rhizobacteria strains indicate functional complementarity for inoculum development, *Rhizosphere*, Volume 36. ISSN 2452-2198, <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2025.101184>.

PAVLOVA, A. V. et al. Responses of DNA mismatch repair proteins to a stable G-quadruplex embedded into a DNA duplex structure. *International Journal of Molecular Sciences*, v. 21, n. 22, p. 8773, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms21228773>.

PÉREZ-MONTAÑO, F. et al. Plant growth promotion in cereal and leguminous agricultural important plants: from microorganism capacities to crop production. *Microbiological Research*, v. 169, n. 5-6, p. 325-336, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2013.09.011>.

SANTOS-BENEIT, F. The Pho regulon: a huge regulatory network in bacteria. *Frontiers in Microbiology*, v. 6, p. 402, 2015. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00402>.

SHARMA, A. et al. Insights into the bacterial and nitric oxide-induced salt tolerance in sugarcane and their growth-promoting abilities. *Microorganisms*, v. 9, p. 2203, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3390/microorganisms9112203>.

SHEN, X. et al. Comparative genomic analysis of four representative plant growth-promoting rhizobacteria in *Pseudomonas*. *BMC Genomics*, v. 14, n. 1, p. 271, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1186/1471-2164-14-271>.

THE LENS. Plataforma de busca e análise de patentes. Disponível em: <https://www.lens.org/>. Acesso em: 10 fev. 2025.

TSOTETSI, T. et al. Bacillus for plant growth promotion and stress resilience: what have we learned? *Plants*, v. 11, n. 19, p. 2482, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants11192482>.

YANG, H. M. et al. Diffusible and extractable auxins in young Japanese pear trees. *Scientia Horticulturae*, v. 51, n. 1-2, p. 97-106, 1992. DOI: [https://doi.org/10.1016/0304-4238\(92\)90107-N](https://doi.org/10.1016/0304-4238(92)90107-N).

YANG, W. Structure and function of mismatch repair proteins. *Mutation Research/DNA Repair*, v. 460, n. 3-4, p. 245-256, 2000. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0921-8777\(00\)00030-6](https://doi.org/10.1016/S0921-8777(00)00030-6).

ZERIOUH, H.; DE VICENTE, A.; PÉREZ-GARCÍA, A.; ROMERO, D. Surfactin triggers biofilm formation of *Bacillus subtilis* in melon phylloplane and contributes to the biocontrol activity. *Environmental Microbiology*, v. 16, p. 2196-2211, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12271>.

ZHANG, B. et al. Natural antimicrobial lipopeptides secreted by *Bacillus* spp. and their application in food preservation: a critical review. *Trends in Food Science & Technology*, v. 127, p. 26-37, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2022.06.009>.

5. ARTIGO 2

MICRORGANISMOS DIAZOTRÓFICOS DA RIZOSFERA DE *HANCORNIA SPECIOSA*: PERFIL MORFOLÓGICO E POTENCIAL PARA PROMOÇÃO DE CRESCIMENTO VEGETAL

RESUMO

O potencial biotecnológico de potencial promotor de crescimento de plantas isoladas da rizosfera de *Hancornia speciosa* foi avaliado nesse estudo por meio de triagens de germinação, vigor inicial de plântulas, textura de colônias e interações interespecíficas em cocultivo. A caracterização fenotípica incluiu coloração de Gram e atributos macroscópicos de colônia, complementados por descritores quantitativos de textura extraídos de imagens. Ensaios em alface, conduzidos em placa bipartida sob o efeito de compostos voláteis, indicaram que o isolado UFS-C3 promoveu 100% de formação de plântulas, enquanto UFS-Z8 atingiu 75%. Na morfometria de plântulas, UFS-Z8 apresentou o conjunto mais consistente de efeitos positivos sobre o vigor, e UFS-H3 exerceu efeito moderadamente estimulador, especialmente sobre o sistema radicular. Em cocultivo, UFS-Z8 inibiu o crescimento de UFS-H3 e modulou a pigmentação de UFS-C3, evidenciando interações antagonistas e de modulação fenotípica entre cepas. A análise de textura de colônias revelou separação parcial de isolados segundo o tipo de Gram e a morfologia colonial, contribuindo para a distinção e rastreabilidade do material biológico. Em conjunto, os resultados sugerem que a variação morfológica entre isolados da rizosfera de mangabeira reflete uma diversidade funcional com potencial para uso em formulações de bioinsumos voltados à promoção de crescimento vegetal e ao biocontrole.

Palavras-chave: Diversidade fenotípica; Reserva extrativista; Textura de colônias; GroundEye.

5.1. Introdução

A rizosfera de espécies nativas constitui um reservatório estratégico de diversidade microbiana, onde a composição e a função do microbioma são fortemente moldadas por exsudatos radiculares e por uma rede dinâmica de interações microrganismo-planta e microrganismo-microrganismo. Esse ambiente é reconhecido como um *hotspot* de recrutamento seletivo de microrganismos com potencial para modular nutrição, desenvolvimento e sanidade vegetal, além de favorecer interações competitivas e mutualísticas que influenciam a estrutura da comunidade e a disponibilidade de metabólitos no entorno da raiz (Pantigoso; Newberger; Vivanco, 2022; Olanrewaju; Babalola, 2022; Wankhade *et al.*, 2025).

Microrganismos associados às raízes podem favorecer o crescimento vegetal por diferentes mecanismos diretos e indiretos, incluindo produção/modulação de fitormônios, aumento da disponibilidade de nutrientes, produção de sideróforos e supressão de fitopatógenos por antibiose, competição e indução de respostas de defesa. Entretanto, revisões recentes ressaltam que a performance de bactérias promotoras de crescimento (*Plant Growth-Promoting Rhizobacteria* - PGPR) pode variar conforme o hospedeiro, o ambiente e a condição experimental, tornando essencial combinar triagens funcionais com caracterizações que aumentem a previsibilidade e a reprodutibilidade da seleção (Fanai *et al.*, 2024; Wankhade *et al.*, 2025). Além disso, interações químicas mediadas por metabólitos, incluindo compostos orgânicos voláteis microbianos (mVOCs), têm sido

destacadas como parte importante da comunicação e do efeito integrado de microrganismos benéficos, com evidências de promoção de crescimento e modulação fisiológica em diferentes culturas (Almeida *et al.*, 2023; Montejano-Ramírez *et al.*, 2024).

A caracterização fenotípica e a análise de imagem de colônias (incluindo descritores quantitativos de textura) têm ganhado relevância como ferramentas para discriminar perfis microbianos, aumentar a rastreabilidade e apoiar a seleção de candidatas a inoculantes, reduzindo a subjetividade da avaliação visual. Estudos demonstram que atributos de colônia (tamanho, borda, cor e textura) podem ser extraídos de imagens e utilizados de forma robusta para diferenciação/classificação de colônias bacterianas, apoiando procedimentos de triagem e controle de qualidade (Rodrigues; Ribeiro; Tavará, 2023).

Neste contexto, neste estudo, caracterizam-se isolados bacterianos da rizosfera de mangabeiras com foco em: (i) atributos fenotípicos (Gram e morfologia de colônia), (ii) textura de colônias baseada em descritores quantitativos, (iii) formação de plântulas na germinação, (iv) vigor de plântulas de sementes inoculadas em placa bipartida e (v) interações interespecíficas em cocultivo, visando subsidiar seu uso como promotoras de crescimento e/ou agentes de biocontrole (Almeida *et al.*, 2023; Nguyen *et al.*, 2025), bem como entender as relações ecológicas em ambientes de ocorrência natural da espécie.

5.2. Material e Métodos

5.2.1. Coleta e obtenção de amostras

Para a coleta de material, foram utilizadas as árvores que apresentaram distanciamento genético, obtido por meio de marcadores ISSR, segundo dados de Souza (2024), com as coordenadas dispostas na Tabela Suplementar 1. Foram selecionadas três áreas amostrais, correspondentes a lotes de extrativismo de mangabeiras com essa diversidade: Lote de Caçula (C), Lote de Hildo (H) e Lote de Dona Zenaide (Z). Em cada área amostral, foram coletadas três amostras compostas de solo aderido ao sistema radicular das matrizes selecionadas (Figura 1).

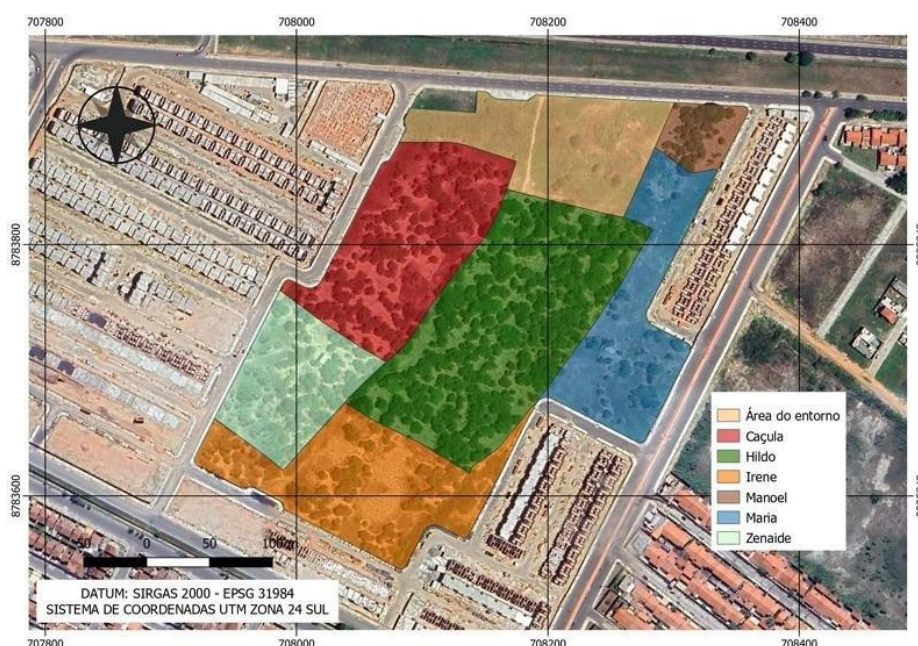


Figura 1. Áreas (lotes) que compõem a Reserva Extrativista das Mangabeiras Uilson de Sá em Aracaju, Sergipe. Souza, 2024.

As amostras foram submetidas à diluição seriada (até 10^{-8}) em solução salina (0,85% NaCl). O isolamento de potencial promotor de crescimento de plantas foi realizado em meio de cultura semissólido seletivo, conforme metodologia descrita por Döbereiner *et al.* (1995). Os isolados obtidos foram purificados em meio Batata-Dextrose-Ágar (BDA). O meio BDA foi utilizado por permitir adequado crescimento e expressão fenotípica colonial das cepas bacterianas isoladas, preservadas em água destilada estéril.

Para cada amostra composta, 10 g de solo foram transferidos para frascos Erlenmeyer contendo 190 mL de solução salina estéril (NaCl 0,85%), sendo posteriormente agitados a 150 rpm para desprendimento dos microrganismos. Em seguida, foram realizadas diluições seriadas decimais até 10^{-8} , com cinco repetições por diluição.

Alíquotas de 20 μ L de cada diluição foram inoculadas em tubos de vidro contendo meio LG (sacarose, K_2HPO_4 , $CaCl_2$, $MgSO_4$, Na_2MoO_4 , $FeCl_3$, azul de bromotimol e $CaCO_3$) semissólido, conforme Döbereiner *et al.* (1995). Utilizou-se 5 g L^{-1} de ágar para o meio semissólido e 15 g L^{-1} para o meio sólido, com pH ajustado para 7,0. O meio LG é seletivo para bactérias diazotróficas e, na forma semissólida, permite a formação de película característica de bactérias fixadoras de nitrogênio.

Os tubos foram incubados em estufa a 28 °C para observar a formação de películas características de fixadoras de nitrogênio. As culturas positivas foram transferidas para LG sólido e avaliadas quanto ao pH. Em seguida, as colônias foram purificadas em meio BDA (Batata-Dextrose-Ágar), meio generalista ao qual as bactérias se adaptaram.

5.2.2. Preparo do inóculo bacteriano

As cepas foram cultivadas em meio Caldo Nutriente e as culturas foram diluídas em meio e padronizadas para uma DO_{600} nm inicial de 0,05. Para os ensaios, foram utilizados volumes fixos de inoculação, 2 μ L de inóculo (bactéria em meio caldo nutriente a OD_{600} -alvo), temperatura de 20 °C e tempo de incubação de 24 a 48 h, com agitação de 150 rpm.

5.2.3. Screening de formação de plântulas em papel *germiteste*

Para selecionar as cepas com maior atividade na produção de crescimento em alface, cada isolado foi inoculado em quatro sementes dispostas em placa de Petri, sob papel *germiteste* umedecido com água destilada, com 2,5 vezes o peso do papel, conforme a Regra para Análise de Sementes (RAS), com alterações (Brasil, 2009).

Aplicou-se 2 μ L de suspensão bacteriana (bactéria + Caldo Nutriente, OD_{600}) por semente. A formação de plântulas foi avaliada visualmente aos 4 dias (1 = formou plântula (com todas as estruturas essenciais); 0 = não germinou). O isolado com maior % de germinação de cada área de coleta prosseguiu para os demais experimentos conforme a Figura 2.

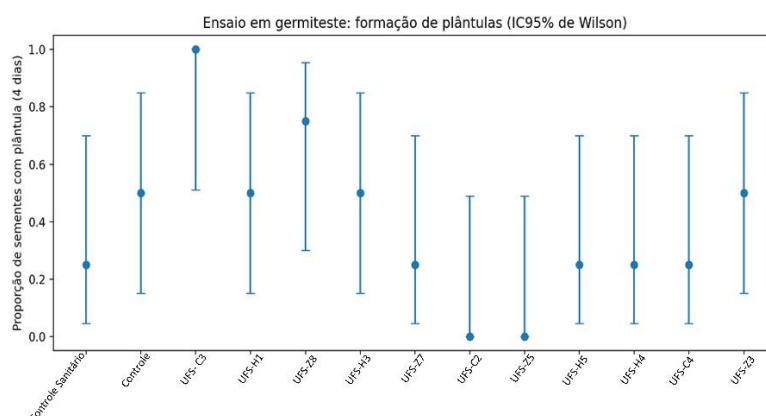


Figura 2. *Screening* proporção de sementes com plântula aos 4 dias por tratamento, com IC95% (Wilson).

5.2.4. Bioatividade por compostos voláteis

O potencial de promoção de crescimento vegetal, para uma cepa de cada área que obteve 100% de formação de plântula no ensaio anterior (3), foi avaliado utilizando-se placas de Petri bipartidas, seguindo a metodologia de Khan *et al.* (2023), com modificações. Em um dos compartimentos, foram dispostas quatro sementes de alface sobre papel de germinação estéril. No compartimento oposto, contendo meio BDA (Batata-Dextrose-Ágar), inoculou-se uma alíquota de 20 μ L de suspensão bacteriana (cultivada em Caldo Nutriente e padronizada para OD_{600}).

Este sistema permitiu o desenvolvimento das plântulas em ambiente compartilhado com a cultura bacteriana, porém sem contato físico direto, visando à detecção de compostos orgânicos voláteis (COVs). Após quatro dias de incubação, as plântulas foram submetidas a análises morfométricas por meio do sistema de imagem GroundEye®. As variáveis mensuradas incluíram: área total, comprimento do hipocótilo, comprimento da raiz primária, comprimento total e a razão raiz/hipocótilo.

5.2.5. Interações entre cepas bacterianas

Para avaliar a compatibilidade e o comportamento das cepas em cocultivo, placas de Petri contendo meio BDA foram inoculadas com duas linhagens distintas, dispostas em lados opostos da placa (alíquotas de 20 μ L por ponto de inoculação). As placas foram incubadas a 28 °C por quatro dias. A avaliação foi realizada por meio de análise macroscópica comparativa, considerando-se os seguintes parâmetros:

Crescimento relativo: observação da velocidade de expansão radial e possível sobreposição das colônias.

Morfologia colonial: alterações na densidade, elevação e bordos das colônias em resposta à presença da cepa adjacente.

Pigmentação: mudanças na coloração ou produção de exsudatos no meio de cultura, indicadores de interações metabólicas.

5.2.6. Caracterização fenotípica e textura de colônias

As cepas foram caracterizadas por coloração de Gram e atributos macroscópicos de colônia (crescimento unido ou separado e espessura grossa ou fina), registrando-se o

tempo de crescimento em meio BDA (24 h ou 48 h). Adicionalmente, foram analisados descritores quantitativos de textura de colônias obtidos de imagens, com o auxílio do software GroudEye®: (i) estatísticas da distância de cor Lab (média, variância, entropia e medidas de forma), (ii) descritores espectrais de Fourier (média de magnitudes e fases) e (iii) descritores de Haralick (contraste, correlação, dissimilaridade, energia, entropia e homogeneidade), Tabela suplementar 3.

5.2.7. Análises estatísticas e gráficos

O experimento foi conduzido em Delineamento Inteiramente Casualizado (DIC). Para a triagem inicial (screening), cada isolado bacteriano compôs um tratamento, com quatro repetições (sementes) por placa. No ensaio de bioatividade por compostos voláteis, utilizou-se cinco repetições (n=5) por tratamento, onde cada repetição consistiu em uma placa de Petri bipartida contendo quatro sementes de alface. As unidades experimentais foram mantidas sob condições controladas de temperatura (28 °C para crescimento bacteriano e 20 °C para germinação) e umidade, garantindo a homogeneidade do ambiente experimental. A alocação das placas na incubadora foi realizada de forma aleatória para minimizar efeitos de borda ou gradientes térmicos.

O ensaio de seleção e bioatividade foi analisado como proporção de sucesso (plântulas formadas). Na morfometria das plântulas de alface (n = 5 por tratamento), foram produzidos gráficos de distribuição (boxplots com média) e gráfico de calor de variação percentual ($\Delta\%$) em relação ao controle.

Para comparação entre tratamentos no ensaio de alface, aplicou-se o teste de Kruskal-Wallis por variável e, quando indicado, comparações pareadas *versus* controle por Mann-Whitney com ajuste de Holm.

5.3. Resultados

5.3.1. Bioatividade em placa bipartida

Na morfometria de plântulas de alface, UFS-Z8 promoveu os maiores valores de vigor (tamanho total 4,2 cm e área 0,45 cm²), principalmente devido ao aumento do hipocótilo. UFS-H3 apresentou crescimento de raiz primária (2,53 cm) e tamanho total maiores que o controle negativo. A cepa UFS-C3 promoveu menor crescimento e maior variabilidade de crescimento em relação às demais cepas (Figura 3).

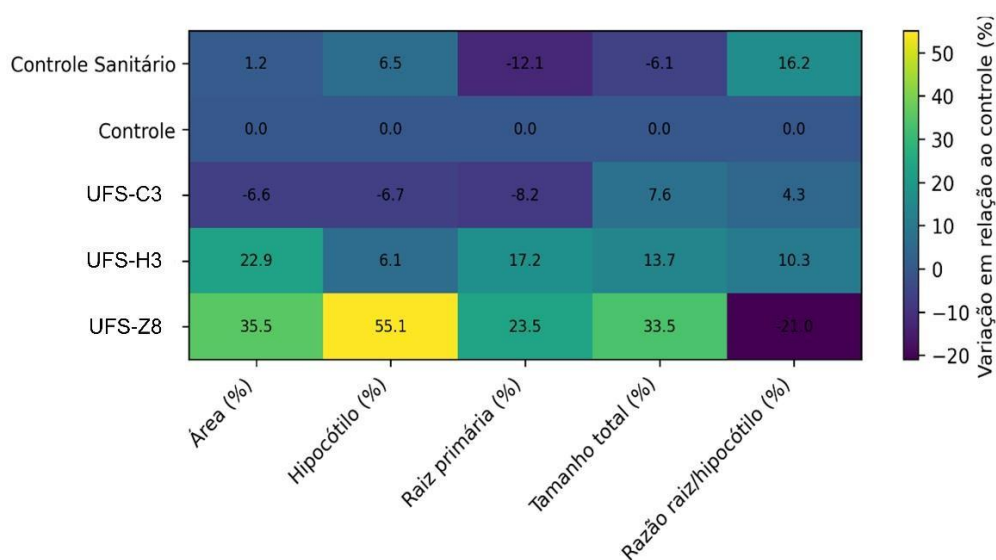


Figura 3. Mapa de calor da variação percentual de parâmetros morfométricos de plântulas de alface submetidas à inoculação bacteriana.

Quando comparadas graficamente as relações entre as variáveis, onde cores mais próximas do amarelo representam correlações mais intensas e cores próximas do azul representam correlações amenas, a cepa UFS-Z8 apresenta maiores correlações para quase todas as variáveis, com exceção da razão raiz-hipocótilo. Portanto, há interações de crescimento entre as emissões de compostos voláteis pela bactéria.

O crescimento das plântulas tratadas com a cepa UFS-Z8 apresentou menor dispersão dos dados e maior média em relação aos demais tratamentos (Figura 4).

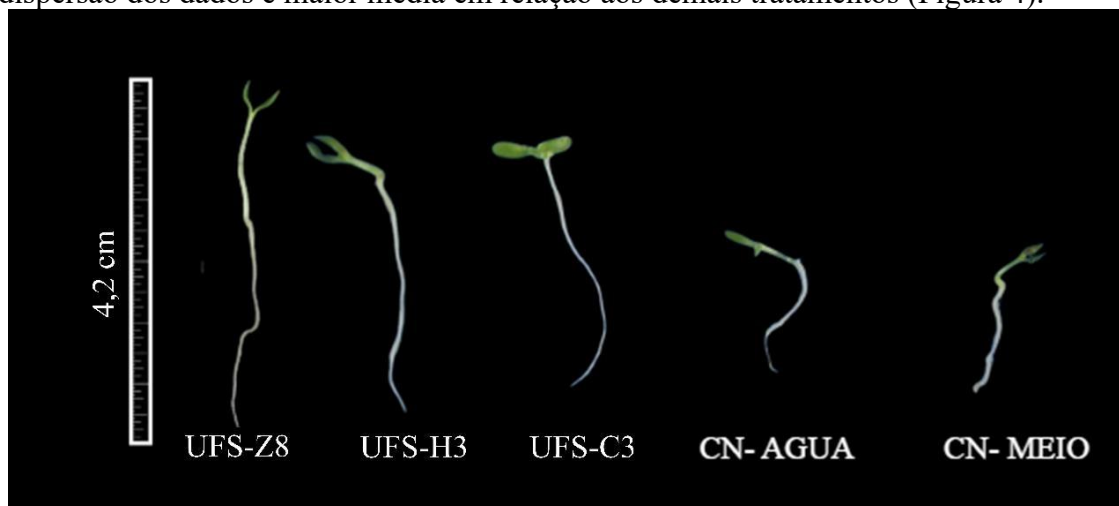


Figura 4. Distribuição do tamanho total (cm) de plântulas de alface após tratamentos com bactérias diazotróficas.

5.3.2. Interações interespecíficas entre cepas

Para as interações em cocultivo, houve antagonismo direcional e modulação fenotípica. UFS-H3 promoveu o controle do crescimento de UFS-C3, enquanto UFS-Z8 controlou UFS-H3. Além disso, UFS-C3 não pigmentou na presença de UFS-Z8. A rede de interações é apresentada na Figura 5.

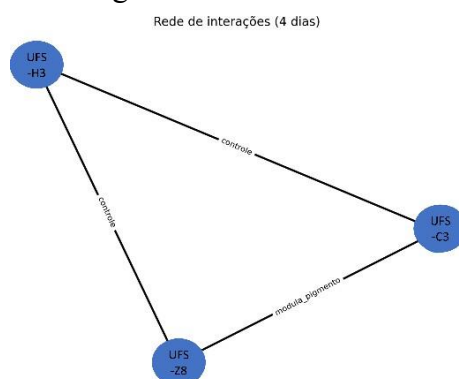


Figura 5. Rede de interações em cocultivos de potencial promotor de crescimento de plantas isoladas de *Hancornia speciosa* Gomes e sementes de alface em germinação aos 4 dias.

5.3.3. Caracterização fenotípica de coloração Gram e morfologia de colônia

A distribuição por Gram, a morfologia de colônia (unido/separado) estratificada por Gram e a razão comprimento/largura.

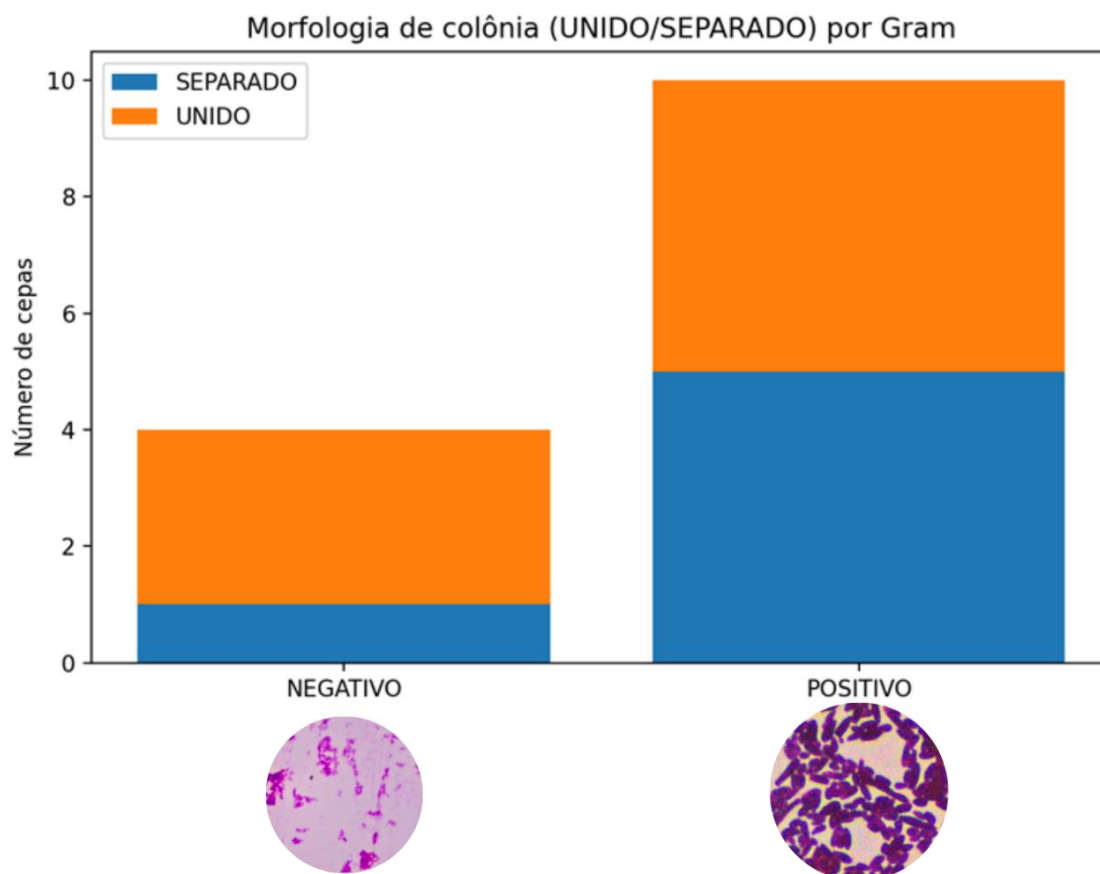


Figura 6. Distribuição dos isolados da mangaba por coloração de Gram e morfologia de colônias. Oriundos na rizosfera.

Na caracterização fenotípica, houve predominância de bactérias Gram-negativas no lote de Caçula (RRC) e predominância de Gram-positivas no lote de Zenaide (RRZ), com padrão heterogêneo no lote de Hildo (RRH).

5.3.4. Textura de colônias

Foram avaliadas 13 cepas com descritores quantitativos de textura. Por exemplo, o descritor Haralick, que apresenta descritores capazes de transformar a informação visual de uma textura em dados numéricos, facilitando a análise computacional.

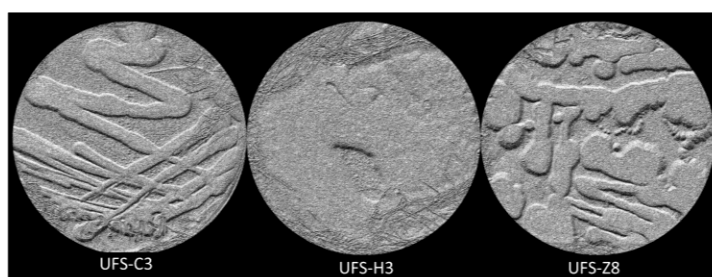


Figura 7. Textura de colônias bacterianas isoladas de *Hancornia speciosa* Gomes, analisadas pelo GroundEye.

Entre descritores individuais, a entropia de Haralick e a magnitude média de Fourier ilustraram diferenças de textura entre grupos, sugerindo que colônias com padrões morfológicos distintos (unido vs separado) apresentam assinaturas de textura diferentes.

A partir das variáveis acima descritas, resultou uma árvore filogenética dos isolados em que não houve homogeneidade morfológica em relação aos grupos de cada lote na Resex (RRC; RRH; RRZ), indicando variabilidade morfológica dos isolados da rizosfera de mangabeira (Figura 8).

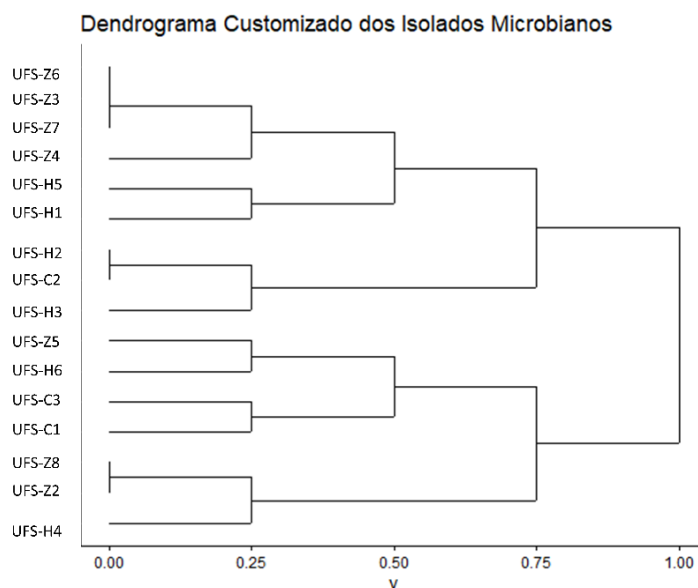


Figura 8. Agrupamento de similaridade fenotípica das cepas bacterianas isoladas da rizosfera de mangabeira.

5.4. Discussão

Os isolados bacterianos provenientes da rizosfera de mangabeiras representam um reservatório relevante de funções microbianas com potencial aplicação em sistemas agrícolas, sobretudo por reunirem características típicas de microrganismos promotores de crescimento vegetal (PGPR) e agentes de biocontrole. A relevância ecológica desse estudo também se fundamenta na escassez de informações sobre a microbiota associada à mangabeira, espécie de importância econômica regional que, embora valorizada em estudos sobre biodiversidade e potencial genético (Souza, 2024; Nunes *et al.*, 2021), ainda apresenta lacunas significativas quanto à caracterização funcional de sua rizosfera.

Nesse contexto, a rizosfera constitui um hotspot de interações biológicas, no qual exsudatos radiculares e pressões competitivas moldam a seleção de fenótipos microbianos associados à aquisição de nutrientes, modulação hormonal, tolerância a estresses abióticos e supressão de fitopatógenos (Olanrewaju; Babalola, 2022; Pantigoso; Newberger; Vivanco, 2022).

Esses mecanismos podem ser mediados por meio dos compostos orgânicos voláteis (COV), que são moléculas pequenas e lipofílicas que se difundem facilmente pelo ar e pelos poros do solo, atravessando membranas celulares sem necessidade de transportadores específicos. Os terpenos são exemplos destes compostos e podem atuar na redução de estresses, no desenvolvimento de frutos e sementes (no caso das giberelinas), e há também relato de terpenos produzidos por microrganismos como

Bacillus megaterium, que pode aumentar o crescimento da planta, nodulação, entre outros efeitos (Lupepsa *et al.*, 2024; Chinnaswamy *et al.*, 2018).

O conjunto de resultados obtidos, incluindo medidas de vigor em plântulas e testes de antagonismo e compatibilidade, está alinhado a protocolos recomendados para prospecção de inoculantes, nos quais ensaios *in vitro* são empregados como etapa inicial para hierarquização de candidatos antes da validação em condições mais próximas do campo (Fanai *et al.*, 2024; Nguyen *et al.*, 2025). Os microrganismos diazotróficos isolados demonstraram potencial de promoção do crescimento vegetal, e a avaliação visual da formação de plântulas indicou que determinadas cepas apresentaram maior frequência de emergência e estabelecimento quando comparadas aos controles. Tais respostas precoces, envolvendo germinação e vigor inicial, frequentemente refletem a atuação de PGPR por mecanismos diretos, como aumento da disponibilidade de nutrientes e produção de fitormônios microbianos, e indiretos, como redução de estresse e modulação de respostas de defesa. Entretanto, a intensidade desses efeitos depende do genótipo vegetal, da viabilidade e dose do inoculante e das condições ambientais (Fanai *et al.*, 2024; Etesami, 2025). Assim, os padrões observados na triagem inicial devem ser interpretados como evidência de potencial, não como desempenho agrônômico definitivo, tendo como principal mérito a redução do universo de cepas para etapas subsequentes de validação quantitativa e reprodutibilidade.

No ensaio quantitativo conduzido com alface, as medidas morfométricas, como comprimento de raiz primária, hipocótilo, comprimento total e razão raiz/hipocótilo, permitiram discutir o vigor de forma integrada. Do ponto de vista fisiológico, a razão raiz/hipocótilo constitui um indicador sensível de redistribuição de crescimento sob influência de sinais químicos, podendo refletir modulação hormonal e ajustes na arquitetura radicular, frequentemente associados à ação de metabólitos microbianos difusíveis, incluindo compostos voláteis (Pantigoso; Newberger; Vivanco, 2022; Fanai *et al.*, 2024). A germinação total das sementes nas condições testadas sugere ausência de fitotoxicidade aguda, um requisito inicial essencial para o avanço de cepas candidatas.

O ensaio em placa bipartida, amplamente utilizado para isolar o efeito de compostos voláteis microbianos (mVOCs), permitiu avaliar a influência de metabólitos voláteis na ausência de contato físico ou transferência direta de nutrientes. Evidências experimentais sustentam que VOCs bacterianos podem atuar como sinais aéreos capazes de modular vias hormonais, metabolismo antioxidante e respostas defensivas vegetais, promovendo aumento de biomassa e alterações fisiológicas (Almeida *et al.*, 2023; Montejano-Ramírez *et al.*, 2024). Além disso, estudos com bactérias de biocontrole demonstram que mVOCs podem simultaneamente estimular crescimento vegetal e influenciar interações microbianas, indicando que os efeitos observados resultam de um balanço entre bioestimulação e estresse leve (Wang *et al.*, 2023; Montejano-Ramírez *et al.*, 2024). Dessa forma, os resultados obtidos em alface são consistentes com o estado da arte, evidenciando que o efeito é dependente de cepa e condições de cultivo (Fanai *et al.*, 2024), e justificam a discussão das cepas como candidatas a bioestimulantes mediados por volatiloma, ainda que seja necessária confirmação em substrato ou solo, onde gradientes de difusão são mais complexos.

As interações entre cepas avaliadas por meio de coinoculação pareada revelaram padrões de assimetria, com predominância de determinadas cepas e alterações fenotípicas como redução de pigmentação em cocultivo. Esses resultados são altamente informativos para o desenho de consórcios microbianos, pois a dominância pode indicar competição por recursos ou produção de compostos inibidores, enquanto alterações de pigmentação podem refletir interferência em rotas metabólicas secundárias ou respostas ao estresse competitivo (Nguyen *et al.*, 2025). Embora o antagonismo seja desejável frente a

patógenos-alvo, ele pode ser indesejável entre membros de um inoculante multicepa, reduzindo a estabilidade e a previsibilidade do desempenho (Fanai *et al.*, 2024; Nguyen *et al.*, 2025). Assim, uma estratégia racional consiste em priorizar formulações monocepa para isolados com maior consistência nos ensaios de vigor inicial e considerar consórcios apenas quando houver evidência clara de complementaridade funcional, evitando combinações com supressão recíproca. Essa abordagem é reforçada por discussões recentes que destacam a natureza dual de PGPR, cujos efeitos podem variar conforme dose, hospedeiro e ambiente (Etesami, 2025).

A caracterização macro e microscópica, aliada à coloração de Gram e ao acompanhamento temporal do crescimento, fornece descritores fenotípicos importantes para rastreabilidade e padronização ao longo do desenvolvimento tecnológico das cepas. Embora não substituam a identificação molecular, tais descritores permitem detectar deriva fenotípica durante repiques sucessivos, aspecto crítico no contexto de bioinsumos (Nguyen *et al.*, 2025). A distinção entre bactérias Gram-positivas e Gram-negativas, frequentemente associada a diferenças estruturais, metabólicas e de tolerância ambiental, pode impactar a estabilidade e a formulação do inoculante (Fanai *et al.*, 2024; Etesami, 2025).

A incorporação de métricas de textura de colônias amplia essa caracterização ao oferecer parâmetros quantitativos associados à rugosidade, homogeneidade e padrões espaciais relacionados à produção de exopolissacarídeos e densidade celular. Abordagens baseadas em análise de imagem têm demonstrado que atributos de textura permitem discriminar fenótipos e apoiar triagem automatizada, fortalecendo a integração entre morfologia e fenotipagem computacional na microbiologia aplicada (Rodrigues; Ribeiro; Tavará, 2023). Nesse contexto, a textura atua como assinatura fenotípica, contribuindo para comparabilidade entre isolados e para detecção de alterações decorrentes de interações em cocultivo.

Tomados em conjunto, os resultados sustentam que as cepas da rizosfera de mangabeira apresentam potencial consistente como candidatas a bioinsumos, especialmente na fase inicial de desenvolvimento vegetal, com parte do efeito possivelmente mediado por metabólitos difusíveis e voláteis. Contudo, a compatibilidade entre cepas não deve ser presumida, sendo essencial para o desenho racional de consórcios (Nguyen *et al.*, 2025). Para consolidar esses achados, recomenda-se confirmar os efeitos em substrato ou solo sob diferentes condições ambientais, incorporar identificação molecular baseada em 16S rRNA, associar efeitos fenotípicos à caracterização do volatiloma por GC-MS quando o foco for mVOCs (Almeida *et al.*, 2023; Wang *et al.*, 2023) e avaliar possíveis efeitos adversos dependentes de dose (Etesami, 2025). Essas etapas aumentam a probabilidade de que os isolados avancem de candidatos promissores para bioinsumos robustos, com desempenho previsível e aplicabilidade agronômica.

5.5. Consideração Final

A abordagem integrada que combina triagens funcionais de estabelecimento e vigor inicial, caracterização fenotípica clássica e descritores quantitativos de textura de colônias mostra-se eficiente para discriminar isolados rizosféricos de mangabeiras e priorizar candidatas com maior potencial de aplicação. Entre as cepas avaliadas, UFS-Z8 apresenta o conjunto mais consistente de evidências para uso como bioestimulante e potencial agente de biocontrole, reunindo desempenho superior em vigor de plântulas e perfil competitivo em cocultivo.

A cepa UFS-H3 apresenta-se com efeito positivo moderado, com tendência de maior contribuição para o componente radicular, portanto, como potencial candidata complementar, desde que avaliadas a compatibilidade e a estabilidade em formulações. A inclusão de métricas de textura de colônias permite a adição de uma variável objetiva de fenotipagem, útil para rastreabilidade e suporte na tomada de decisão, fortalecendo a seleção de isolados para etapas posteriores de validação em substrato e/ou solo e caracterização automatizada por máquina, com algoritmos; portanto, livre de subjetividade.

Na caracterização dos isolados, demonstra-se a presença de funções promotoras de crescimento em microrganismos nativos, porém com foco em organismos cultiváveis. Considerando que grande parte da diversidade microbiana do solo não é cultivável, a etapa seguinte consistirá na análise metagenômica para identificar a estrutura taxonômica e funcional da comunidade rizosférica como um todo.

O perfil taxonômico e funcional, por meio da metagenômica, revela a presença de grupos diazotróficos, solubilizadores de fosfato e produtores de metabólitos bioativos, corroborando os achados experimentais e reforçando as rotas identificadas na revisão sistemática.

5.6. Referências

ALMEIDA, O. A. C.; ARAUJO, N. O. de; MULATO, A. T. N.; PERSINOTI, G. F.; SFORÇA, M. L.; CALDERAN-RODRIGUES, M. J.; OLIVEIRA, J. V. de C. Bacterial volatile organic compounds (VOCs) promote growth and induce metabolic changes in rice. *Frontiers in Plant Science*, v. 13, art. 1056082, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1056082>.

BRASIL. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. Secretaria de Defesa Agropecuária. **Regras para análise de sementes**. Brasília, DF: MAPA/ACS, 2009. 399 p.

CHINNASWAMY, A.; COBA DE LA PEÑA, T.; STOLL, A.; DE LA PEÑA ROJO, D.; BRAVO, J.; RINCÓN, A.; LUCAS, M. M.; PUEYO, J. J. Uma cepa endofítica de nódulos de *Bacillus megaterium* isolada de *Medicago polymorpha* aumenta o crescimento, promove a nodulação por *Ensifer medicae* e alivia o estresse salino em plantas de alfafa. *Annals of Applied Biology*, v. 172, n. 3, p. 295–308, 2018. <https://doi.org/10.1111/ab.12420>.

DOBEREINER, J.; BALDANI, V. L. D.; BALDANI, J. I. *Como isolar e identificar potencial promotor de crescimento de plantas não-leguminosas*. Itaguaí: Embrapa-SPI, 1995.

ETESAMI, H. The dual nature of plant growth-promoting bacteria: benefits, risks, and pathways to sustainable deployment. *Current Research in Microbial Sciences*, v. 9, art. 100421, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.crmicr.2025.100421>.

FANAI, A.; BOHIA, B.; LALREMRUATI, F.; LALHRIATPUII, N.; LALROKIMI; LALMUANPUII, R.; SINGH, P. K.; ZOTHANPUIA. Plant growth promoting bacteria (PGPB)-induced plant adaptations to stresses: an updated review. *PeerJ*, v. 12, e17882, 2024. DOI: <https://doi.org/10.7717/peerj.17882>.

KHAN, A. R. et al. Interação planta-micróbio: explorando o impacto dos compostos voláteis das cepas de *Bacillus* tolerantes ao frio RJGP41 e GBAC46 na promoção do crescimento do tomate por meio de diferentes mecanismos. *Biology*, v. 12, p. 940, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/biology12070940>.

LUPEPSA, B. F.; FERRARESE-FILHO, O.; CONSTANTIN, R. P.; MARCHIOSI, R.; SANTOS, W. D. dos. Biossíntese de giberelina, seus papéis na fisiologia vegetal e respostas ao estresse abiótico. *Brazilian Journal of Development*, v. 10, n. 11, e74232, 2024. <https://doi.org/10.34117/bjdv10n11-003>.

MONTEJANO-RAMÍREZ, V.; ÁVILA-OVIEDO, J. L.; CAMPOS-MENDOZA, F. J.; VALENCIA-CANTERO, E. Microbial volatile organic compounds: insights into plant defense. *Plants*, v. 13, n. 15, art. 2013, 2024. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants13152013>.

NGUYEN, H. T.; PHAM, T. T.; NGUYEN, P. T. et al. Microbial biocontrol in agriculture: from mechanistic understanding to field application. *Discover Plants*, v. 2, art. 334, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1007/s44372-025-00421-y>.

NUNES, V. V.; SILVA-MANN, R.; SOUZA, J. L.; CALAZANS, C. C. Genotypic diversity in a natural population of *Hancornia speciosa* Gomes: implications for conservation and improvement. *Genetic Resources and Crop Evolution*, v. 68, n. 7, p. 2869-2882, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10722-021-01160-1>.

OLANREWAJU, O. S.; BABALOLA, O. O. The rhizosphere microbial complex in plant health: a review of interaction dynamics. *Journal of Integrative Agriculture*, v. 21, n. 8, p. 2168-2182, 2022. DOI: [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(21\)63817-0](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(21)63817-0).

PANTIGOSO, H. A.; NEWBERGER, D.; VIVANCO, J. M. The rhizosphere microbiome: plant–microbial interactions for resource acquisition. *Journal of Applied Microbiology*, v. 133, p. 2864-2876, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1111/jam.15686>.

RODRIGUES, P. M.; RIBEIRO, P.; TAVARIA, F. K. Distinction of different colony types by a smart-data-driven tool. *Bioengineering*, v. 10, n. 1, art. 26, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/bioengineering10010026>.

SOUZA, S. L. de P. *Uso de marcadores moleculares para a avaliação de matrizes e melhoria na produção de mudas de Hancornia speciosa com bioinsumos*. 2024. 62 f. Dissertação (Mestrado em Agricultura e Biodiversidade) – Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão-SE, 2024.

WANG, K. et al. Identification and surveys of promoting plant growth VOCs from biocontrol bacteria *Paenibacillus peoriae* GXUN15128. *Microbiology Spectrum*, v. 11, n. 3, e0434622, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1128/spectrum.04346-22>.

WANKHADE, A.; WILKINSON, E.; BRITT, D.; KAUNDAL, A. A review of plant–microbe interactions in the rhizosphere and the role of root exudates in microbiome engineering. *Applied Sciences*, v. 15, n. 13, art. 7127, 2025. DOI: <https://doi.org/10.3390/app15137127>.

6. ARTIGO 3

DINÂMICA FUNCIONAL DA MICROBIOTA RIZOSFÉRICA DE *HANCORNIA SPECIOSA* GOMES EM RESERVA EXTRATIVISTA URBANA

RESUMO

A dinâmica do potencial promotor de crescimento de plantas (PGP) associada à rizosfera de *Hancornia speciosa* (mangabeira) foi avaliada em uma Reserva Extrativista (RESEX) urbana em Aracaju-SE, visando à prospecção de recursos biotecnológicos nativos. O solo rizosférico foi coletado, e bactérias diazotróficas foram isoladas em meio semissólido seletivo (LG). O consórcio de 27 isolados foi submetido ao sequenciamento metagenômico do amplicon 16S (Illumina MiSeq), com análise taxonômica via *Kraken2* e mineração gênica *in silico*. Paralelamente, os isolados foram testados em ensaio de germinação com sementes de alface (*Lactuca sativa*). A análise metagenômica revelou uma estrutura de comunidade assimétrica, dominada pelo gênero *Serratia* (54,51%), seguido por *Pseudomonas* (1,53%), *Achromobacter* (1,19%) e outros 29 gêneros. A mineração funcional inferiu a presença de genes essenciais como *nifH* (fixação de nitrogênio), *pstA* e *phoH* (homeostase de fosfato) e *srfAA* (biocontrole), indicando um microbioma especializado para solos de baixa fertilidade. Nos ensaios biométricos, o isolado UFS-Z8 destacou-se com incrementos significativos: área foliar de $0,45 \pm 0,04$ cm² (36% superior ao controle), hipocótilo de $1,53 \pm 0,22$ cm (54% superior em relação ao controle) e comprimento total de $4,20 \pm 0,48$ cm (33% superior). Os resultados demonstram que a rizosfera da mangabeira abriga uma "biosfera rara" funcionalmente rica, com o isolado UFS-Z8 apresentando forte potencial para o desenvolvimento de bioinoculantes, embora a presença de gêneros oportunistas demande rigorosas avaliações de biossegurança.

Palavras-chave: Diazotróficas; Papel Funcional; Ecologia; Mangaba; Alface; Bioinsumo.

6.1. Introdução

As áreas de reserva extrativista e de preservação ambiental situadas próximas à região costeira têm sido cada vez mais pressionadas pela expansão urbana e pela especulação imobiliária. Esses ecossistemas costeiros, no entanto, desempenham funções ecológicas fundamentais, como a proteção contra erosão, a ciclagem de nutrientes, o sequestro de carbono e a manutenção de elevada biodiversidade (Bernardino *et al.*, 2021; Carugati *et al.*, 2018; Ward *et al.*, 2023). Nesse contexto, a Reserva Extrativista das Mangabeiras Uilson de Sá, localizada em Aracaju, Sergipe, representa um importante remanescente natural que, apesar das ameaças antrópicas, abriga uma ampla variedade de organismos e recursos genéticos ainda pouco explorados.

Entre esses recursos, destaca-se *Hancornia speciosa* Gomes, popularmente conhecida como mangabeira, espécie nativa de significativa relevância ecológica, cultural e socioeconômica. A área abriga mais de mil indivíduos dessa espécie, cada um possivelmente associado a um microbioma distinto. A conservação genética da mangabeira é especialmente importante diante da degradação dos habitats naturais e da crescente demanda por frutos e produtos derivados, amplamente utilizados pelas comunidades extrativistas para geração de renda e manutenção de práticas tradicionais (Nunes *et al.*, 2021). A produção de mangaba pela comunidade extrativista em 2024 foi

de 308 toneladas no estado de Sergipe, movimentando cerca de 2.033 mil reais (IBGE, 2024).

A rizosfera da mangabeira, assim como de outras espécies arbóreas, constitui um ambiente altamente dinâmico, no qual microrganismos interagem intimamente com o sistema radicular, influenciando processos essenciais como a absorção de nutrientes, a tolerância a estresses abióticos e a defesa contra patógenos.

Nesse contexto, as bactérias promotoras de crescimento vegetal (*Plant Growth-Promoting Rhizobacteria* - PGPR) desempenham papel de destaque, uma vez que podem atuar por múltiplos mecanismos, incluindo a produção de fitormônios, a solubilização de fosfatos, a competição com microrganismos potencialmente nocivos e, especialmente, a fixação biológica de nitrogênio, nutriente fundamental para o metabolismo e o desenvolvimento vegetal (Basharat *et al.*, 2022; Khan *et al.*, 2021).

Assim, a investigação da composição e do potencial funcional da microbiota associada à rizosfera de *Hancornia speciosa* é fundamental para ampliar a compreensão da ecologia da espécie e de suas interações simbióticas no solo.

Apesar de sua importância ecológica e socioeconômica, ainda são escassos os estudos que abordam o potencial funcional do microbioma da rizosfera da mangabeira em áreas de reservas extrativistas urbanas. As informações genéticas presentes nessas comunidades microbianas podem revelar mecanismos adaptativos e funções biológicas de interesse agrônomo, além de subsidiar o desenvolvimento de bioinsumos baseados em microrganismos nativos, contribuindo para práticas agrícolas mais sustentáveis (Clagnan *et al.*, 2024).

Adicionalmente, alterações no uso do solo, a poluição e as mudanças ambientais associadas à urbanização exercem impactos diretos sobre a estrutura e a funcionalidade do microbioma do solo (Ward *et al.*, 2023). A caracterização dessas comunidades microbianas permite identificar possíveis perdas de diversidade, mudanças nos perfis funcionais e potenciais impactos ecológicos em ecossistemas sensíveis, como a reserva estudada, reforçando a importância de estudos integrados que considerem a conservação e o uso sustentável da biodiversidade microbiana (Carugati *et al.*, 2018). Do ponto de vista metodológico, o sequenciamento por *amplicon* tem se destacado como uma abordagem moderna, sensível e eficiente para investigar comunidades microbianas.

O sequenciamento genético possibilita identificar os diferentes gêneros presentes na rizosfera, incluindo grupos com reconhecido potencial agrícola, como *Bacillus*, conhecido por suas propriedades de promoção de crescimento e fixação de nitrogênio (Patyka *et al.*, 2025). Comparado às técnicas tradicionais de cultivo, o sequenciamento de *amplicon* permite uma visão mais abrangente da diversidade microbiana, embora também apresente limitações que precisam ser consideradas, como resolução taxonômica limitada em alguns grupos.

A compreensão aprofundada do microbioma associado à mangabeira não apenas contribui para o conhecimento ecológico de áreas de preservação, mas também revela possibilidades biotecnológicas relevantes. Microrganismos nativos, adaptados às condições específicas, podem servir como base para o desenvolvimento de biofertilizantes e outras soluções sustentáveis de interesse agrícola. Além disso, valorizam e fortalecem o papel das comunidades extrativistas, que desempenham papel essencial na conservação da biodiversidade e da genética nativa do país (Barbaro *et al.*, 2023).

O presente estudo tem como objetivo: i) caracterizar a diversidade microbiana da rizosfera de *H. speciosa*, ii) identificar e quantificar a abundância de genes promotores de crescimento vegetal nos gêneros microbianos dominantes, iii) testar a inoculação direta em sementes de alface para inferir o potencial dessas bactérias como bioinoculantes.

6.2. Material e Métodos

6.2.1. Coleta e obtenção de amostras

A coleta de solo rizosférico para a prospecção de microrganismos diazotróficos associados à *Hancornia speciosa* Gomes foi realizada na Reserva Extrativista (RESEX) das Mangabeiras Uilson de Sá, em Aracaju - SE. Foram selecionadas três áreas amostrais delimitadas por estudos prévios de diversidade fenotípica da espécie: Lote de Dona Caçula (RRC), Lote de Hildo (RRH) e Lote de Dona Zenaide (RRZ). Em cada área amostral, coletaram-se três amostras compostas de solo aderido ao sistema radicular de matrizes representativas (Figura 1). As amostras foram submetidas à diluição seriada (até 10^{-8}) em solução salina (0,85% NaCl). O isolamento de potencial promotor de crescimento de plantas foi realizado em meio de cultura semissólido seletivo, conforme metodologia descrita por Döbereiner *et al.* (1995).

Os isolados obtidos foram purificados em meio Batata-Dextrose-Ágar (BDA), preservados em água destilada estéril e encaminhados por meio de um pool microbiano, onde uma alíquota de cada colônia purificada foi disposta em Erlenmeyer com água destilada autoclavada, ao Laboratório de Análises Genômicas e Biotecnologia (LAGBIO) para caracterização via sequenciamento genético.

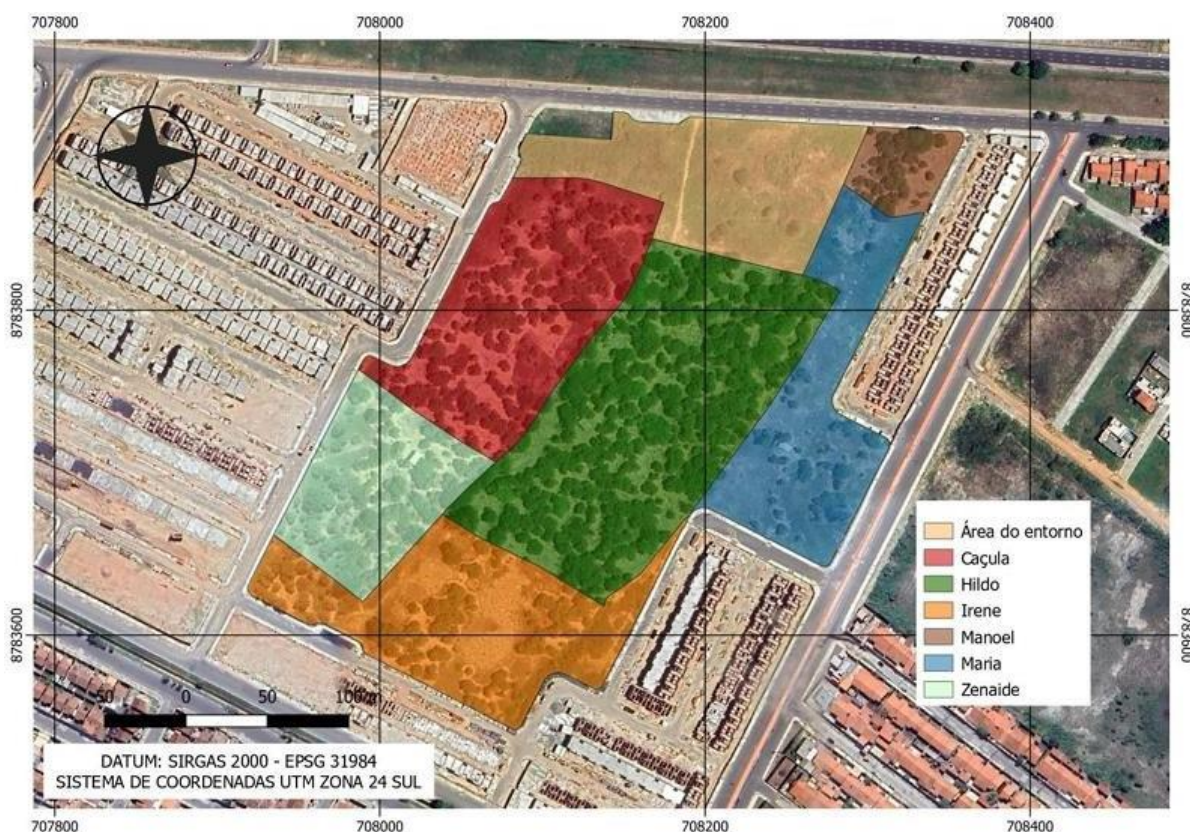


Figura 1. Áreas (lotes) que compõem a Reserva Extrativista da Mangaba em Aracaju, Sergipe. Autor: Souza, 2024.

6.2.2. Diluições e Isolamento Bacteriano

Para o isolamento, 10 g de cada amostra composta de solo foram transferidos para frascos Erlenmeyer contendo 190 mL de solução salina estéril (NaCl 0,85%). As suspensões foram submetidas à agitação (150 rpm) para o desprendimento dos

microrganismos das partículas de solo. Posteriormente, realizaram-se diluições seriadas decimais até 10^{-8} , com cinco repetições por diluição.

Alíquotas de 20 μL de cada diluição foram inoculadas em tubos de ensaio contendo meio semissólido LG (Döbereiner *et al.*, 1995), específico para o crescimento de bactérias diazotróficas. O meio foi preparado com 5 g L^{-1} de ágar e pH ajustado para 7,0. Os tubos foram incubados a 28 °C e monitorados quanto à formação de película subsuperficial característica de fixadores de nitrogênio.

As culturas positivas (com presença de película) foram transferidas para placas de Petri contendo meio LG sólido (15 g L^{-1} de ágar). Após a confirmação do crescimento e avaliação do pH, as colônias isoladas foram purificadas em meio BDA (Batata-Dextrose-Ágar) para a obtenção de culturas puras.

6.2.3. Metagenômica do consórcio de isolados

A amostra de microrganismos previamente isolados e preservados foi enviada ao Laboratório LagBio, onde foi realizada a extração do DNA genômico total a partir de 0,25 mL da amostra composta, utilizando o kit DNeasy® PowerSoil® Pro (QIAGEN®), conforme o protocolo do fabricante. O DNA extraído foi quantificado e avaliado quanto à sua qualidade e pureza.

Para a caracterização da composição microbiana do consórcio, foi realizada a amplificação da região do gene 16S rRNA, utilizando primers universais específicos para bactérias, seguida da preparação das bibliotecas de sequenciamento por amplicon. As bibliotecas foram sequenciadas na plataforma Illumina® MiSeq, utilizando o MiSeq Reagent Kit v2, com leitura pareada de 2×300 pb. Essa abordagem permitiu a identificação taxonômica dos microrganismos presentes no consórcio em nível de gênero, com base na abundância relativa das sequências de 16S rRNA detectadas.

Para as análises bioinformáticas, as sequências genômicas em formato bruto FastQ foram submetidas ao processo de controle de qualidade com suporte do software Sickie (Joshi; Fass, 2011), que permite a filtragem, remoção dos contaminantes e reparação de sequências menores que 50 pb de baixa qualidade, gerando as sequências de trabalho denominadas arquivo FastQ filtrado. O arquivo FastQ filtrado foi utilizado para a identificação da diversidade, abundância e funcionalidade microbiana, por meio do alinhamento em bases de dados taxonômicos biológicos com uso do algoritmo do Kraken (Wood, 2014), por meio do acesso ao RefSeq do NCBI (Centro Nacional de Informações sobre Biotecnologia), resultando em um arquivo report.next. Esse arquivo foi submetido ao pacote Pavian (Breitwieser *et al.*, 2020) no software RStudio (R Core Team, 1999), que possibilita uma exploração detalhada dos dados extensos obtidos na metagenômica de forma prática e organizada, com mapeamento de tendências e disponibilidade de relatório informativo (Breitwieser *et al.*, 2019).

6.2.4. Mineração Gênica

A análise taxonômica das sequências do gene 16S rRNA foi realizada na plataforma Galaxy, utilizando o software Kraken2 (v2.17.1) e o banco de dados de referência Standard. A visualização da distribuição taxonômica foi conduzida por meio do software Krona, permitindo a identificação dos gêneros bacterianos presentes no consórcio de isolados.

A avaliação do potencial de promoção de crescimento vegetal não se baseou na detecção direta de genes funcionais a partir das sequências de 16S rRNA, mas sim em uma abordagem de inferência funcional indireta, fundamentada na associação entre os gêneros identificados e genes biomarcadores amplamente descritos na literatura e em bancos de dados públicos (NCBI). Dessa forma, a presença de genes como *nifH*, *pstA*,

phoH, *srfAA* e *ald* foi inferida com base na conservação funcional previamente reportada para os táxons detectados.

Para a avaliação do potencial, as sequências genômicas foram submetidas à anotação funcional. Paralelamente, uma revisão sistemática da literatura foi conduzida para selecionar genes biomarcadores de promoção de crescimento vegetal. A mineração gênica *in silico* foi realizada cruzando os táxons identificados nas amostras com as sequências de referência obtidas do NCBI. O potencial funcional foi inferido correlacionando a presença das espécies detectadas com a conservação evolutiva dos genes *nifH* (fixação de nitrogênio), *pstA* e *phoH* (metabolismo de fósforo), *srfAA* (biocontrole) e *ald* (metabolismo de nitrogênio).

6.2.5. Ensaio de promoção de crescimento com alface

Para o ensaio de germinação com inoculação direta, as sementes foram submetidas previamente ao processo de biocondicionamento, sendo embebidas em solução bacteriana diluída a 1%, sob oxigenação contínua, por 5 minutos. Após o tratamento, as sementes foram distribuídas em papel de germinação umedecido com volume de água equivalente a 2,5 vezes o peso do papel. As placas foram mantidas em B.O.D. a 20 °C, sob fotoperíodo de 16 h de luz.

As avaliações foram realizadas aos 7 dias. Foram analisadas as seguintes variáveis biométricas: área (cm²), comprimento do hipocótilo, comprimento da raiz primária, tamanho total da plântula e razão raiz/hipocótilo, utilizando o sistema GroundEye®.

6.2.6. Análises estatísticas

Para comparação entre tratamentos no ensaio de alface, aplicou-se o teste de Kruskal-Wallis por variável e, quando indicado, comparações pareadas *versus* controle por Mann-Whitney com ajuste de Holm.

A identificação taxonômica foi reportada em nível de gênero com base no DNA detectado na amostra, refletindo a contribuição relativa de DNA no momento da análise.

A caracterização taxonômica e funcional apresentada neste estudo baseou-se na análise metagenômica de uma amostra composta de isolados obtidos por cultivo seletivo, refletindo a contribuição relativa de DNA presente no consórcio no momento da extração.

Dessa forma, as inferências funcionais realizadas não permitem a atribuição direta de genes específicos a isolados individuais, mas indicam o potencial funcional coletivo do consórcio bacteriano. As associações entre táxons e funções ecológicas foram interpretadas com base em homologia gênica e evidências consolidadas na literatura.

6.3. Resultados

No ensaio de inoculação direta em plântulas, houve efeito significativo dos tratamentos para área ($p=0,013$), tamanho do hipocótilo ($p=0,040$) e tamanho total ($p=0,024$) (Tabela 1). O isolado UFS-Z8 apresentou os maiores valores médios, com maior área ($0,45\pm0,04$), hipocótilo mais longo ($1,53\pm0,22$) e maior tamanho total ($4,20\pm0,48$), seguido de UFS-H3, com desempenho intermediário (área $0,41\pm0,06$; tamanho total $3,58\pm0,42$). Para tamanho da raiz primária e para a razão raiz/hipocótilo, não foram detectadas diferenças globais entre os tratamentos ($p=0,113$ e $p=0,419$, respectivamente), embora UFS-Z8 e UFS-H3 tenham apresentado médias de raiz primária superiores aos controles.

Tabela 1. Desempenho das plântulas no ensaio de inoculação direta: média $\pm$ DP (n) por variável e tratamento, com p do teste de Kruskal-Wallis.

Variável	UFS-C3	UFS-H3	UFS-Z8	Controle	Controle sanitário	p (Kruskal)
Área	0,31 $\pm$ 0,10	0,41 $\pm$ 0,06	0,45 $\pm$ 0,04	0,33 $\pm$ 0,03	0,34 $\pm$ 0,06	0,013
Razão do tamanho da raiz primária pelo hipocótilo	2,33 $\pm$ 1,02	2,46 $\pm$ 0,65	1,76 $\pm$ 0,32	2,23 $\pm$ 0,74	1,87 $\pm$ 0,62	0,419
Tamanho da raiz primária	1,98 $\pm$ 0,53	2,53 $\pm$ 0,47	2,67 $\pm$ 0,38	2,16 $\pm$ 0,56	1,90 $\pm$ 0,42	0,113
Tamanho do hipocótilo	0,92 $\pm$ 0,31	1,05 $\pm$ 0,12	1,53 $\pm$,22	0,99 $\pm$ 0,13	1,05 $\pm$ 0,24	0,040
Tamanho total	2,90 $\pm$ 0,65	3,58 $\pm$ 0,42	4,20 $\pm$ 0,48	3,14 $\pm$ 0,55	2,95 $\pm$ 0,50	0,024

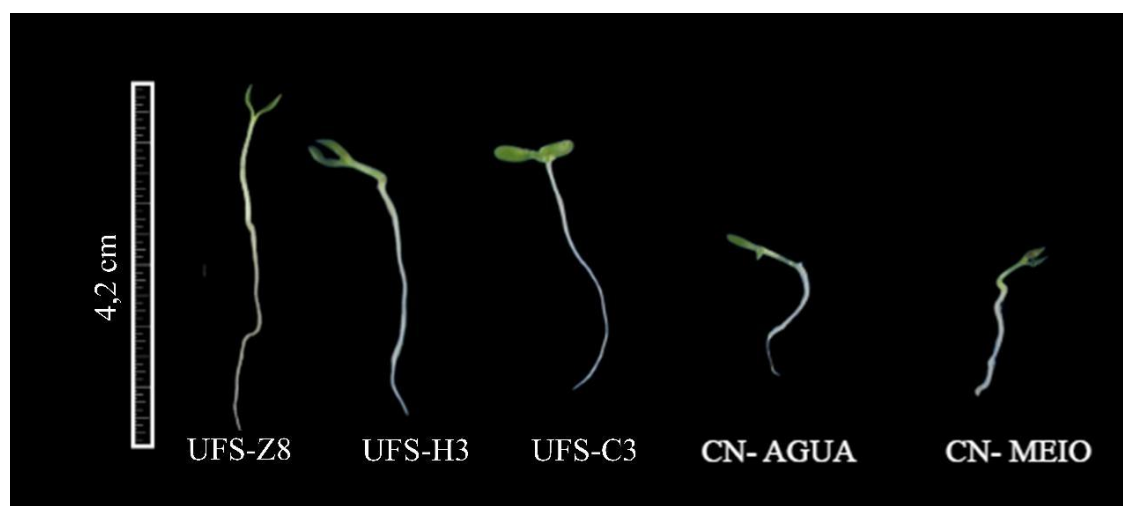


Figura 2. Plântulas de alfaca com 7 dias de avaliação.

Na Figura 3, observou-se uma tendência clara de aumento do crescimento das plântulas nos tratamentos UFS-H3 e, principalmente, UFS-Z8, em comparação aos controles. O tratamento UFS-Z8 apresenta a maior mediana e a maior média (verde), com distribuição concentrada em valores mais altos, indicando efeito positivo consistente no tamanho total. UFS-H3 mostra efeito intermediário, com mediana acima dos controles e menor dispersão.

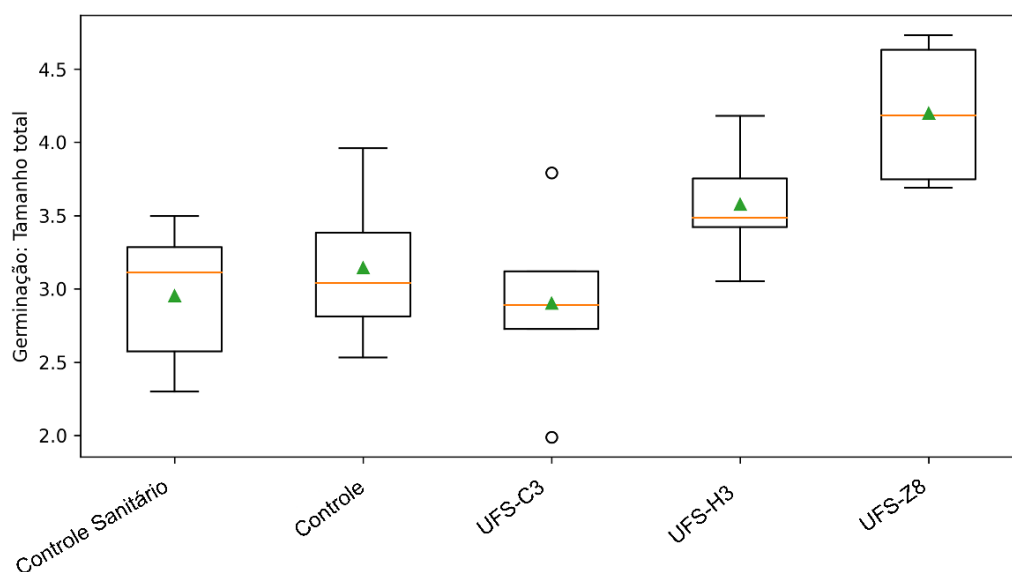


Figura 3. Distribuição do tamanho total de plântulas de alface no ensaio de inoculação direta.

UFS-C3 exibiu valores semelhantes ou ligeiramente inferiores aos controles, além de maior variabilidade e presença de pontos extremos. Os controles (sanitário e controle) ficam em faixas menores de tamanho total, com sobreposição entre si.

No boxplot de área (Geometria), notou-se aumento do desempenho principalmente em UFS-Z8 e, em menor grau, em UFS-H3, em relação aos controles (Figura 4).

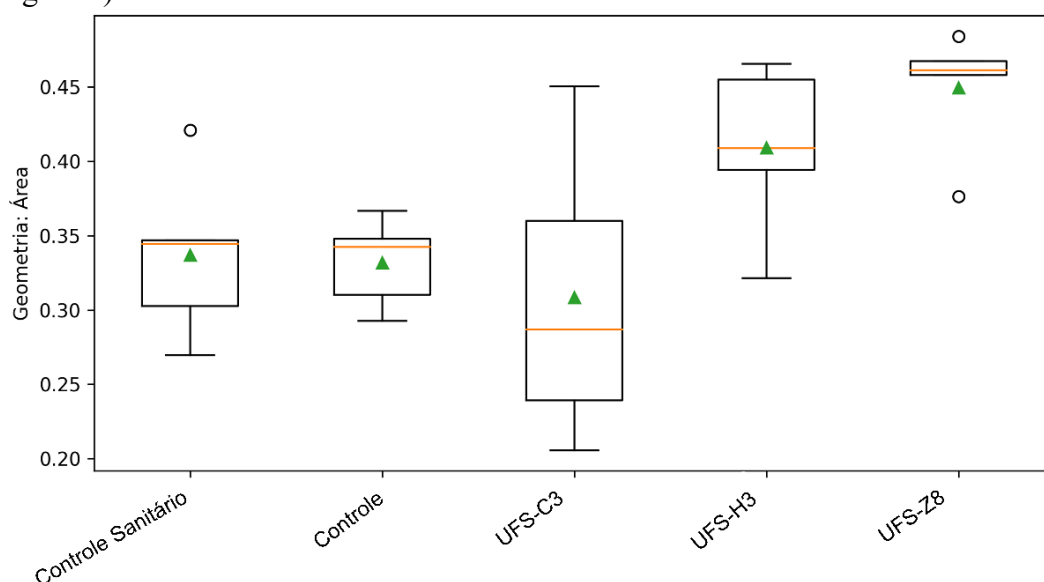


Figura 4. Distribuição da área de plântulas de alface no ensaio de inoculação direta.

UFS-Z8 apresentou a maior mediana e média (verde), com valores concentrados na faixa superior, indicando maior expansão/área das plântulas. UFS-H3 também contribuiu para mediana acima dos controles, sugerindo efeito positivo consistente, embora com alguma variabilidade. Em contraste, UFS-C3 apresenta mediana inferior e

maior dispersão, incluindo valores baixos, o que indica ausência de estímulo (ou possível efeito neutro/negativo) para essa variável. Os controles (sanitário e controle) permanecem em níveis intermediários e semelhantes entre si, com sobreposição das distribuições (Figura 5).

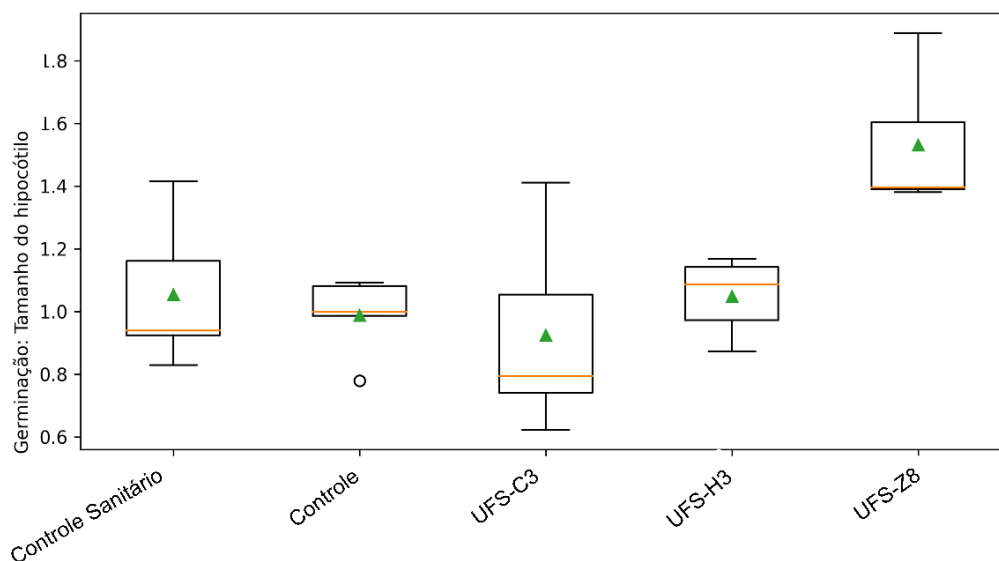


Figura 5. Distribuição do tamanho do hipocótilo no ensaio de inoculação direta.

Quanto ao comprimento do hipocótilo, o tratamento UFS-Z8 se destaca com os maiores valores, apresentando mediana e média (verde) claramente superiores aos controles, além de distribuição concentrada em uma faixa mais alta, indicando efeito positivo consistente nessa variável. O isolado UFS-H3 mostrou desempenho intermediário, com mediana ligeiramente acima dos controles. Em contraste, UFS-C3 apresentou os menores valores medianos e maior variabilidade, sugerindo ausência de estímulo (ou efeito negativo) no alongamento do hipocótilo. Os controles (sanitário e controle) exibem valores próximos entre si, com ampla sobreposição das distribuições.

No boxplot do comprimento da raiz primária, observou-se tendência de maiores valores nos tratamentos UFS-H3 e UFS-Z8 em comparação aos controles. UFS-H3 apresenta mediana elevada e distribuição mais concentrada, sugerindo aumento consistente do comprimento radicular, embora com presença de um ponto extremo (Figura 6).

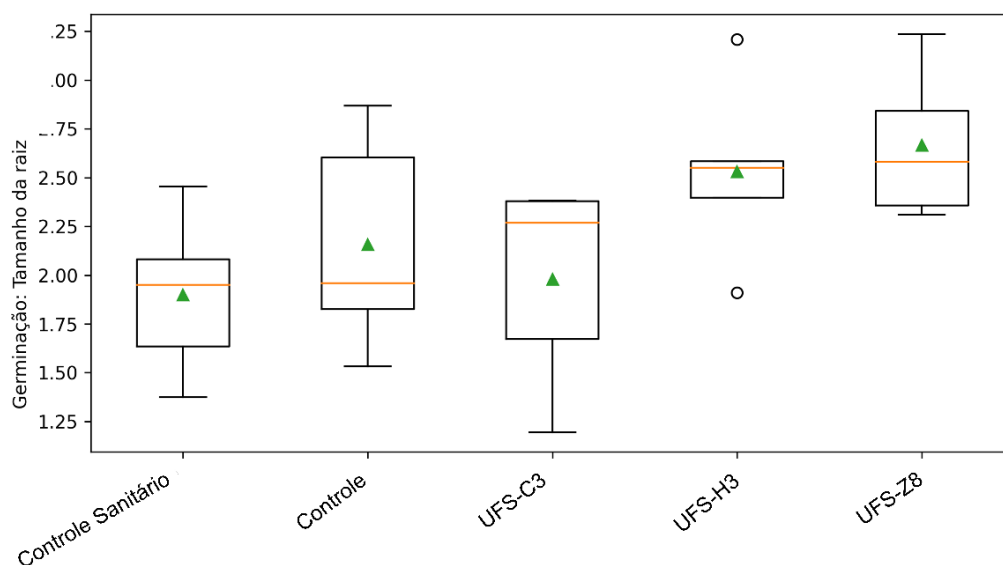


Figura 6. Distribuição do tamanho da raiz primária no ensaio de inoculação direta.

UFS-Z8 também exibe mediana e média superiores às dos controles, com variabilidade moderada. UFS-C3 apresenta-se heterogêneo, com ampla dispersão e valores mínimos mais baixos, indicando resposta menos consistente. Os controles (sanitário e controle) apresentam medianas menores e maior sobreposição com UFS-C3, reforçando que o efeito positivo sobre a raiz primária é mais evidente para UFS-H3 e UFS-Z8.

A razão raiz/hipocótilo não mostrou padrão consistente entre tratamentos, e houve grande sobreposição com os controles e alta variabilidade (principalmente em UFS-C3 e no controle) (Figura 7).

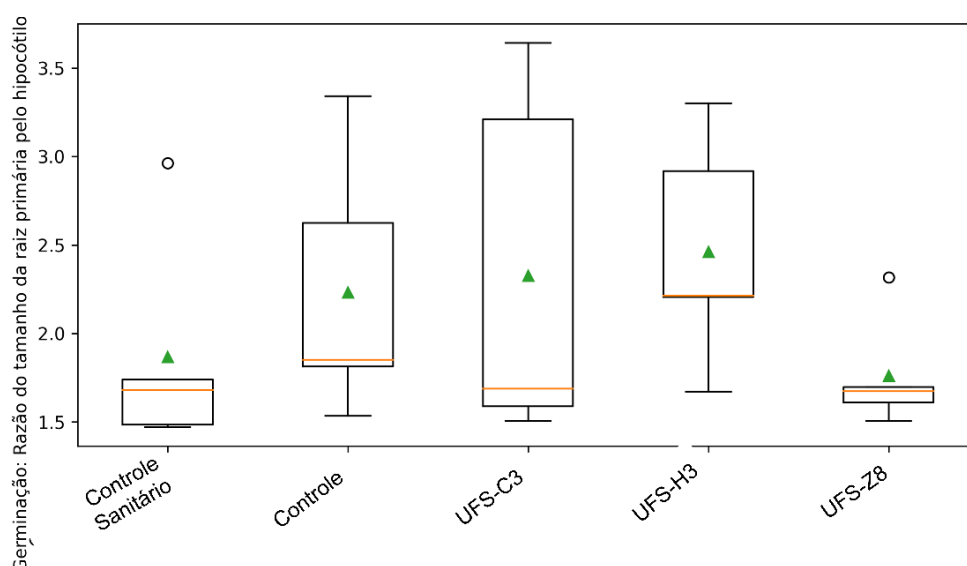


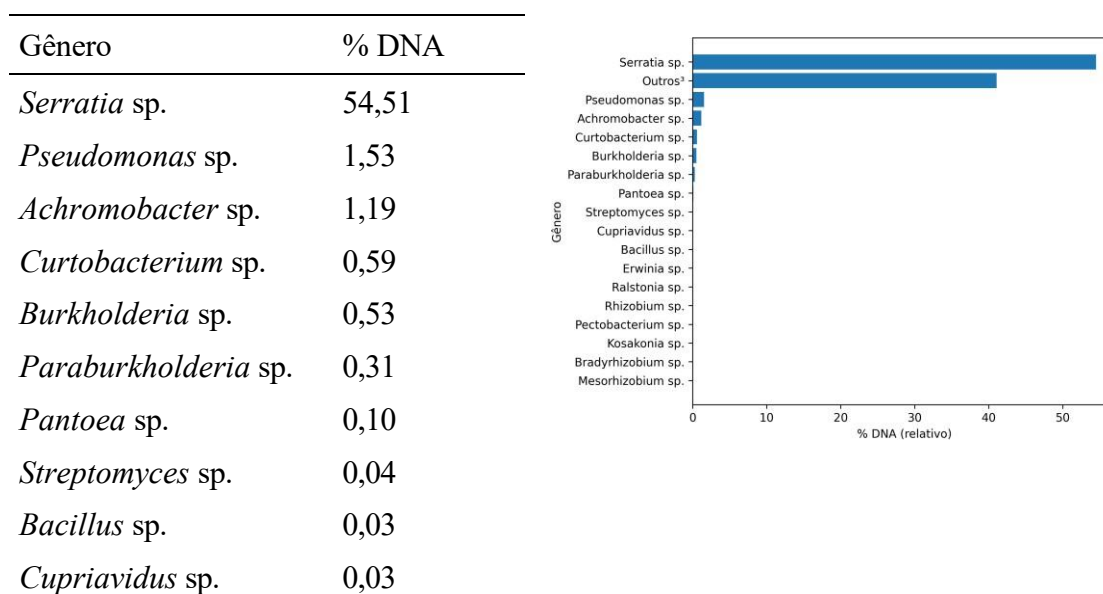
Figura 7. Distribuição do tamanho da raiz primária no ensaio de inoculação direta.

UFS-H3 tende a valores um pouco maiores, enquanto UFS-Z8 é semelhante ao controle sanitário e mais estável, indicando que seu efeito ocorreu sem alterar essa proporção.

6.3.1. Perfil taxonômico metagenômico da amostra composta de isolados

Na análise metagenômica da amostra contendo os 27 isolados, identificaram-se 32 gêneros (além da categoria "Outros"), com predominância de *Serratia* (54,51% do DNA) e uma fração agregada classificada como "Outros" (41,06%). Entre os demais gêneros com contribuição acima de 0,5% destacaram-se *Pseudomonas*, *Achromobacter*, *Curtobacterium* e *Burkholderia* (Tabela 2).

Tabela 2. Principais gêneros detectados na metagenômica da amostra composta e perfil taxonômico do pool de isolados: abundância relativa (%DNA) por gênero. "Outros" agrega gêneros com baixa contribuição.



Na metagenômica, *Serratia* sp. foi dominante, representando 54,51% do DNA detectado. Os demais gêneros ocorreram em baixas proporções, com *Pseudomonas* sp. (1,53%) e *Achromobacter* sp. (1,19%) como os mais abundantes após *Serratia*. Também foram detectados, em níveis reduzidos, *Curtobacterium* (0,59%), *Burkholderia* (0,53%), *Paraburkholderia* (0,31%) e *Pantoea* (0,10%), além de gêneros clássicos de solo com potencial biotecnológico, como *Streptomyces* (0,04%) e *Bacillus* (0,03%), e *Cupriavidus* (0,03%). No conjunto, o perfil indica composição altamente assimétrica, dominada por um único gênero, enquanto "Outros" reúne táxons de baixa contribuição individual.

6.3.2. Mineração Gênica

A análise *in silico* revela que o metagenoma do consórcio de 27 isolados da rizosfera de mangabeira é rico em genes que promovem o crescimento de plantas, como *nifH*, que é responsável pela fixação de nitrogênio e o gene *surfAA* que atua na proteção radicular via surfactinas. Estes genes foram encontrados na mineração do gênero *Bacillus*. Também houve a presença de múltiplos mecanismos para fósforo (*pstA* e *phoH*) em diferentes gêneros (*Bacillus* e *Serratia*), o que sugere que a rizosfera da mangaba contribui para a seleção de microrganismos eficientes em solos que podem ser pobres em

nutrientes. O gene *ald* (alanina desidrogenase) encontrado em *B. atrophaeus*, indica um metabolismo de nitrogênio robusto, auxiliando no crescimento vigoroso da planta sob diferentes condições, também encontrado em *Pseudomonas*.

Tabela 3. Descrição funcional dos microrganismos isolados da rizosfera de matrizes de mangabeiras localizadas na Reserva Extrativista da Mangaba em Aracaju, Sergipe, 2026.

Gênero Detectado	Espécie-Alvo (Kraken2)	Gene Mineirado	Função PGP Associada	Referência de Sequência (NCBI ID)
<i>Bacillus</i>	<i>B. atrophaeus</i>	<i>pstA</i>	Solubilização de Fosfato	e PstA_Bacillus_atrophaeus (ABU71474.1)
<i>Bacillus</i>	<i>B. subtilis</i>	<i>srfAA</i>	Produção surfactina Biofilme	de e srfAA_Bacillus_subtilis (Ncon\P_388220.1)
<i>Bacillus</i>	<i>B. licheniformis</i>	<i>phoH</i>	Resposta estresse Fosfato	ao de PhoH_Bacillus_licheniformis (WP_003183907.1)
<i>Bacillus</i>	<i>Bacillus sp.</i>	<i>nifH</i>	Potencial fixação de Nitrogênio	NifH_Bacillus_sp (AAL11394.1)
<i>Pseudomonas</i>	<i>P. putida / aeruginosa</i>	<i>ald</i>	Metabolismo L-alanina Nitrogênio	de e Ald_Bacillus_atrophaeus (Homólogo: NP_249298.1)
<i>Serratia</i>	<i>S. marcescens</i>	<i>pstA / phoH</i>	/ Homeostase de Fosfato e Enzimas	de PhnH_Bacillus (Homólogo: WP_041033324.1)

6.4. Discussão

A análise metagenômica do consórcio de isolados provenientes da Reserva Extrativista revelou uma microbiota com elevado potencial funcional associado à promoção de crescimento vegetal, com destaque para mecanismos relacionados à solubilização de fósforo. A elevada abundância relativa de *Serratia* sp. na amostra sugere que microrganismos desse gênero possam desempenhar papel relevante na mobilização desse nutriente, especialmente em solos caracterizados por baixa disponibilidade de fósforo. No entanto, essa interpretação deve ser compreendida como uma associação baseada na abundância relativa de DNA e na presença de genes homólogos descritos na literatura, não representando comprovação direta de atividade funcional em nível de isolado individual.

Entre as espécies descritas no gênero, destaca-se *Serratia marcescens*, amplamente conhecida tanto por sua versatilidade metabólica quanto por sua relevância clínica. Espécies de *Serratia* são descritas como produtoras de ácidos orgânicos e do pigmento prodigiosina, um alcaloide tripirrol responsável pela pigmentação avermelhada das colônias em determinadas condições ambientais. A prodigiosina tem sido investigada por seu potencial antimicrobiano, anticancerígeno e por aplicações emergentes no setor agrícola e energético (Mnif *et al.*, 2022; Elkenawy *et al.*, 2017), o que reforça o interesse biotecnológico associado ao gênero.

Entretanto, apesar desse potencial metabólico, é indispensável considerar que o gênero inclui espécies reconhecidas como patógenos oportunistas, frequentemente associadas a fatores de virulência e resistência antimicrobiana em contextos clínicos.

Estudos recentes destacam tanto a diversidade de metabólitos e enzimas produzidos por *Serratia*, incluindo a prospecção de serratiopeptidase para fins industriais e farmacêuticos, quanto a necessidade de avaliação criteriosa de risco em aplicações não clínicas. Assim, o aproveitamento agrícola de isolados desse gênero exige triagens rigorosas em nível de cepa, com rastreamento molecular de genes de virulência e resistência, além de validações funcionais que assegurem biossegurança. A integração de técnicas clássicas de microbiologia com abordagens genômicas de nova geração torna-se fundamental para distinguir cepas promissoras de isolados com potencial risco sanitário, permitindo uma exploração biotecnológica responsável (Fontana *et al.*, 2022).

A presença de 12 microrganismos com função associada à fixação biológica de nitrogênio, incluindo gêneros como *Azorhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Burkholderia* e *Rhizobium*, está em consonância com o método de isolamento empregado, baseado em meio seletivo para diazotróficas. Entretanto, considerando que as funções foram atribuídas com base em relatos da literatura e mineração funcional, torna-se necessário avaliar experimentalmente a capacidade fixadora dos demais microrganismos identificados, evitando inferências exclusivamente baseadas em homologia gênica.

Foram também relatadas bactérias com funções relacionadas ao controle biológico e, simultaneamente, táxons que incluem espécies fitopatogênicas. Esse conjunto evidencia que microbiomas rizosféricos abrigam não apenas microrganismos benéficos, mas também organismos que participam da regulação ecológica da comunidade microbiana, refletindo um equilíbrio dinâmico característico da rizosfera (Ling *et al.*, 2022; Pérez-Jaramillo *et al.*, 2016).

Quanto à diversidade funcional e à dominância taxonômica observadas, o consórcio apresentou estrutura altamente assimétrica, caracterizada pela predominância de poucos gêneros e pela presença de ampla gama de táxons em baixas abundâncias relativas. Esse padrão é consistente com a teoria da biosfera rara, segundo a qual microrganismos pouco abundantes podem exercer funções ecológicas desproporcionais à sua representação numérica (Avolio *et al.*, 2019). Nesse contexto, embora *Serratia* tenha sido dominante em termos de abundância relativa de DNA, gêneros menos abundantes como *Bradyrhizobium*, *Burkholderia* e *Paraburkholderia* podem contribuir de forma relevante para processos como fixação biológica de nitrogênio e adaptação a estresses, sustentando a funcionalidade do sistema rizosférico (Tu *et al.*, 2021; Lindstrom *et al.*, 2019).

A especialização funcional do consórcio é sugerida pela presença de genes relacionados à nutrição mineral, adaptação a estresses abióticos e proteção radicular. A detecção do gene *srfAA* em *Bacillus subtilis* e do gene *ald* em *Pseudomonas* indica potencial complementaridade funcional entre os diferentes gêneros presentes, sugerindo interações cooperativas na formação de biofilmes e na proteção contra patógenos. Contudo, tais interações devem ser interpretadas como hipóteses ecológicas, uma vez que não foram avaliadas experimentalmente neste estudo.

A análise de componentes principais evidenciou associação entre promotores de crescimento, solubilizadores de fósforo e agentes de controle biológico, indicando que o microbioma da mangabeira apresenta organização funcional voltada ao suporte nutricional e à proteção vegetal em solos de baixa fertilidade. Essa convergência funcional sugere potencial para formulação de bioinsumos baseados em consórcios microbianos, desde que submetidos à criteriosa validação experimental.

Por fim, a detecção de gêneros que incluem espécies oportunistas ou patogênicas para humanos, como *Klebsiella pneumoniae* e *Pseudomonas aeruginosa*, reforça a complexidade ecológica do microbioma rizosférico. Ambientes naturais conservados podem abrigar simultaneamente microrganismos com potencial agrônomo e

organismos com relevância clínica, o que destaca a necessidade de etapas adicionais de caracterização molecular, avaliação de biossegurança e seleção criteriosa de isolados antes de qualquer aplicação agrônômica.

6.5. Conclusão

A rizosfera de *H. speciosa* em uma reserva extrativista urbana abriga um consórcio bacteriano diverso e funcionalmente promissor. A caracterização por sequenciamento do gene 16S rRNA revelou uma comunidade assimétrica, com dominância de poucos gêneros e presença de microrganismos de baixa abundância, consistente com a teoria da biosfera rara.

A inferência funcional indica potencial para promoção do crescimento vegetal, especialmente por mecanismos relacionados à solubilização de fósforo e à fixação biológica de nitrogênio. Os ensaios de inoculação em sementes de alface demonstraram que parte dos isolados promoveu o crescimento inicial das plântulas. Considerando as limitações da inferência funcional indireta e a presença de gêneros oportunistas, os resultados fornecem uma base para estudos futuros de validação funcional, biossegurança e desenvolvimento responsável de bioinsumos a partir da microbiota nativa da mangabeira.

6.6. Referências

- AVOLIO, M. et al. Demystifying dominant species. *New Phytologist*, v. 223, n. 3, p. 1106-1126, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.15789>.
- BARBARO, G. D. et al. *Azospirillum* sp. and mycorrhizal fungi: key microorganisms in sustainable agriculture. *Journal of Applied Biotechnology and Bioengineering*, v. 10, n. 6, p. 199-204, 2023. DOI: <https://doi.org/10.15406/jabb.2023.10.00349>.
- BASHARAT, A. B. et al. The role of plant-associated rhizobacteria in plant growth, biocontrol and abiotic stress management. *Journal of Applied Microbiology*, v. 133, n. 5, p. 2717–2741, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1111/jam.15796>.
- BERNARDINO, A. F.; NÓBREGA, G. N.; FERREIRA, T. O. Consequences of terminating mangrove's protection in Brazil. *Marine Policy*, v. 125, p. 104389, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2020.104389>.
- BREITWIESER, F. P.; LU, J.; SALZBERG, S. L. A review of methods and databases for metagenomic classification and assembly. *Briefings in Bioinformatics*, v. 20, n. 4, p. 1125–1136, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1093/bib/bbx120>.
- BREITWIESER, F. P.; SALZBERG, S. L. Pavian: interactive analysis of metagenomics data for microbiome studies and pathogen identification. *Bioinformatics*, v. 36, n. 4, p. 1303–1304, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btz715>.
- CARUGATI, L. et al. Impact of mangrove forests degradation on biodiversity and ecosystem functioning. *Scientific Reports*, v. 8, p. 13298, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-018-31683-0>.

- CLAGNAN, E. et al. Culturomics- and metagenomics-based insights into the soil microbiome preservation and application for sustainable agriculture. *Frontiers in Microbiology*, v. 15, p. 1473666, 2024. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1473666>.
- DOBEREINER, J.; BALDANI, V. L. D.; BALDANI, J. I. *Como isolar e identificar potencial promotor de crescimento de plantas não-leguminosas*. Itaguaí: Embrapa-SPI, 1995.
- ELKENAWY, N. et al. Optimization of prodigiosin production by *Serratia marcescens* using crude glycerol and enhancing production using gamma radiation. *Biotechnology Reports*, v. 14, p. 47–53, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.btre.2017.04.001>.
- Fontana, F., Alessandri, G., Tarracchini, C., Bianchi, M., Rizzo, S., Mancabelli, L., Lugli, G., Argentini, C., Vergna, L., Anzalone, R., Longhi, G., Viappiani, A., Taurino, G., Chiu, M., Turroni, F., Bussolati, O., Van Sinderen, D., Milani, C. e Ventura, M. Designação de cepas de referência ideais que representam as espécies de bifidobactérias intestinais infantis por meio de uma abordagem multiômica abrangente. *Microbiologia Ambiental*, 24, 5825 - 5839.2022. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.16205>.
- INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA (IBGE). Produção de Mangaba. 2024. Disponível em: <https://www.ibge.gov.br/explica/producao-agropecuaria/manga/br>. Acesso em: 01 de abril de 2026
- JOSHI, N. A.; FASS, J. N. *Sickle: a sliding-window, adaptive, quality-based trimming tool for FastQ files*. v. 1.33, 2011. Disponível em: <https://github.com/najoshi/sickle>. Acesso em: 10 maio 2025.
- KHAN, N. et al. Insights into the interactions among roots, rhizosphere, and rhizobacteria for improving plant growth and tolerance to abiotic stresses: a review. *Cells*, v. 10, n. 6, p. 1551, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3390/cells10061551>.
- LINDSTRÖM, K.; MOUSAVI, S. Effectiveness of nitrogen fixation in rhizobia. *Microbial Biotechnology*, v. 13, p. 1314–1335, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1111/1751-7915.13517>.
- LING, N.; WANG, T.; KUZUYAKOV, Y. Estrutura e funções do bacterioma da rizosfera. *Nature Communications*, v. 13, p. 836, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-022-28448-9>.
- MNIF, S. et al. Prodigiosina de *Serratia*: síntese e aplicações potenciais. *Asian Pacific Journal of Tropical Biomedicine*, v. 12, n. 6, p. 233–242, 2022. DOI: <https://doi.org/10.4103/2221-1691.345515>.
- NUNES, V. V. et al. Geno-phenotypic diversity in a natural population of *Hancornia speciosa* Gomes: implications for conservation and improvement. *Genetic Resources and Crop Evolution*, v. 68, n. 7, p. 2869–2882, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10722-021-01160-1>.

PATYKA, M. et al. Modulation of the rhizosphere microbiome structure and optimization of beneficial functions in winter wheat induced by *Bacillus subtilis*: a metagenomic and phenotypic study. *FEMS Microbiology Ecology*, v. 101, p. 97, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1093/femsec/fiaf097>.

PÉREZ-JARAMILLO, J. E.; MENDES, R.; RAAIJMAKERS, J. M. Impacto da domesticação das plantas na montagem e funções do microbioma da rizosfera. *Plant Molecular Biology*, v. 90, p. 635–644, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11103-015-0337-7>.

R CORE TEAM. *Writing R Extensions*. 4.6.0 ed. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 1999.

SOUZA, S. L. P. *Uso de marcadores moleculares para a avaliação de matrizes e melhoria na produção de mudas de Hancornia speciosa com bioinsumos*. 2024. 61 f. Dissertação (Mestrado em Agricultura e Biodiversidade) – Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão-SE, 2024.

TU, T.; LIN, S.; SHEN, F. Enhancing symbiotic nitrogen fixation and soybean growth through co-inoculation with *Bradyrhizobium* and *Pseudomonas* isolates. *Sustainability*, v. 13, n. 20, p. 11539, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3390/su132011539>.

WARD, R. D. et al. Vertical accretion rates of mangroves in northeast Brazil: implications for future responses and management. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, v. 289, p. 108382, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2023.108382>.

WOOD, D. E.; SALZBERG, S. L. Kraken: ultrafast metagenomic sequence classification using exact alignments. *Genome Biology*, v. 15, p. R46, 2014.

7. CONSIDERAÇÕES FINAIS

O conjunto de resultados apresentados neste estudo demonstra que a rizosfera de *Hancornia speciosa* em uma reserva extrativista urbana abriga uma comunidade bacteriana diversa, funcionalmente relevante e portadora de atributos de interesse ecológico e biotecnológico, mesmo sob forte influência antrópica.

Na caracterização taxonômica e funcional dessa comunidade, evidenciou-se uma estrutura assimétrica, com a dominância de alguns gêneros e a presença de microrganismos de baixa abundância, compatível com a ideia de biosfera rara (conjunto de microrganismos presentes em baixa abundância em um ambiente, mas que, mesmo sendo raros, desempenham funções ecológicas importantes) e com a especialização de grupos microbianos em funções-chave para a manutenção da fertilidade do solo e da sanidade das plantas.

A partir da revisão sistemática e da prospecção tecnológica desenvolvidas no primeiro Artigo, foi possível consolidar o estado da arte sobre o papel de espécies de *Bacillus* na promoção de crescimento vegetal, com ênfase em genes, rotas metabólicas e metabólitos associados à síntese e regulação de fitormônios, à solubilização de nutrientes e ao biocontrole. Com esse levantamento, evidencia-se o amadurecimento científico e tecnológico do uso de bactérias promotoras de crescimento em diferentes sistemas agrícolas, ao mesmo tempo em que se identificaram lacunas importantes relacionadas à aplicação de microrganismos nativos em espécies frutíferas brasileiras e em ambientes sob pressão antrópica, como reservas extrativistas urbanas. Esses achados fundamentaram a etapa seguinte do trabalho, orientando a prospecção de microrganismos rizosféricos associados à mangabeira.

No segundo Artigo, com a obtenção e avaliação de isolados diazotróficos da rizosfera de *H. speciosa*, foi possível avançar da fundamentação teórica para a comprovação experimental do potencial de microrganismos nativos como promotores de crescimento vegetal. Ensaio envolvendo compostos voláteis, inoculação em sementes de alface e análise de interações interespecíficas entre cepas comprovam que parte dos isolados é capaz de estimular a germinação e o vigor inicial de plântulas, além de apresentar perfis de compatibilidade que favorecem a formação de consórcios microbianos.

Quanto à caracterização fenotípica e à diversidade de respostas morfológicas observadas, há um elenco funcional complexo na rizosfera da mangabeira, cuja exploração pode subsidiar a construção de bancos de germoplasma microbiano e o desenvolvimento de formulações de bioprodutos.

No terceiro Artigo, foram realizadas abordagens de cultivo e de metagenômica *amplicon* aplicadas a um consórcio de isolados, permitindo uma visão complementar da microbiota associada à mangabeira. A predominância de gêneros como *Serratia* e *Pseudomonas*, somada à inferência de funções relacionadas à fixação biológica de nitrogênio, à solubilização de fosfato e à produção de metabólitos bioativos, sugere a presença de um microbioma funcionalmente especializado para atuar em solos de baixa fertilidade e sob condições ambientais específicas. A convergência entre os resultados metagenômicos e os ensaios de promoção de crescimento em plântulas reforça a consistência ecológica dos mecanismos propostos e demonstra que microrganismos cultiváveis representam fração importante de um sistema mais amplo de interações rizosféricas.

Em conjunto, os três Artigos do estudo permitem ter a compreensão do rizobioma de *H. speciosa* a partir de perspectivas complementares: (i) o mapeamento global de genes e rotas envolvidas na promoção de crescimento vegetal; (ii) a validação experimental de

isolados nativos obtidos na reserva extrativista; e (iii) a integração taxonômica e funcional da comunidade bacteriana por metagenômica. Essa abordagem integrada permite afirmar que a rizosfera da mangabeira constitui não apenas um componente essencial para a conservação da biodiversidade local, mas também um reservatório estratégico de microrganismos passíveis de aproveitamento em biotecnologias voltadas à agricultura.

Do ponto de vista aplicado, com os resultados obtidos, é possível afirmar que isolados diazotróficos da rizosfera de *H. speciosa* apresentam potencial para integrar futuras formulações de bioinsumos dirigidas a culturas agrícolas cultivadas na região Nordeste, onde condições edafoclimáticas semelhantes às da área de estudo podem favorecer o desempenho de microrganismos adaptados localmente. A utilização desses isolados, em consonância com princípios de agricultura sustentável e com o fortalecimento de sistemas produtivos baseados em recursos biológicos regionais, pode contribuir para reduzir a dependência de insumos sintéticos, valorizar espécies nativas e integrar conservação e produção.

Reconhece-se, entretanto, que este estudo apresenta limitações inerentes ao recorte espacial, ao número de amostras e à própria natureza das abordagens empregadas, especialmente no que se refere à profundidade de resolução taxonômica do sequenciamento por *amplicon* e à extrapolação de resultados laboratoriais para condições de campo. Em futuras pesquisas, se poderá ampliar a amostragem, empregar abordagens metagenômicas de *shotgun* e metabolômicas, explorar outros hospedeiros vegetais de interesse agrônomo e avançar em testes de consórcios microbianos em diferentes sistemas de cultivo, incluindo avaliações de biossegurança e de desempenho agrônomo em larga escala.

Ainda assim, os resultados aqui apresentados contribuem de forma inédita para o entendimento da microbiota rizosférica de mangabeira em uma reserva extrativista urbana, reforçando a importância de integrar a conservação da biodiversidade, o conhecimento ecológico e o desenvolvimento de tecnologias baseadas em microrganismos nativos. Ao evidenciar o potencial genético, ecológico e biotecnológico da comunidade bacteriana associada à *H. speciosa*, com este estudo se oferece subsídios científicos para iniciativas que visem tanto à proteção da espécie e de seu habitat quanto à construção de sistemas agrícolas mais sustentáveis na região Nordeste do Brasil.

8. ANEXOS

Tabela Suplementar 1. Genes descritos nos artigos presente na literatura.

<i>Gene</i>	<i>Descrição genética</i>	<i>Microrganismo de referência</i>	<i>Obs.</i>
<i>ald</i>	alanina desidrogenase	<i>Paenibacillus peoriae</i>	
<i>alsD</i>	alfa-acetolactato descarboxilase	<i>Bacillus subtilis</i>	
<i>dHaS</i>	aldeído desidrogenase DhaS	<i>Bacillus spizizenii</i>	
<i>fhu</i>	proteína de ligação ao ATP do transportador ABC do ferricromo	<i>Streptococcus pyogenes</i>	descontinua do
<i>gln</i>	GTP 3',8-ciclase MoaA	<i>Bacillus altitudinis</i>	
<i>glt</i>	Glt	<i>Enterobacteria fago</i>	
<i>isp</i>	serina protease Isp	<i>Bacillus spizizenii</i>	
<i>nar</i>	subunidade beta de nitrato redutase A	<u><i>Escherichia coli</i></u>	
<i>nat</i>	Arilamina N-acetiltransferase	<i>Mycobacterium bovis</i>	descontinua do
<i>nif</i>	proteína iscU	<i>Streptococcus pyogenes</i>	descontinua do
<i>nirB</i>	subunidade grande da redutase do nitrito (NADH)	<u><i>Escherichia coli</i></u>	
<i>phn</i>	regulador putativo no operon phn	<i>Salmonella enterica</i>	
<i>phoH</i>	Induzível por privação de fosfato semelhante a PhoH	<i>Escherichia</i>	
<i>ppsC</i>	policetídeo sintase de ftiocerol tipo I PpsC	<i>Mycobacterium canettii</i>	
<i>pstA</i>	subunidade PstA da membrana do transportador ABC de fosfato	<i>Escherichia coli</i>	
<i>surfAA</i>	surfactina peptídeo sintetase não ribossomal	<i>Bacillus velezensis</i>	
<i>TPRA</i>	subunidade alfa da triptofano sintase	<i>Escherichia coli</i>	
<i>yfiZ</i>	precursor da proteína permease yfiZ do sistema de transporte de sideróforos putativo	<i>Escherichia coli</i>	descontinua do

Tabela Suplementar 2. Nomeclatura e descritores dos isolados bacterianos.

Cepa	Latitude	Longitude	Característica do solo	ID arvore amostrada	Diluição e repetição	Variáveis microscópicas		Variáveis macroscópicas	
UFS					*	largura célula (µm)	Comprimento célula (µm)	COLONIAS	Largura colônia
UFS-C1	– 10995942	– 37094736	Folhas queimadas, pouca vegetação, solo descoberto	sn	2A	3539,2	4575,68	UNIDO	GROSSO
UFS-C2	– 10995942	– 37094736	Folhas queimadas, pouca vegetação, solo descoberto	sn	2B1	11156,064	5013,024	SEPARADO	FINO
UFS-C3	– 10995942	– 37094736	Folhas queimadas, pouca vegetação, solo descoberto	sn	2B2	10842,592	4727,36	UNIDO	GROSSO
UFS-H1	– 10997225	– 37095613	Folhas queimadas, pouca vegetação, solo descoberto	42	1A	–	–	UNIDO	FINO
UFS-H2	– 10997225	– 37095613	Folhas queimadas, pouca vegetação, solo descoberto	42	4A	4181,312	4643,936	–	–
UFS-H3	– 10997225	– 37095613	Folhas queimadas, pouca vegetação, solo descoberto	42	4D	8764,576	2138,688	UNIDO	FINO

UFS-H4	- 10997225	- 37095613	Folhas queimadas, pouca vegetação, solo descoberto	42	7B2	21030,432	18037,28	UNIDO	GROSSO
UFS-H5	- 10997225	- 37095613	Folhas queimadas, pouca vegetação, solo descoberto	42	8B1	16649,408	3665,6	UNIDO	FINO
UFS-H6	- 10997225	- 37095613	Folhas queimadas, pouca vegetação, solo descoberto	42	8B12	37288	5296,16	UNIDO	GROSSO
UFS-Z1	-1,1E+08	- 3,71E+08	Folhas queimadas, pouca vegetação, solo descoberto	11	1A	16748	3627,68	SEPARADO	FINO
UFS-Z2	-1,1E+08	- 3,71E+08	Folhas queimadas, pouca vegetação, solo descoberto	11	2A	15122,496	7209,856	SEPARADO	GROSSO
UFS-Z3	-1,1E+08	- 3,71E+08	Folhas queimadas, pouca vegetação, solo descoberto	11	3B	24316,832	10602,432	-	-
UFS-Z4	-1,1E+08	- 3,71E+08	Folhas queimadas, pouca vegetação, solo descoberto	11	4C2	10832,48	3743,968	SEPARADO	FINO
UFS-Z5	-1,1E+08	- 3,71E+08	Folhas queimadas, pouca vegetação, solo descoberto	11	6C1	26478,272	5192,512	UNIDO	GROSSO

UFS-Z6	-1,1E+08	- 3,71E+08	Folhas queimadas, pouca vegetação, solo descoberto	11	6C2	17008,384	12905,44	-	-
UFS-Z7	-1,1E+08	- 3,71E+08	Folhas queimadas, pouca vegetação, solo descoberto	11	8C2	19806,88	9866,784	SEPARADO	FINO
UFS-Z8	-1,1E+08	- 3,71E+08	Folhas queimadas, pouca vegetação, solo descoberto	11	B2	8564,864	4406,304	SEPARADO	GROSSO

* a representação de diluição é dada pelo primeiro número (exemplo 2= segunda diluição/ 8= oitava diluição); a letra seguinte representa a repetição, (A=1;B=2...) os próximos números representam repiques para isolamento de dois organismos em uma mesma placa.

Tabela Suplementar 3. Dados da caracterização de cepas.

	Variáveis microscópicas		Variáveis macroscópicas		Variáveis visuais	
	largura célula (µm)	Comprimento célula (µm)	COLONIAS	Largura colônia	GRAM	Tempo
UFS-C1	3539,2	4575,68	UNIDO	GROSSO	NEGATIVO	24H
UFS-C2	11156,064	5013,024	SEPARADO	FINO	NEGATIVO	24H
UFS-C3	10842,592	4727,36	UNIDO	GROSSO	NEGATIVO	48H
UFS-H1	-	-	UNIDO	FINO	POSITIVO	24H
UFS-H2	4181,312	4643,936	-	-	NEGATIVO	24H
UFS-H3	8764,576	2138,688	UNIDO	FINO	NEGATIVO	24H
UFS-H4	21030,432	18037,28	UNIDO	GROSSO	POSITIVO	48H
UFS-H5	16649,408	3665,6	UNIDO	FINO	POSITIVO	48H
UFS-H6	37288	5296,16	UNIDO	GROSSO	POSITIVO	24H
UFS-Z1	16748	3627,68	SEPARADO	FINO	POSITIVO	48H
UFS-Z2	15122,496	7209,856	SEPARADO	GROSSO	POSITIVO	24H
UFS-Z3	24316,832	10602,432	-	-	POSITIVO	24H
UFS-Z4	10832,48	3743,968	SEPARADO	FINO	POSITIVO	48H
UFS-Z5	26478,272	5192,512	UNIDO	GROSSO	POSITIVO	48H
UFS-Z6	17008,384	12905,44	-	-	POSITIVO	24H
UFS-Z7	19806,88	9866,784	SEPARADO	FINO	POSITIVO	24H
UFS-Z8	8564,864	4406,304	SEPARADO	GROSSO	POSITIVO	24H

*O sinal “-” indica que não foi possível realizar a avaliação.