



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM QUALIDADE
AMBIENTAL**

FERNANDO CÉSAR FERREIRA

POTENCIAL DE *AZOSPIRILLUM BRASILENSE* COMO CONDICIONADOR DE SOLO E
PROMOTOR DO CRESCIMENTO DO SORGO EM CAMPO

UBERLÂNDIA
2025

FERNANDO CÉSAR FERREIRA

**POTENCIAL DE *AZOSPIRILLUM BRASILENSE* COMO CONDICIONADOR DE
SOLO E PROMOTOR DO CRESCIMENTO DO SORGO EM CAMPO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Meio Ambiente e Qualidade Ambiental – Mestrado, área de concentração em Meio Ambiente e Qualidade Ambiental, para a obtenção do título de “Mestre”.

Prof. Dr. Lucas Carvalho Basílio de Azevedo
Orientador

UBERLÂNDIA
2025

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

F383p
2025 Ferreira, Fernando César, 1984-
 Potencial de *Azospirillum brasilense* como condicionador de solo e
 promotor do crescimento do sorgo em campo [recurso eletrônico] /
 Fernando César Ferreira. - 2025.

 Orientador: Lucas Carvalho Basílio de Azevedo.
 Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia,
 Programa de Pós-graduação em Meio Ambiente e Qualidade Ambiental.
 Modo de acesso: Internet.
 Disponível em: <http://doi.org/10.14393/ufu.di.2026.5032>
 Inclui bibliografia.
 Inclui ilustrações.

 1. Meio ambiente. I. Azevedo, Lucas Carvalho Basílio de, 1980-,
 (Orient.). II. Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós-
 graduação em Meio Ambiente e Qualidade Ambiental. III. Título.

CDU: 504

Nelson Marcos Ferreira
Bibliotecário-Documentalista - CRB-6/3074



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
 Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Qualidade Ambiental
 BR 050, Km 78, Bloco 1CCG, Sala 206 - Bairro Glória, Uberlândia-MG, CEP 38400-902
 Telefone: (34) 2512-6717 - www.ppgmq.iciag.ufu.br - ppgmq@iciag.ufu.br



ATA DE DEFESA - PÓS-GRADUAÇÃO

Programa de Pós-Graduação em:	Qualidade Ambiental (PPGMQ)		
Defesa de:	Dissertação de Mestrado Acadêmico, 13/2025, PPGMQ		
Data:	01 de dezembro de 2025	Hora de início:	08:00
		Hora de encerramento:	10:50
Matrícula do Discente:	12322MQA003		
Nome do Discente:	FERNANDO CÉSAR FERREIRA		
Título do Trabalho:	Potencial de <i>Azospirillum brasilense</i> como condicionador de solo e promotor do crescimento do sorgo em campo		
Área de concentração:	Meio Ambiente e Qualidade Ambiental		
Linha de pesquisa:	PROCESSOS AMBIENTAIS		
Projeto de Pesquisa de vinculação:	Potencial de <i>Azospirillum brasilense</i> como condicionador de solo e promotor do crescimento do sorgo em campo		

Reuniu-se por meio de web conferência, a Banca Examinadora, designada pelo Colegiado do Programa de Pós-graduação em Qualidade Ambiental (PPGMQ), assim composta: Prof. Dr. Lucas Carvalho Basílio de Azevedo (Orientador); Prof. Dr. Ednaldo Carvalho Guimarães (UFU); e Prof. Dr. Paulo Ademar Avelar Ferreira (UFSM).

Iniciando os trabalhos o presidente da mesa Prof. Dr. Lucas Carvalho Basílio de Azevedo apresentou a Comissão Examinadora e o candidato, agradeceu a presença do público, e concedeu ao Discente a palavra para a exposição do seu trabalho. A duração da apresentação do Discente e o tempo de arguição e resposta foram conforme as normas do Programa.

A seguir o senhor presidente concedeu a palavra, pela ordem sucessivamente, aos examinadores, que passaram a arguir o candidato. Ultimada a arguição, que se desenvolveu dentro dos termos regimentais, a Banca, em sessão secreta, atribuiu o resultado final, considerando o candidato:

Aprovado.

Esta defesa faz parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre.

O competente diploma será expedido após cumprimento dos demais requisitos, conforme as normas do Programa, a legislação pertinente e a regulamentação interna da UFU.

Nada mais havendo a tratar foram encerrados os trabalhos. Foi lavrada a presente ata que após lida foi assinada pela Banca Examinadora.



Documento assinado eletronicamente por **Lucas Carvalho Basílio de Azevedo, Professor(a) do Magistério Superior**, em 01/12/2025, às 11:45, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Ednaldo Carvalho Guimarães, Professor(a) do Magistério Superior**, em 01/12/2025, às 11:51, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Paulo Ademar Avelar Ferreira, Usuário Externo**, em 10/12/2025, às 07:58, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://www.sei.ufu.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **6891182** e o código CRC **2DB78E6E**.

FERNANDO CÉSAR FERREIRA

**POTENCIAL DE *AZOSPIRILLUM BRASILENSE* COMO CONDICIONADOR DE
SOLO E PROMOTOR DO CRESCIMENTO DO SORGO EM CAMPO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Meio Ambiente e Qualidade Ambiental – Mestrado, área de concentração em Meio Ambiente e Qualidade Ambiental, para a obtenção do título de “Mestre”.

BANCA

Prof. Dr. Lucas Carvalho Basílio de Azevedo – ICIAG, UFU
(Orientador)

Prof. Dr. Ednaldo Carvalho Guimarães – FAMAT, UFU

Prof. Dr. Paulo Ademar Avelar Ferreira – UFSM

UBERLÂNDIA
2025

“A dúvida é o princípio da sabedoria.”

Aristóteles

AGRADECIMENTOS

Agradeço à empresa H.T.M. Comércio e Laboratórios de Corretivos LTDA (BIOSAG[®]) pelo apoio financeiro e fornecimento dos materiais necessários à execução do projeto de pesquisa.

Agradeço à CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pelo fomento e consolidação do programa de pós-graduação stricto sensu em Qualidade Ambiental e demais programas no Brasil.

Agradeço à Universidade Federal de Uberlândia (UFU), à Pró-reitora de Pesquisa e Pós-Graduação (PROPP-UFU), ao Instituto de Ciências Agrárias (ICIAG) e ao Programa de Pós-Graduação em Qualidade Ambiental – UFU pelo incentivo à pesquisa, ao desenvolvimento sustentável, humano e ambiental.

Ao professor orientador Lucas Carvalho Basílio Azevedo pela atenção, dedicação e auxílio prestados em todo o período de permanência no programa, contribuindo favoravelmente para a aquisição de conhecimentos, ajuda com as demandas relativas ao projeto e incentivos, bem como, ao grupo de estudos pela participação e colaboração de todos nas demandas pertinentes ao projeto e troca de informações.

Agradeço a todo corpo de funcionários que fazem parte do programa de pós-graduação em Qualidade Ambiental vinculado ao Instituto de Ciências Agrárias (ICIAG) da Universidade Federal de Uberlândia – UFU, professores, técnicos, administrativos, serviços pelo comprometimento e serviços prestados, ofertando suporte necessário e a devida orientação às inúmeras exigências ao longo da realização deste programa.

Agradeço a todos os funcionários da fazenda experimental da Universidade Federal de Uberlândia - UFU, campus Glória, pela devida orientação e acompanhamento durante a realização das atividades pertinentes à execução do meu projeto de pesquisa.

À técnica Luciana Alves de Sousa (LAMIC – Laboratório de Microbiologia Ambiental) pela paciência e dedicação, auxiliando em cada etapa de realização das análises, bem como, a todos os demais técnicos, Júlia Araújo de Lima (LAFIP – Laboratório de Fitopatologia), Jéssica Mieko Ota Alves, Igor Forigo Beloti e Rafael Resende Finzi (LABAS – Laboratório de Análise de Solos e Calcários), Lara Caroline Borges Moreira Mota (LABAC – Laboratório de Bacteriologia Vegetal) e Marcelo Alves da Rocha Dias (LAMAS – Laboratório de Manejo e Conservação do Solo), que me foi possível relacionar, prestando o devido carinho e atenção, sem os quais não seria possível a realização do projeto.

Agradeço a Deus acima de tudo sem o qual nada disto seria possível. Pela força, coragem, ânimo e dedicação, possibilitando-me avançar cada vez mais, principalmente, nos momentos mais difíceis.

Agradeço, em especial, a minha mãe pelo apoio permanente, incentivo e amor em minha vida, não medindo esforços em me auxiliar.

Aos meus colegas e amigos que passaram pela minha vida e compartilharam de seu tempo, auxiliando-me devidamente em cada minuto durante este percurso.

Por fim, agradeço a todos aqueles que de alguma forma contribuíram positivamente para a execução deste trabalho, aprendizado técnico científico e do meu processo de burilamento pessoal, permitindo o conseqüente fortalecimento do meu caráter e aquisição de novos valores.

SUMÁRIO

CHAPTER 1: MECHANISMS, MODE OF ACTION, AND PERSPECTIVES OF <i>AZOSPIRILLUM BRASILENSE</i> AS A PLANT GROWTH-PROMOTING RHIZOBACTERIUM (PGPR) – A REVIEW	1
RESUMO	1
ABSTRACT	2
1 INTRODUCTION	3
2 <i>AZOSPIRILLUM BRASILENSE</i>: MECHANISMS OF ACTION	4
.....	4
2.1 DIRECT MECHANISMS	5
2.1.1 Biological Nitrogen Fixation (BNF)	5
2.1.2 Phosphate Solubilization	7
2.1.3 Potassium Solubilization	8
2.1.4 Siderophore Synthesis	9
2.1.5 ACC Deaminase Activity	10
2.1.6 ROLE OF <i>A. BRASILENSE</i> IN PHYTOHORMONE BIOSYNTHESIS	11
2.1.6.1 Gibberellic Acid (GA)	14
2.1.6.2 Indole-3-Acetic Acid (IAA)	14
2.1.6.3 Cytokinins (CKs)	15
2.1.6.4 Ethylene (ET)	16
2.2 INDIRECT MECHANISMS	17
2.2.1 Antibiosis	17
2.2.2 Induced Systemic Resistance (ISR)	19
2.2.3 Lytic Enzymes	21
2.2.4 Exopolysaccharide (EPS) Production	22
2.2.5 Cell-to-cell Communication via Quorum Sensing (QS)	23
.....	23
3 INTERACTIONS WITH SOIL PARTICLES	24
4 FUTURE PERSPECTIVES IN THE FORMULATION ON COMMERCIAL INOCULANTS IN BRAZIL	25
REFERENCES	27
CAPÍTULO 2: INOCULAÇÃO COM <i>Azospirillum brasilense</i> APLICADO EM SOLOS DO CERRADO MODIFICA ATRIBUTOS BIOQUÍMICOS E DE FERTILIDADE E AUMENTA A NUTRIÇÃO E PRODUTIVIDADE DO SORGO	52
RESUMO	52
ABSTRACT	53
1 INTRODUÇÃO	54

2 MATERIAIS E MÉTODOS	57
2.1 ENSAIOS DE CAMPO	57
2.2 CARACTERIZAÇÃO E FERTILIDADE DOS SOLOS	60
2.3 AMOSTRAGEM DE SOLO E PLANTAS DE SORGO	62
2.4 APLICAÇÃO DE ISOLADOS MICROBIANOS	62
2.5 PRODUTIVIDADE E TEOR DE NUTRIENTES DAS FOLHAS DE SORGO	63
2.6 ANÁLISE QUÍMICA DO SOLO DA RIZOSFERA	63
2.7 ATIVIDADE MICROBIANA E BIOQUÍMICA DO SOLO	64
2.7.1 Respiração Microbiana do Solo (RMS)	64
2.7.2 Carbono da Biomassa Microbiana (CBM)	64
2.7.3 Quociente Metabólico (qCO ₂)	65
2.7.4 Atividade Enzimática	66
2.7.5 Atividade de Hidrólise do Diacetato de Fluoresceína (FDA)	66
2.8 ANÁLISE ESTATÍSTICA	67
3 RESULTADOS	68
3.1 TEOR DE NUTRIENTES DO SORGO	68
3.2 ANÁLISE DE PRODUTIVIDADE DO SORGO	69
3.3 VARIÁVEIS QUÍMICAS DO SOLO DA RIZOSFERA	70
3.4 VARIÁVEIS MICROBIANAS E BIOQUÍMICAS	72
3.5 AVALIAÇÃO DA PRODUTIVIDADE POR ATRIBUTOS DO SOLO, VARIÁVEIS MICROBIANAS E ENZIMÁTICAS E NUTRIENTES DA PLANTA DE SORGO	73
3.5.1 Análise de Componentes Principais (ACP)	73
3.5.2 Coeficiente de Correlação de Pearson	76
4 DISCUSSÃO	77
5 CONCLUSÃO	85
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	87

LISTA DE FIGURAS

Figure 1 – Schematic representation of the mechanisms of action involved in the metabolism of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR)	5
Figure 2 – Schematic representation of the processes regulated by the main phytohormones synthesized by <i>A. brasilense</i>	11
Figure 3 – Schematic representation of the antibiosis mechanism mediated by the synthesis of phenylacetic acid (PAA) and catechol by <i>Azospirillum brasilense</i>	18
Figure 4 – Schematic representation of biofilm formation and EPS matrix in the adhesion of bacterial cells to soil particles	24
Figura 5 – Localização fazenda experimental, campus Glória (UFU) em Uberlândia, MG, Brasil	58
Figura 6 – Configuração experimental de campo para os diferentes experimentos em latossolo de textura média e argilosa	60
Figura 7 – Precipitação diária (mm) e temperatura média do ar (°C) durante as épocas de cultivo do sorgo em Uberlândia, MG, Brasil	61
Figura 8 – Produtividade dos grãos de sorgo ($t\ ha^{-1}$) para os diferentes tratamentos em Latossolo Vermelho distrófico típico (LVdt) de textura média e argilosa	70
Figura 9(A) – Análise de componentes principais (ACP) dos atributos de solo e planta associados à produtividade do sorgo em Latossolo Vermelho distrófico típico (LVdt) de textura argilosa	75
Figura 9(B) – Análise de componentes principais (ACP) dos atributos de solo e planta associados à produtividade do sorgo em Latossolo Vermelho Distrófico típico (LVdt) de textura média	76

LISTA DE TABELAS

Table 1 – Types of stress, enzymes, and genes involved in the biosynthesis of the main phytohormones by <i>Azospirillum brasilense</i>	12
Table 2 – Defense mechanisms and signaling pathways involved in the induction of systemic resistance (ISR) by <i>Azospirillum brasilense</i>	20
Tabela 3 – Atributos físico-químicos em Latossolo Vermelho distrófico típico (LVdt) de textura média e argilosa à profundidade de 0-20 cm	62
Tabela 4 – Teor de nutrientes das plantas de sorgo para os diferentes tratamentos em Latossolo Vermelho distrófico típico (LVdt) de textura média e argilosa	69
Tabela 5 – Variáveis químicas dos solos da região da rizosfera para os diferentes tratamentos em Latossolo Vermelho distrófico típico (LVdt) de textura média e argilosa	72
Tabela 6 – Atividade microbiana e enzimática de solos da região da rizosfera para os diferentes tratamentos em Latossolo Vermelho distrófico típico (LVdt) de textura média e argilosa	73
Tabela 7 – Coeficientes de Correlação de Pearson para atributos de solo e planta em experimentos com Latossolos Vermelhos de textura média e argilosa	77

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

ABC	ATP-Binding Cassette System
ACC	1-aminocyclopropane-1-carboxylate
ACS	1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase
ACO	1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase
ACP	Análise de Componentes Principais
AHL	N -acyl Homoserine Lactone
AMT	ACC-N-Malonyl Transferase
APX	Ascorbate Peroxidase
BNF	Biological Nitrogen Fixation
BYDV	Barley Yellow Dwarf Virus
CAPES	Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior
CAT	Catalase
CBM	Carbono da Biomassa Microbiana
CKs	Cytokinins
CPS	Capsular Polysaccharides
DHBA	2,3-dihydroxybenzoic Acid
DMAPP	Dimethylallyl Diphosphate
DraG	Enzyme Dinitrogenase Reductase-activating Glycohydrolase
DraT	Enzyme Dinitrogenase Reductase ADP-ribosyltransferase
eDNA	Extracellular DNA
EPS	Exopolysaccharide
ET	Ethylene
FDA	Atividade de Hidrólise do Diacetato de Fluoresceína
GAs	Gibberellins
GGDP	Geranylgeranyl Diphosphate
GGT	γ -Glutamyl Transpeptidase
GR	Glutathione Reductase
H ₂ O ₂	Hydrogen Peroxide
IAA	Indole-3-Acetic Acid
IGP	Indole-3-glycerol Phosphate
IpdC	Indole-3-pyruvate Decarboxylase

IPP	Isopentenyl Diphosphate
IPT	Adenosine Phosphate-Isopentenyltransferase
IpyA	Indole-3-pyruvate
ISR	Induced Systemic Resistance
JA	Jasmonic Acid
JAR1	Jasmonic Acid Resistant 1
LOG	CK phosphoribohydrolase “Lonely guy”
LPS	Lipopolysaccharides
LVdt	Latossolo Vermelho distrófico típico
LWD	Late Wilt Disease
MoFe	Molybdenum-iron Protein
MUB	Modified Universal Buffer (Tampão Universal Modificado)
NIS	NRPS-independent Siderophore Synthetase
NRPS	Nonribosomal Peptide Synthetase
ODS	Objetivo de Desenvolvimento Sustentável das Nações Unidas
OH ⁻	Hydroxyl Radical
OmaA	Major Outer Membrane Protein
O ₂ ⁻	Superoxide Radical
PAA	Phenylacetic Acid
PGPR	Plant Growth-Promoting Rhizobacteria
PKS	Polyketide Synthase
PNG	ρ -nitrofenil β -D-glicopiranosídeo
pNPP	ρ -nitrofenil Fosfato Dissódico
PNS	ρ -nitrofenil Sulfato de Potássio
qCO ₂	Quociente Metabólico
QS	Quorum Sensing
RAS	Regras para Análise de Sementes
RMS	Respiração Microbiana do Solo
ROS	Reactive Oxygen Species
SA	Salicylic Acid
SAM	S-adenosyl-L-methionine
SOD	Superoxide Dismutase
SOM	Soil Organic Matter

SPD	Sistema de Plantio Direto
SSA	Specific Surface Area
TCS	Two-Component System
TFSA	Terra Fina Seca ao Ar
T6SS	Type VI Secretion System
tRNA-IPT	tRNA Isopentenyltransferase
Trp	Tryptophan
UFC	Unidades Formadoras de Colônias
VOCs	Volatile Organic Compounds
$^1\text{O}_2$	Singlet Oxygen
2,4-DAPG	2,4-diacetylphloroglucinol

RESUMO

FERREIRA, FERNANDO CÉSAR. **Potencial de *Azospirillum brasilense* como condicionador de solo e promotor do crescimento do sorgo em campo.** 2025. 126p. Dissertação (Mestrado em Meio Ambiente e Qualidade Ambiental) – Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia - MG.

Aumentar a produção agrícola é inevitável para atender à crescente demanda por alimentos em escala global. No entanto, o cenário de mudanças climáticas aliado a ações antropogênicas representa uma ameaça à segurança alimentar. A adoção de práticas conservacionistas e gestão eficiente das terras proporciona resiliência e manutenção da saúde do solo e serviços ecossistêmicos. Portanto, o emprego de microrganismos para a formulação de inoculantes comerciais proporciona benefícios integradores capazes de impulsionar a produtividade agrícola aliado ao uso eficiente de fertilizantes químicos ou sintéticos, considerado uma estratégia sustentável. O objetivo da pesquisa foi avaliar o potencial efeito da aplicação do isolado *Azospirillum brasilense* para a fertilidade do solo, atividade microbiana e enzimática e produtividade de culturas no campo. Para isso, realizou-se uma revisão de literatura sobre os mecanismos e efeitos na produção vegetal da espécie bacteriana, além da investigação em dois ensaios em campo com aplicação de um isolado de *A. brasilense* em dois Latossolos Vermelhos (textura média e argilosa) no bioma Cerrado brasileiro sob o cultivo do sorgo em campo. O delineamento experimental usado foi em blocos casualizados com arranjo experimental (2 x 6), composto por dois tratamentos: (i) *A. brasilense* CCT-7831 e (ii) controle (sem adição de isolado microbiano), e seis repetições. As análises estatísticas dos diferentes atributos foram avaliadas por análise de variância (ANOVA) (teste de Scott-Knott, $p < 0.05$). Foram analisados a fertilidade do solo rizosférico, atividade microbiana e bioquímica pela respiração microbiana do solo (RMS) e potenciais de arilsulfatase, β -glicosidase, fosfatase ácida, hidrólise do diacetato de fluoresceína (FDA), carbono da biomassa microbiana (CBM) e quociente metabólico (qCO_2). A inoculação com *A. brasilense* diminuiu o conteúdo de S nos tecidos do sorgo em solo de textura média. A aplicação de *A. brasilense* promoveu incremento na produtividade do sorgo em solo argiloso. A aplicação da cepa de *A. brasilense* reduziu o teor de P em solo argiloso, no entanto, aumentou os teores de Cu, Fe e Zn em solo de textura média. A aplicação de *A. brasilense* diminuiu o CBM em solo de textura média, e a atividade da fosfatase ácida em solo de textura argilosa. A aplicação de *A. brasilense* apresentou correlação positiva com o CBM, FDA e teores de S, K, e Cu do solo, enquanto foi correlacionado negativamente com as enzimas arilsulfatase, β -glicosidase, fosfatase ácida e teores de B, S, Cu, P, Mo, Fe e Ca. Embora detectada a alteração de algumas variáveis com a aplicação de *A. brasilense*, é necessário monitorar os efeitos do uso de cepas selecionadas em inoculação e co-inoculação sob diferentes condições de solo e variação sazonal para o desenvolvimento sustentável de práticas de gestão ecologicamente corretas que minimizem a dependência pelo uso de fertilizantes químicos e pesticidas.

PALAVRAS-CHAVE: segurança alimentar, saúde do solo, serviços ecossistêmicos, *A. brasilense*, Cerrado brasileiro.

ABSTRACT

FERREIRA, FERNANDO CÉSAR. **Potential of *Azospirillum brasilense* as a soil conditioner and growth promoter for sorghum under field conditions.** 2025. 126p. Dissertation (Master in Environment and Environmental Quality) - Federal University of Uberlândia, Uberlândia - MG.

Increasing agricultural production is inevitable to meet the growing global demand for food. However, the combination of climate change and anthropogenic pressures poses a serious threat to food security. The adoption of conservation practices and efficient land management enhances resilience and sustains *soil health* and ecosystem services. Therefore, the use of microorganisms in the formulation of commercial inoculants offers integrative benefits capable of improving agricultural productivity while promoting the efficient use of chemical fertilizers, thus representing a sustainable strategy. This study aimed to evaluate the potential effects of applying an *Azospirillum brasilense* isolate on soil fertility, microbial and enzymatic activities, and crop productivity under field conditions. A literature review was conducted to summarize the mechanisms and effects of this bacterial species on plant production. In addition, two field experiments were carried out using an *A. brasilense* isolate applied to two Red Latosols (medium- and clay-textured soils) within the Brazilian Cerrado biome under sorghum cultivation. The experimental design consisted of randomized blocks in a 2×6 factorial arrangement, including two treatments: (i) *A. brasilense* CCT-7831 and (ii) a control (without microbial inoculation), with six replicates. Statistical analyses were performed using analysis of variance (ANOVA) followed by Scott–Knott’s test ($p < 0.05$). The evaluated parameters included rhizospheric soil fertility, microbial and biochemical activity assessed through soil microbial respiration (SMR), and the potential activities of arylsulfatase, β -glucosidase, acid phosphatase, fluorescein diacetate (FDA) hydrolysis, microbial biomass carbon (MBC), and the metabolic quotient (qCO_2). Inoculation with *A. brasilense* reduced sulfur (S) content in sorghum tissues grown in medium-textured soil. Conversely, *A. brasilense* application enhanced sorghum yield in clay-textured soil. The inoculant decreased soil phosphorus (P) content in clay soil but increased copper (Cu), iron (Fe), and zinc (Zn) levels in medium-textured soil. Application of *A. brasilense* reduced MBC in medium-textured soil and acid phosphatase activity in clay soil. Inoculation showed positive correlations with MBC, FDA activity, and soil concentrations of S, K, and Cu, while negative correlations were observed with arylsulfatase, β -glucosidase, acid phosphatase, and the contents of B, S, Cu, P, Mo, Fe, and Ca. Although changes in certain variables were detected following the application of *A. brasilense*, it is necessary to monitor the effects of selected strains used in inoculation and co-inoculation under different soil conditions and seasonal variations to support the sustainable development of environmentally sound management practices that minimize dependence on chemical fertilizers and pesticides.

KEYWORDS: food security, soil health, ecosystem services, *A. brasilense*, Brazilian Cerrado.

CHAPTER 1

MECHANISMS, MODE OF ACTION, AND PERSPECTIVES OF *AZOSPIRILLUM BRASILENSE* AS A PLANT GROWTH-PROMOTING RHIZOBACTERIUM (PGPR) - A REVIEW

Resumo: Os solos são recursos essenciais para a manutenção da vida na Terra e para funções ecológicas fundamentais, atuando, por exemplo, como sumidouros de carbono e contribuindo para a mitigação dos efeitos de gases de efeito estufa. O uso intensivo de fertilizantes químicos e pesticidas proporcionou aumentos significativos na produção de alimentos em escala global; entretanto, a exploração excessiva dos solos compromete a segurança alimentar, contribui para mudanças climáticas e promove a perda de biodiversidade e de serviços ecossistêmicos. Nesse contexto, microrganismos benéficos do solo desempenham papel crucial na regulação de processos-chave, como decomposição da matéria orgânica e ciclagem de nutrientes, promovendo saúde e resiliência do solo. Técnicas modernas, como metagenômica e sequenciamento de alto rendimento, têm ampliado a compreensão sobre a composição e a funcionalidade do microbioma do solo. Como alternativa ao uso extensivo de insumos químicos, há esforços contínuos para selecionar agentes biológicos com potencial como inoculantes comerciais na agricultura, visando sistemas produtivos mais eficientes e ecologicamente sustentáveis. Entre eles, a bactéria gram-negativa *Azospirillum brasilense* se destaca como uma das rizobactérias promotoras do crescimento de plantas (RPCP) mais estudadas, capaz de aumentar significativamente a produtividade em diversas culturas por meio de múltiplos mecanismos, incluindo controle de patógenos, fixação biológica de nitrogênio, síntese de reguladores vegetais e solubilização de fósforo e potássio, conferindo maior tolerância a estresses abióticos e bióticos. Esta revisão tem como objetivo elucidar os principais mecanismos diretos e indiretos, modos de ação e vias de transdução de sinais envolvidos na associação *A. brasilense*-planta hospedeira, bem como suas interações com partículas do solo. Além disso, discutimos perspectivas futuras sobre o uso de *A. brasilense* como ferramenta biotecnológica para o desenvolvimento e comercialização de inoculantes no Brasil e seu emprego nas principais culturas de interesse econômico.

Palavras-chave: Fixação biológica de nitrogênio, rizobactérias promotoras do crescimento vegetal (RPCP), biota do solo, rizosfera, bioinoculantes comerciais.

Abstract: Soils are essential resources for sustaining life on Earth and for fundamental ecological functions, such as acting as carbon sinks and contributing to the mitigation of greenhouse gas effects. The intensive use of chemical fertilizers and pesticides has significantly increased global food production; however, excessive soil overuse threatens food security, contributes to climate change, and promotes the loss of biodiversity and ecosystem services. In this context, beneficial soil microorganisms play a crucial role in regulating key processes, including organic matter decomposition and nutrient cycling, thereby enhancing soil health and resilience. Modern techniques, such as metagenomics and high-throughput sequencing, have expanded our understanding of soil microbiome composition and functionality. As an alternative to extensive chemical inputs, continuous efforts focus on selecting biological agents with potential as commercial inoculants in agriculture to promote more efficient and environmentally sustainable production systems. Among these, the Gram-negative bacterium *Azospirillum brasilense* stands out as one of the most studied plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR), capable of significantly increasing productivity across multiple crops through diverse mechanisms, including pathogen suppression, biological nitrogen fixation, synthesis of plant growth regulators, and phosphorus and potassium solubilization, thereby enhancing tolerance to both abiotic and biotic stresses. This review aims to elucidate the main direct and indirect mechanisms, modes of action, and signaling pathways involved in the *A. brasilense*–host plant association, as well as its interactions with soil particles. Furthermore, we discuss future perspectives regarding the use of *A. brasilense* as a biotechnological tool for the development and commercialization of inoculants in Brazil and its application in major economically important crops.

Keywords: Biological nitrogen fixation, plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR), soil biota, rhizosphere, commercial bioinoculants.

1 INTRODUCTION

The genus *Azospirillum* comprises a group of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) belonging to the family *Azospirillaceae*, order *Rhodospirillales*, and class *Alphaproteobacteria* (Sun *et al.*, 2025). Initially proposed by Beijerinck in the 1920s as *Spirillum lipoferum*, it was later reclassified as *Azospirillum* by Tarrand *et al.* (1978), including the species *A. brasilense* and *A. lipoferum*. To date, thirty-four species belonging to the genus *Azospirillum* have been described (DSMZ, 2025), exhibiting a wide geographic distribution, strategic diversity, and high adaptive potential (Cassán *et al.*, 2020). Phylogenetic studies of the *Azospirillum* genus are primarily based on 16S rRNA nucleotide sequences, and the genome size varies among species, comprising six to seven replicons (Rivera *et al.*, 2014).

Azospirillum strains have been reported in over 113 plant species, spanning nearly 35 botanical families, including 14 cereal species of global economic importance (Urrea-Valencia *et al.*, 2021). Due to its association with diverse plant species and adaptability to changing environmental conditions, *A. brasilense* can establish specific symbiotic, endophytic, or associative relationships, enabling its survival across a wide range of environments (Cassán *et al.*, 2020). Within these symbiotic interactions, it plays a beneficial role by enhancing tolerance to stress conditions such as salinity, heat, and water stress, thereby mitigating the deleterious effects of abiotic and biotic factors on plant metabolism (Matsumura *et al.*, 2015). Consequently, understanding the host genes and signaling pathways involved in plant–microorganism associations (Wiggins *et al.*, 2022) may provide significant benefits for agricultural production.

This potential has been harnessed in commercial crops. In Brazil, the *A. brasilense* strains Ab-V5 and Ab-V6 are widely used in the formulation of commercial inoculants, providing significant benefits for plant development (Gavilanes *et al.*, 2020). *A. brasilense* induces changes in root morphology through its association with root cells, leading to inhibition of primary root growth while increasing the number of lateral roots and root hairs (Hernández-Esquivel *et al.*, 2020; Spaepen *et al.*, 2014). This microorganism and host association enhances the contact surface, expanding the root system's capacity for water and nutrient uptake. Concurrently, rhizodeposits are formed, consisting of organic substrates that stimulate microbial growth, such as root exudates and plant mucilage (Zboralski & Fillion, 2020), thereby creating a highly competitive habitat. Photosynthates exuded by plant roots serve as a crucial source of labile carbon for microorganisms, promoting microbial growth and activity

(Wiesenbauer *et al.*, 2025). Thus, *A. brasilense* represents a key agent for rhizosphere engineering (Solanki *et al.*, 2024).

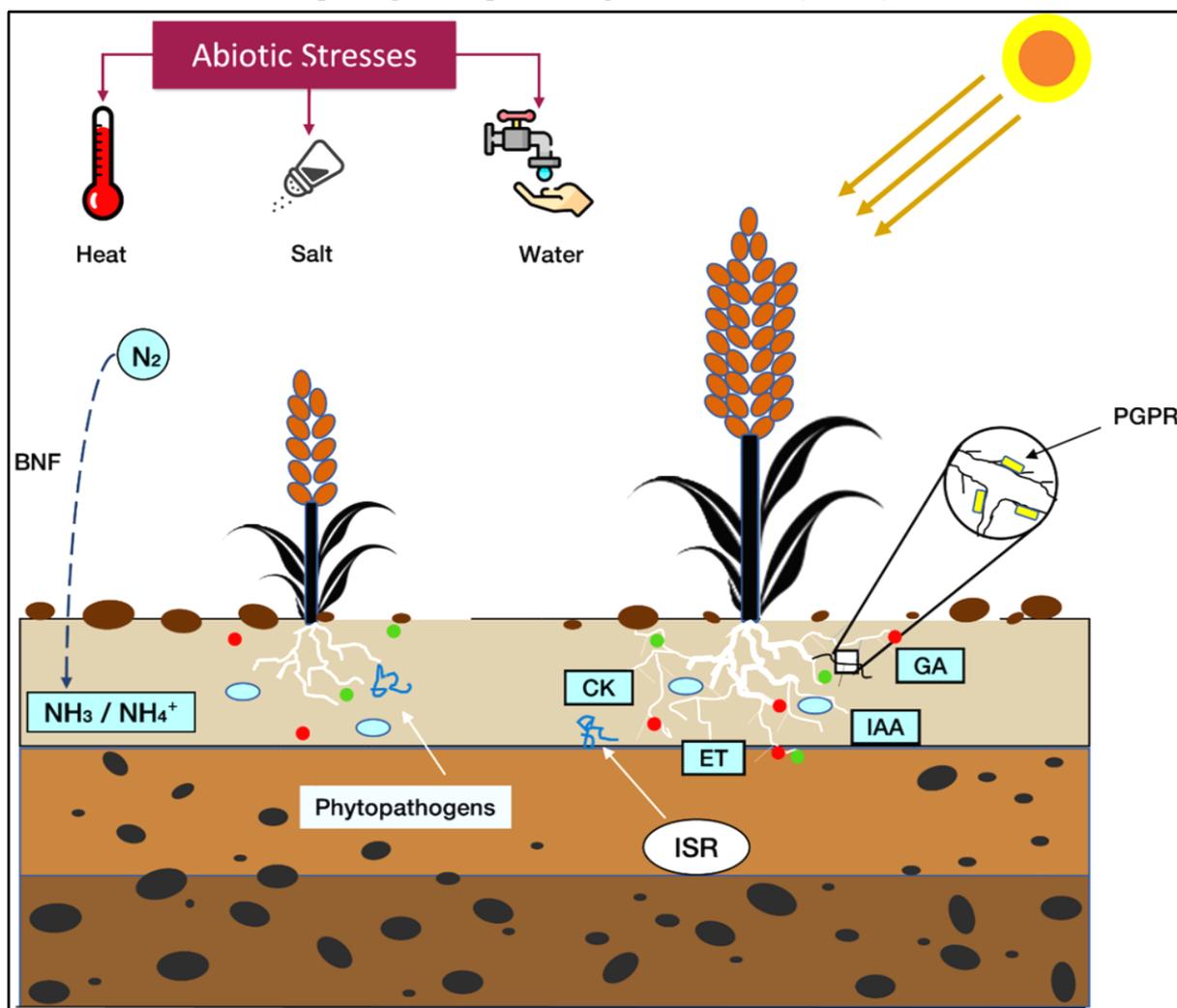
As part of its metabolism, *A. brasilense* is capable of synthesizing secondary metabolites and hydrolytic enzymes that participate in nutrient cycling and contribute to antimicrobial biocontrol activity. These enzymes are fundamental components of ecosystem functioning, catalyzing biochemical reactions for the degradation of organic compounds, mineralization, and nutrient cycling (Lemanowicz *et al.*, 2023). Examples include β -glucosidase (C cycle), urease (N cycle), acid phosphatase (P cycle), and arylsulfatase (S cycle). In this context, enzymatic activity has been reported as a valuable tool for assessing soil health, providing rapid insights into modifications associated with environmental factors as well as land-use and management practices (Daunoras *et al.*, 2024), thereby contributing positively to more sustainable agriculture.

This approach, focusing on microorganism and plant interactions, is critical for understanding the soil microbiome and for developing management strategies to enhance plant growth, improve soil health, and support ecosystem services. Thus, this review aims to present the main aspects related to the mechanisms, modes of action, and regulatory pathways involved in the association of *A. brasilense* with host plants, as well as its interactions with soil particles. Furthermore, future perspectives are discussed regarding the commercial inoculant market in Brazil, the adoption of this technology by farmers, and the main microbial genera used in the production and commercialization of inoculants in the country.

2 AZOSPIRILLUM BRASILENSE: MECHANISMS OF ACTION

A. brasilense stands out for the multiple benefits derived from its association with host plants. These include biological nitrogen fixation (BNF) from atmospheric N₂, synthesis of plant growth regulators (i.e., gibberellic acid, cytokinin, ethylene, indole-3-acetic acid), phosphate and potassium solubilization, as well as the mitigation of abiotic and biotic stress (Fukami *et al.*, 2018a; Giri *et al.*, 2025; Rosa *et al.*, 2020; Omer *et al.*, 2022; Gureeva & Gureev, 2023) (Figure 1). In general, these benefits can be classified as direct or indirect mechanisms. Direct mechanisms are associated with plant growth promotion, whereas indirect mechanisms act to reduce plant stress.

Figure 1 - Schematic representation of the mechanisms of action involved in the metabolism of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR).



Source: own authorship.

Note: The model illustrates the main mechanisms associated with the plant growth and development processes induced by PGPRs through their interaction with host plants, including biological nitrogen fixation (BNF), the synthesis of plant growth regulators (e.g., gibberellic acid, cytokinins, ethylene, and indole-3-acetic acid), enhanced resilience to environmental stress factors, and the induction of systemic resistance.

2.1 DIRECT MECHANISMS

2.1.1 Biological Nitrogen Fixation (BNF)

Biological nitrogen fixation (BNF) is carried out by prokaryotic organisms known as diazotrophs (Hu *et al.*, 2024). This process is essential for sustaining life on Earth, as it represents one of the main pathways for nitrogen input into biogeochemical cycles (Zheng *et al.*, 2019). Among diazotrophs, there is a great diversity of species that establish associations with plants, enabling the efficient incorporation of atmospheric nitrogen into plant tissues

(Renganathan *et al.*, 2025). This incorporation occurs through the action of the nitrogenase enzyme complex, which consists of two metalloprotein components: the iron (Fe) protein and the molybdenum–iron (MoFe) protein (Moure *et al.*, 2013). The activity of nitrogenase is regulated by a post-translational mechanism involving the reversible ADP-ribosylation of the Fe protein. Although this process has been extensively characterized in the alphaproteobacteria *Azospirillum brasilense* and *Rhodospirillum rubrum*, but other bioinformatic studies indicate that similar mechanisms occur in at least 25 bacterial genera (Huergo *et al.*, 2012). The reversible ADP-ribosylation of the Fe protein is catalyzed by the enzyme dinitrogenase reductase ADP-ribosyltransferase (DraT), which uses NAD⁺ as an ADP-ribose donor to modify a conserved arginine residue (usually Arg101) in one of the Fe protein subunits (Lowery & Ludden 1988). This modification inactivates the Fe protein, likely by blocking the binding site between the Fe and MoFe proteins (Schindelin *et al.*, 1997), thereby preventing their association and, consequently, the electron transfer (Moure *et al.*, 2013). The removal of the ADP-ribosyl group is carried out by the enzyme dinitrogenase reductase–activating glycohydrolase (DraG), thus reactivating the nitrogenase complex (Saari *et al.*, 1984; Moure *et al.*, 2013).

The signaling pathway responsible for regulating the activities of the DraT and DraG enzymes in *Azospirillum brasilense* depends on signal transduction proteins of the PII family, whose ability to interact with target proteins is determined by the structural conformation of a flexible loop region known as the T-loop (Huergo *et al.*, 2012). In *A. brasilense*, two PII proteins have been identified: GlnB and GlnZ. Under nitrogen-fixing conditions, GlnB and GlnZ are fully uridylylated, and the nitrogenase remains active (Huergo *et al.*, 2012; Moure *et al.*, 2013). After an ammonium pulse, these proteins undergo deuridylylation, and nitrogenase is inactivated by ADP-ribosylation of the Fe protein (Huergo *et al.*, 2012; Moure *et al.*, 2013). In this process, GlnB and GlnZ interact, respectively, with DraT and DraG, regulating their activities in opposite ways and resulting in the reversible covalent modification of nitrogenase (Moure *et al.*, 2013). Thus, both the presence of ammonium and anaerobiosis promote the inactivation of the Fe protein by ADP-ribosylation, preventing its association with the MoFe protein and, consequently, the electron transfer required for N₂ reduction (Moure *et al.*, 2013).

Particularly, the ability of *A. brasilense* to promote plant growth does not make it more efficient in N₂ fixation when compared with *Rhizobium* sp. in association with legumes. Among free-living diazotrophs, such as *A. brasilense*, and symbiotic ones, such as *Rhizobium* sp., the latter shows higher efficiency in N₂ fixation (Imran *et al.*, 2021). This efficiency is initially mediated by the exudation of flavonoids and isoflavonoids by host plants, which leads to the

formation of root nodules (Dong & Song, 2020). In contrast, *A. brasilense* uses photosynthates exuded by roots and decomposing organic matter in the soil as a carbon source. In this way, it is able to fix N₂ and enhance plant development through multiple mechanisms, including the synthesis of plant growth regulators and the uptake of essential nutrients (Soumare *et al.*, 2020; Pankievicz *et al.*, 2019).

Biological nitrogen fixation (BNF) therefore represents an essential process for maintaining life on Earth, ranking only after photosynthesis in ecological importance (Ladha *et al.*, 2022). The nitrogenase complex contributes to increasing the availability of N in the environment, resulting from the diversity of plant–microorganism associations (Mus *et al.*, 2016). Although the increase in total plant N content through BNF in *A. brasilense* is relatively low, the process is cumulative and promotes plant growth, especially when co-inoculated with other microbial species (Galindo *et al.*, 2022). This biotechnological strategy has been associated with increased crop productivity and reduced use of nitrogen fertilizers, as demonstrated in wheat (Boleta *et al.*, 2020), maize (Barbosa *et al.*, 2022), rice (Thomas *et al.*, 2019), soybean (Barbosa *et al.*, 2021), and common bean (Burdman *et al.*, 1997).

2.1.2 Phosphate Solubilization

Phosphorus (P) is the second most limiting element for plant development, after nitrogen, and plays a key role in biochemical and physiological processes, including ATP and DNA synthesis, respiration, and photosynthesis (Pang *et al.*, 2024). P is a fundamental component of structural biomolecules, such as nucleic acids and phospholipids, as well as energy molecules such as ATP (Bechtaoui *et al.*, 2021). Although it is one of the most abundant elements in the lithosphere, it is predominantly found in insoluble forms, with low mobility and a strong tendency to adsorb and precipitate with Fe-, Al-, or Ca-containing minerals (Mabagala & Mng'ong'o, 2022). These processes increase P fixation in the soil and reduce its availability to plants (Santoro *et al.*, 2024). The soil microbiota also plays a crucial role in regulating phosphorus (P) availability, as it can both compete with plants for this nutrient and increase its supply through the mineralization of organic matter, the solubilization of minerals, and the promotion of uptake via mycorrhizal associations (Khan *et al.*, 2023).

Among the mechanisms involved in the solubilization of phosphate into soluble P forms (orthophosphates: H₂PO₄⁻ and HPO₄²⁻), the main one is the synthesis of low–molecular–weight organic acids (Ludueña *et al.*, 2018). Several organic acids, such as acetic, citric, oxalic, lactic,

gluconic, and 2-ketogluconic acids, increase phosphorus (P) availability in phosphate rocks through two main mechanisms: the release of protons (H^+), which acidifies the medium and promotes the solubilization of insoluble P, and the complexation of metal cations, which forms stable complexes and releases phosphorus in its soluble form (Banik & Dey, 1982; Fox *et al.*, 1990; Illmer & Schinner, 1995). As a result of these mechanisms, there is also a reduction in P sorption due to competition for binding sites, especially those associated with Al, Fe, and Ca (Menezes-Blackburn *et al.*, 2016; Timofeeva *et al.*, 2022b). Enzymes also regulate the biological and biochemical mechanisms of phosphate mineralization, promoting the replenishment of phosphate ions in the soil solution (Raguet *et al.*, 2023). Alongside these mechanisms, the use of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) as phosphate solubilizers constitutes an environmentally friendly strategy to increase P availability and improve its uptake by crops (Damo *et al.*, 2024). Studies have shown that the application of *A. brasilense* (Ab-V5 and Ab-V6), in association with P_2O_5 doses, increased P use efficiency and enhanced maize (*Zea mays* L.) productivity (Pereira *et al.*, 2020). Thus, phosphate-solubilizing microorganisms represent a promising alternative to improve phosphorus use efficiency, reduce dependence on mineral fertilizers, and preserve the environmental quality of agricultural soils.

2.1.3 Potassium Solubilization

Potassium (K) is an essential macronutrient and a structural component of plants, contributing to various metabolic processes in plants. It is generally the second most abundant nutrient in plant tissues (Torabian *et al.*, 2021) and the seventh most abundant element in the Earth's crust (Manning, 2010). Potassium participates in key regulatory mechanisms, including plant growth and development, enzyme activation, resilience to biotic and abiotic stresses, maintenance of turgor in guard cells of stomata, stomatal conductance, and photosynthesis (Ragel *et al.*, 2019; Xu *et al.*, 2020). In soil, K occurs in four main forms: in solution (subject to leaching), exchangeable, non-exchangeable, and mineral (structural), with the exchangeable fraction serving as the primary source absorbed by plants (Ghosh *et al.*, 2025). Although soil contains between 2.1% and 2.3% K from the Earth's crust (Han *et al.*, 2021), about 90% to 98% is found in primary minerals, and only 1% to 2% is available in soluble form (Bell *et al.*, 2021).

Azospirillum brasilense has the ability to solubilize insoluble forms of K, releasing it from the structure of silicate minerals into soluble forms readily available to plants (Verma *et al.*, 2017). This process, which is sustainable and integrated into natural cycles, has a lower

environmental impact compared to the use of chemical fertilizers (Olaniyan *et al.*, 2022). Microbially mediated K solubilization can occur through acidolysis, chelation, ion-exchange reactions, complexation, and the synthesis of organic acids and siderophores (Sattar *et al.*, 2019). Several genes are associated with organic acid production and K transport, contributing to increased nutrient availability for plants (Xiong *et al.*, 2022), although the specific genes regulating the K solubilization pathway in *A. brasilense* have not yet been fully elucidated. Microbial efficiency in K release depends, among other factors, on the physicochemical properties of the minerals present in the soil (Setiawati & Mutmainnah, 2016). Therefore, microbial potassium solubilization constitutes an efficient and ecologically sustainable route for nutrient availability to commercial crops.

2.1.4 Siderophore Synthesis

Siderophores are low-molecular-weight organic molecules (<10 kDa) characterized by functional groups such as catecholates, hydroxamates, salicylates, and carboxylates, with high affinity for Fe(III) ions (Sah & Singh, 2015). They are synthesized by various microorganisms, plants, and phytoplankton in response to iron limitation (Wilson *et al.*, 2016). However, due to its low solubility, the assimilation of this element is limited, making siderophores an effective microbial strategy to capture chelated Fe(III) (Puja *et al.*, 2023). The high affinity of siderophores for Fe allows the extraction of this nutrient from iron-binding proteins such as ferritin, transferrin, and lactoferrin (Li *et al.*, 2016). Siderophore biosynthesis in Gram-negative bacteria is mediated by various enzymes, including nonribosomal peptide synthetase (NRPS), polyketide synthase (PKS), and NRPS-independent siderophore (NIS) synthetases (Lamb, 2015). The transport of the Fe(III)-siderophore complex involves transmembrane proteins TonB, ExbD, and ExbB (Ferguson & Deisenhofer, 2002). Subsequently, the ABC (ATP-Binding Cassette) system uses energy derived from ATP hydrolysis to direct the complex to the cytoplasm, where ferric iron (Fe³⁺) is reduced to ferrous iron (Fe²⁺) and released for metabolic use (Cain & Smith, 2021).

In this context, *Azospirillum brasilense* is capable of synthesizing and secreting catechol-type siderophores, known as spirillobactins, which regulate the bioavailability of Fe(III) in the rhizosphere (Timofeeva *et al.*, 2022a). Partial characterization of spirillobactin revealed the presence of 2,3-dihydroxybenzoic acid (DHBA), ornithine, and serine (Bachhawat & Ghosh, 1987), as well as salicylic acid, associated with its antifungal activity (Gureeva &

Gureev, 2023). Not all *Azospirillum* species functionally synthesize siderophores; however, *A. lipoferum* has been characterized as exuding phenolic siderophores, salicylic acid, 3,5-dihydroxybenzoic acid, and DHBA (Giri *et al.*, 2025). In general, microbial siderophores contribute to plant health by competing with pathogens for Fe acquisition, leading to oxidative stress in these organisms (Rajapitamahuni *et al.*, 2023). In a study on strawberry (*Fragaria × ananassa*), the antifungal activity of two *A. brasilense* strains (REC2 and REC3) was demonstrated in the biocontrol of anthracnose caused by *Colletotrichum acutatum*, and this effect was mediated by the synthesis of catechol-type siderophores (Tortora *et al.*, 2011). Therefore, the ability of soil microbiota to synthesize siderophores represents an important mechanism for microbial iron uptake, indirectly promoting plant health and protection against pathogens.

2.1.5 ACC Deaminase Activity

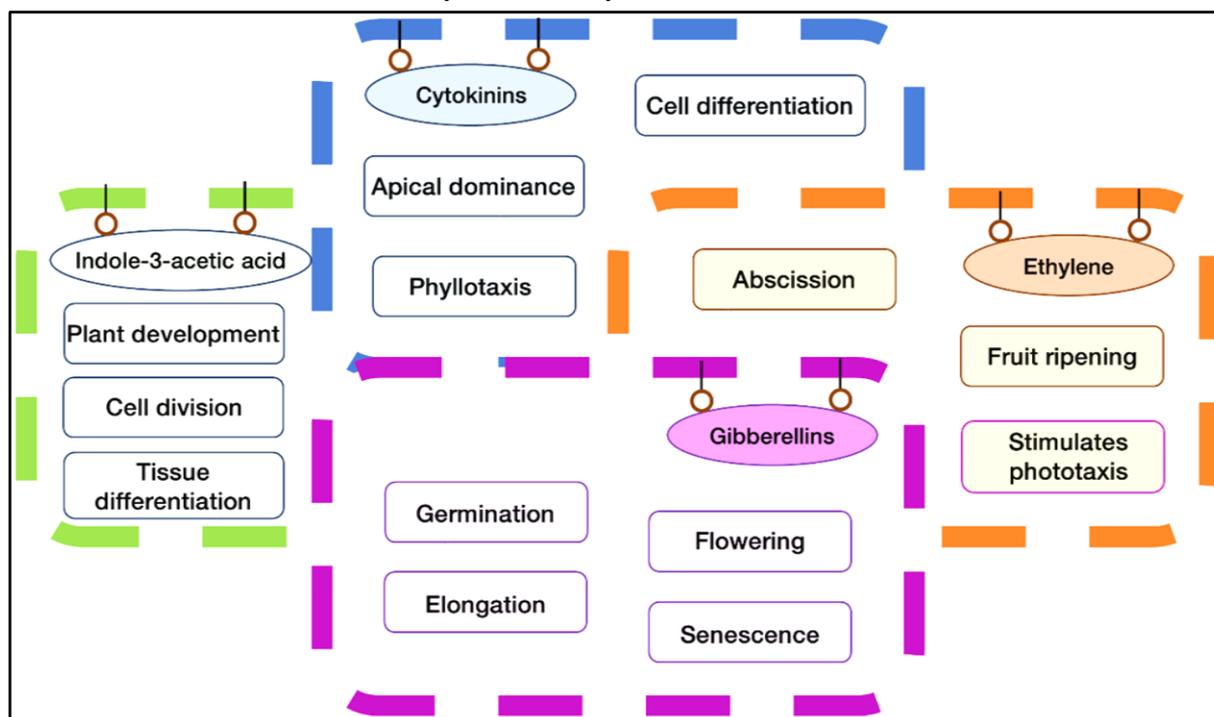
The microorganism-plant interaction provides multiple benefits, including the synthesis of the enzyme ACC (1-aminocyclopropane-1-carboxylate) deaminase, which is responsible for the cleavage of ACC, the precursor of ethylene (Manter *et al.*, 2023). Ethylene regulates the growth of leaves, flowers, and fruits, as well as the senescence of vegetative organs (Iqbal *et al.*, 2017). ACC deaminase present in higher plants catalyzes the conversion of ACC into α -ketobutyrate ($C_4H_6O_3$) and ammonia, thereby reducing ethylene levels in plant tissues (Orozco-Mosqueda *et al.*, 2020). This enzyme does not inhibit ethylene synthesis, instead, it regulates its concentration in plants in response to various environmental stresses. Under such conditions, the transcription of ACC synthase and ACC oxidase enzymes increases, temporarily elevating ethylene levels and inducing defense strategies, such as senescence and leaf abscission (Khan *et al.*, 2024; Sade *et al.*, 2018). In this way, ACC deaminase exuded by plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) mitigates adverse effects of stress, favoring, for example, root elongation, as observed in carnation cuttings treated with *A. brasilense* (Li *et al.*, 2005), which potentially increases tolerance to water and salt stresses (Singh *et al.*, 2023). Studies also highlight the role of ACC deaminase in the genus *A. brasilense* in promoting plant growth and in pathogen biocontrol, with positive effects reported in maize (Housh *et al.*, 2021) and tomato (Toklikishvili *et al.*, 2010). Thus, microbial ACC deaminase modulates ethylene levels, favoring plant growth and stress tolerance.

2.1.6 Role of *A. brasilense* in Phytohormone Biosynthesis

The application of the genus *Azospirillum brasilense* in agriculture provides benefits resulting from the plant–microorganism–soil interaction. The association of *A. brasilense* with the root system promotes morphological and physiological changes in plants (Zhao *et al.*, 2023), resulting from the modulation of phytohormonal homeostasis, which stimulates plant metabolism to synthesize various phytohormones (Cecagno *et al.*, 2015). These hormones play essential roles by acting synergistically or antagonistically in response to environmental stimuli, regulating signal transduction pathways and gene expression related to enzymatic activity (Table 1).

The following section provides an overview of the characterization, composition, biosynthesis, signaling pathways, and the role of some of the main plant regulators synthesized after inoculation with *A. brasilense* (Figure 2).

Figure 2 - Schematic representation of the processes regulated by the main phytohormones synthesized by *A. brasilense*.



Source: own authorship.

Note: The diagram illustrates the crucial roles of the functions performed by the major plant regulatory factors for each of the dashed rectangles.

Table 1 - Types of stress, enzymes, and genes involved in the biosynthesis of the main phytohormones by *Azospirillum brasilense*. (continue)

Hormones	Types of stress	Enzymes	Genes	References
Gibberellic acid (GA)	Seed germination; stem and root elongation; floral induction; leaf expansion; leaf senescence; flower and fruit growth; tolerance to abiotic and biotic stresses; interaction with other phytohormones; and enhanced stimulation of photosynthesis;	----	----	Colebrook <i>et al.</i> , 2014; Gao & Chu, 2020; Ritonga <i>et al.</i> , 2023;
Indole-3-acetic acid (IAA)	Plant growth and development; modification of root architecture; cell division and expansion; tissue differentiation; fruit development; tolerance to abiotic and biotic stresses; water and nutrient uptake; apical dominance; senescence; abscission; and flowering;	Aminotransferase; indole-3-pyruvate decarboxylase; tryptophan-2-monooxygenase; indole-3-acetamide hydrolase;	<i>TAM; ipdC; iaD; iaaC; iaaM; iaaH;</i>	Bar & Okon, 1993; Bunsangiam <i>et al.</i> , 2021; Etesami & Glick, 2024; Ganusova <i>et al.</i> , 2025; Mano & Nemoto, 2012;
Cytokinins (CKs)	Plant growth and development; seed germination; cell division and differentiation; tolerance to abiotic and biotic stresses; leaf senescence; nutrient uptake; apical dominance; phyllotaxy; flower and fruit development;	IPT; tRNA-IPT; LOG;	<i>ipt; miaA; Log1; Log2;</i>	Akhtar <i>et al.</i> , 2020; Wu <i>et al.</i> , 2021; Frébortová & Frébort, 2021; Rodrigues, 2017;

Table 1, Continue.

Ethylene (ET)	Plant growth and development; stimulation of germination; regulation of biofilm formation; phototaxis; defense against abiotic and biotic stressors; senescence of flowers and leaves; leaf and fruit abscission; fruit and flower ripening;	ACS; ACO; SAM synthase; AMT; GGT; JAR1;	<i>AzoEtr1; Faetr1; Faers Faein4; Factr1; Faein Faacs1; Faacol;</i>	Allen <i>et al.</i> , 2019; Carlew <i>et al.</i> , 2025; Dubois <i>et al.</i> , 2018; Elías <i>et al.</i> , 2018; Van de Poel & Van Der Straeten, 2014;
---------------	--	---	---	---

Note: (ACS) - 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase; (ACO) - 1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase; (SAM synthase) - S-adenosyl-L-methionine synthase; (AMT) - ACC-N-Malonyl transferase; (GGT) - γ -Glutamyl transpeptidase; (JAR1) - jasmonic acid resistant 1; (IPT) - phosphate-isopentenyltransferase; (tRNA-IPT) - tRNA isopentenyltransferase; (LOG) - CK phosphoribohydrolase “Lonely guy”.

2.1.6.1 Gibberellic Acid (GA)

Gibberellins (GAs) are compounds initially identified from filtrates of the pathogen *Gibberella fujikuroi* (the causal agent of the Bakanae disease in rice) and belong to a family of tetracyclic diterpenoid carboxylic acids, formed by an *ent*-gibberellane carbon skeleton containing four to five rings (Hedden, 2020; Salazar-Cerezo *et al.*, 2018). To date, more than 136 GAs have been identified, and in *A. brasilense*, GA₁ and GA₃ have been characterized (Keswani *et al.*, 2021). The synthesis of GAs begins with geranylgeranyl diphosphate (GGDP), via isopentenyl diphosphate (IPP) and its isomer dimethylallyl diphosphate (DMAPP) (Hedden, 2020). The presence of multiple genes encoding enzymes in the biosynthetic pathway confers high complexity to the gene expression of these phytohormones (Salazar-Cerezo *et al.*, 2018). GA production in bacteria follows the non-13-hydroxylation pathway, similar to that observed in plants. Despite the identification of several genes involved in GA biosynthesis in bacteria, further studies are needed to characterize the specific genes responsible for their synthesis in *A. brasilense*.

The modulation of gene expression in GA biosynthesis regulates various physiological processes, such as seed germination (Vishal & Kumar, 2018), seedling emergence in rice (Wang *et al.*, 2021a), and chickpea under greenhouse drought conditions (Shariatmadari *et al.*, 2017), in addition to influencing productivity, mineral nutrition (Al-Harhi *et al.*, 2021), and adaptation to different environmental stressors (Colebrook *et al.*, 2014). Studies have also correlated GA synthesis promoted by *Azospirillum* sp. with increased nitrogen uptake in wheat (*Triticum aestivum* L. emend. Thell) roots (Kucey, 1988) and with increased GA₃ levels in maize (*Zea mays* L.) roots inoculated with *Azospirillum* sp. (Fulchieri *et al.*, 1993). Therefore, gibberellins, regardless of their plant or microbial origin, integrate complex hormonal networks that coordinate plant growth and adaptation to different environmental conditions.

2.1.6.2 Indole-3-Acetic Acid (IAA)

Indole-3-acetic acid (IAA) was initially isolated from fungi and later from plants, being recognized as one of the most important regulators of plant growth (Etesami & Glick, 2024). IAA is a heterocyclic compound formed by a carboxymethyl group, belonging to the auxin class, and is biosynthesized through both tryptophan (Trp)-dependent and Trp-independent metabolic pathways in plants and in several species of microorganisms (Tang *et al.*, 2023). In

the Trp-dependent pathway, the main precursor is the amino acid L-tryptophan, whereas in the Trp-independent pathway, indole-3-glycerol phosphate (IGP) is used as a precursor (Tillmann *et al.*, 2022). Although the Trp-independent pathway is more common in plants, it has also been identified in various bacterial and fungal species, including *A. brasilense*, *Aspergillus flavus*, *Saccharomyces cerevisiae*, and *Cyanodermella asteris* (Limtong & Koowadjanakul, 2012). However, in *Azospirillum brasilense*, the main IAA biosynthetic route occurs via the Trp-dependent pathway, mediated by the enzyme indole-3-pyruvate decarboxylase (IpdC) (Ganusova *et al.*, 2025).

IAA plays a central role in regulating numerous physiological processes in plants, including changes in root architecture, lateral root formation, nutrient uptake, increased root exudation, and greater tolerance to abiotic stresses (Etesami & Glick, 2024). In addition, it participates in the interaction among different plant growth regulators and in the maintenance of phytohormonal homeostasis (Cerboneschi *et al.*, 2016). In *A. brasilense*, the conversion of indole-3-pyruvate (IPyA) into IAA by the action of the IpdC enzyme is one of the main mechanisms explaining the effect of this bacterium on plant growth (Ganusova *et al.*, 2025). Consequently, the effects of *A. brasilense* on IAA levels and the subsequent stimulation of plant development have been widely demonstrated in different agronomically important crops, including irrigated rice (*Oryza sativa* L.) with strain MZ208924 (Pham *et al.*, 2022), pearl millet (*Pennisetum americanum* L.) (Tien *et al.*, 1979), maize (*Zea mays* L.) and soybean (*Glycine max* L.) with strain Az39 (Cassán *et al.*, 2009), as well as tomato (*Solanum lycopersicum* L.) (Lobo *et al.*, 2022). Thus, IAA synthesis by *A. brasilense* contributes to plant–microorganism interactions by integrating biochemical and physiological responses, thereby improving plant growth and adaptation.

2.1.6.3 Cytokinins (CKs)

The plant hormone cytokinin was initially identified from autoclaved herring sperm DNA and is classified into two major groups: isoprenoid CKs and aromatic CKs (Raspor *et al.*, 2020). The biosynthesis of CKs is catalyzed by the enzyme adenosine phosphate-isopentenyltransferase (IPT), which promotes hydroxylation of the isopentenyl side chain through the action of cytochrome P450 monooxygenase, a process encoded by the *ipt* gene (Frébortová & Frébort, 2021). The CK signal transduction pathway is mediated by a two-

component system (TCS), composed of an autophosphorylating receptor kinase and a downstream response regulator (Powell & Heyl, 2023).

CKs play an essential role in regulating various physiological and morphological processes associated with plant growth and development, including seed germination, apical dominance, leaf senescence, cell division and differentiation, phyllotaxis, and tolerance to biotic and abiotic stresses (Akhtar *et al.*, 2020; Wu *et al.*, 2021). Considering the broad role of CKs in plant metabolism, rhizospheric microorganisms capable of modulating their levels, such as *Azospirillum brasilense*, can significantly influence plant development and adaptation (Zaheer *et al.*, 2022; Abbasi *et al.*, 2015; Méndez-Gómez *et al.*, 2021). Thus, plant inoculation with *A. brasilense* has been associated with changes in CK production and signaling, thereby inducing physiological and morphological responses that favor plant growth (Zaheer *et al.*, 2022; Abbasi *et al.*, 2015; Méndez-Gómez *et al.*, 2021). These effects have been observed in crops such as wheat (*Triticum aestivum* L.) (Zaheer *et al.*, 2022), maize (*Zea mays* L.) (Abbasi *et al.*, 2015), and *Arabidopsis thaliana* (Méndez-Gómez *et al.*, 2021).

Moreover, changes in CK levels are also associated with plant responses to abiotic stresses such as drought, heat, and salinity, which impair growth and productivity. Heat stress, in particular, affects the photosynthetic machinery by reducing intercellular CO₂ content (Zahra *et al.*, 2023). Studies have shown that inoculation with *A. brasilense* can mitigate these effects in crops such as soybean (*Glycine max* L.) (Bulegon *et al.*, 2019) and tomato (*Solanum lycopersicum* L.) (Romero *et al.*, 2014), representing a promising strategy to enhance plant resilience and maintain productivity under adverse conditions.

2.1.6.4 Ethylene (ET)

Ethylene (ET; C₂H₄) is an essential regulator present throughout all stages of the plant developmental cycle (Iqbal *et al.*, 2017). Its biosynthesis is controlled at both transcriptional and post-translational levels, being modulated endogenously and exogenously by the expression of the gene encoding the amino acid 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) (Pattyn *et al.*, 2020). ET synthesis occurs from methionine, which is converted into S-adenosyl-L-methionine (SAM) and used as a precursor by the enzymes 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase (ACS) and 1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase (ACO) (Strzelczyk *et al.*, 1994).

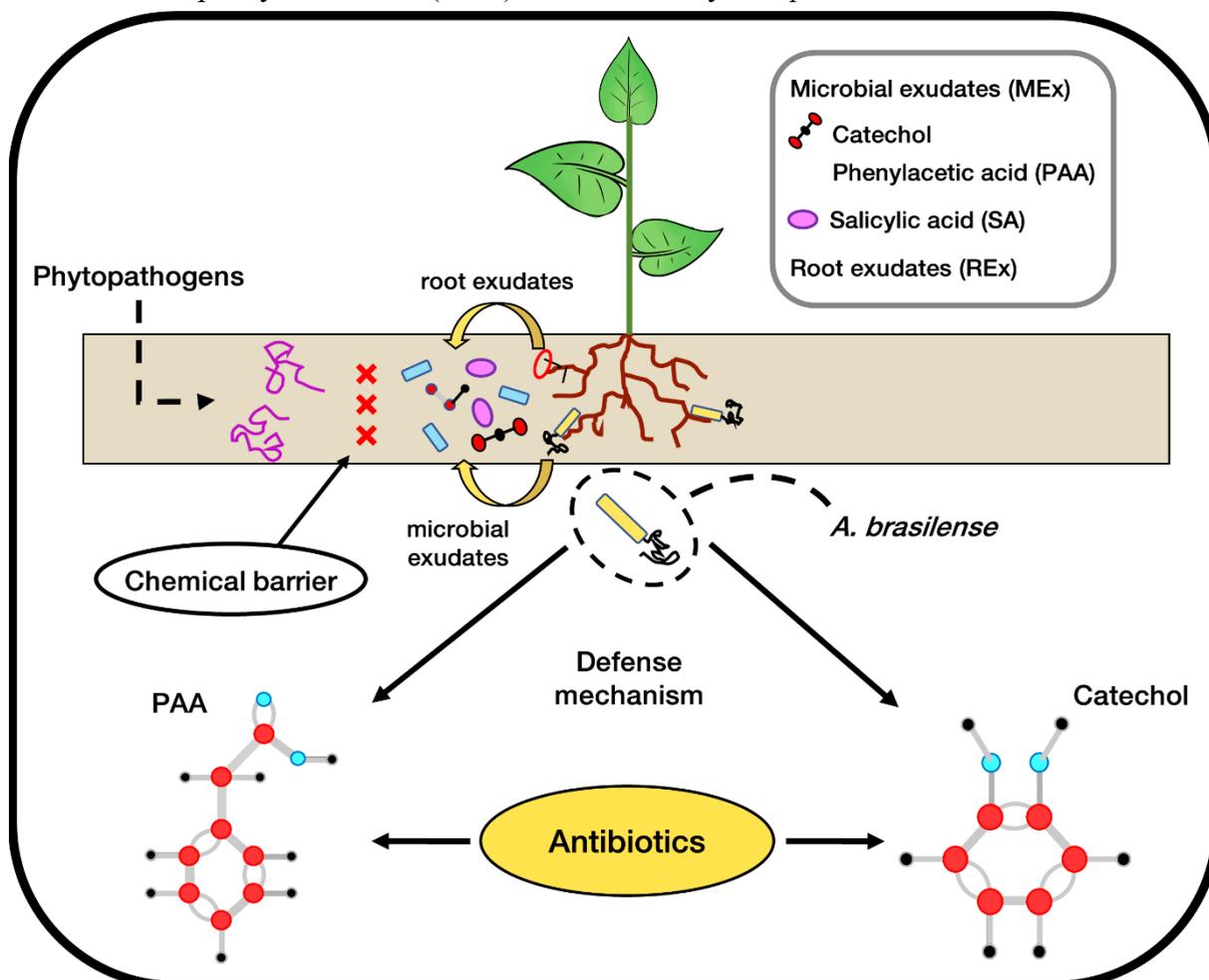
ET acts as a central modulator of physiological and metabolic processes, responding to biotic and abiotic stimuli that influence plant growth and development, seed germination, senescence, and fruit ripening (Dubois *et al.*, 2018). It is also involved in biofilm formation and phototaxis (Allen *et al.*, 2019). In plant–microorganism interactions, *Azospirillum brasilense* plays a relevant role by modulating the expression of genes involved in ET biosynthesis and signaling. The AzoEtr1 gene, identified in *A. brasilense*, encodes a functional ethylene receptor, demonstrating the bacterium’s active participation in this regulatory pathway (Carlew *et al.*, 2025). The effects of *A. brasilense* inoculation on ET biosynthesis and signaling, with consequent influence on plant growth and adaptation, have been demonstrated in several crops, including strawberry (*Fragaria × ananassa*) (Elías *et al.*, 2018), tomato (*Solanum lycopersicum* L.) (Ribaudó *et al.*, 2006; Carlew *et al.*, 2025), *Arabidopsis thaliana* (Carlew *et al.*, 2025), and rice (*Oryza sativa* L.) under salt stress conditions (Degon *et al.*, 2023). By modulating ethylene biosynthesis and signaling, *A. brasilense* directly affects plant growth and adaptive responses under diverse environmental conditions.

2.2 INDIRECT MECHANISMS

2.2.1 Antibiosis

Antibiosis is one of the main mechanisms of soil-borne pathogen biocontrol, involving the release of antimicrobial secondary metabolites that inhibit the growth or activity of phytopathogenic microorganisms (Bakr *et al.*, 2025). The production of broad-spectrum compounds, such as lipopeptides, bacteriocins, lytic enzymes, biosurfactants, Fe(III)-chelating siderophores, and volatile organic compounds (VOCs), represents an important defense mechanism for plants against soil pathogens (Bonaterra *et al.*, 2022). Several metabolites with antimicrobial activity have been identified, including phenylacetic acid (PAA), surfactin, 2,4-diacetylphloroglucinol (2,4-DAPG), and catechol, produced by plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) (Cook, 2019; Wang *et al.*, 2021b; Grobelak & Hiller, 2017). Although *Azospirillum brasilense* is not considered a classical biocontrol agent, studies have shown that this species can exude compounds with antibiotic potential, such as PAA and catechol (Figure 3). PAA released by *A. brasilense* can inhibit *Fusarium oxysporum* f. sp. *matthiolae* (Somers *et al.*, 2005), whereas catechol activity has been associated with the biocontrol of anthracnose (*Colletotrichum acutatum* M11) in strawberry (*Fragaria × ananassa*) (Tortora *et al.*, 2011).

Figure 3 - Schematic representation of the antibiosis mechanism mediated by the synthesis of phenylacetic acid (PAA) and catechol by *Azospirillum brasilense*.



Source: own authorship.

Note: The scheme illustrates the participation of *A. brasilense* in the synthesis and release of antimicrobial compounds with antifungal activity. Aromatic molecules such as catechol and phenylacetic acid (PAA), as well as salicylic acid (SA) exuded by *A. brasilense*, together with various root exudates, functionally contribute to a chemical barrier that enhances plant defensive capacity due to their promotive role in the biocontrol of phytopathogens. The model displays the generic structural composition for the catechol and PAA groups.

The acquisition of resistance by soil phytopathogens can be intensified by the continuous and indiscriminate use of antibiotic-producing bacteria and the continued application of pesticides, both of which impose selective pressure on the soil microbiota (Qiu *et al.*, 2022). Conversely, when used in a controlled manner, rhizobacteria capable of synthesizing one or more antibiotics can effectively contribute to pathogen biocontrol and mitigate the spread of antimicrobial resistance associated with horizontal gene transfer (Larsson & Flach, 2021). Several studies have demonstrated the involvement of *Azospirillum brasilense* in different biocontrol systems. Strain Cd exhibited antagonistic activity against *Pseudomonas syringae* pv. *tomato*, the causal agent of bacterial speck in tomato, whereas strains Sp7 and 94-3 were

effective in controlling crown gall disease caused by *Agrobacterium tumefaciens* in grapevine (*Vitis vinifera*) (Bashan & de-Bashan, 2002). Similarly, *A. brasilense* Sp245 was reported to control *Rhizoctonia* spp. in *Prunus cerasifera* L. clone Mr.S 2/5, achieving nearly 100% plant survival (Russo *et al.*, 2008). Furthermore, strain Az39 was shown to participate in type VI secretion system (T6SS)-dependent biocontrol against bacterial pathogens (Cassan *et al.*, 2021). Overall, these findings indicate that *A. brasilense* has an indirect yet meaningful impact on the suppression of soil pathogens, reinforcing its potential as a strategic component in sustainable biological management programs.

2.2.2 Induced Systemic Resistance (ISR)

Induced systemic resistance (ISR) is a natural plant defense mechanism characterized by an overall increase in responsiveness to various biotic stressors (Kamle *et al.*, 2020). This primed defensive state is mediated by changes in the levels of plant growth regulators associated with the signaling pathways of salicylic acid (SA)/ethylene (ET) and jasmonic acid (JA), which are activated upon the nonspecific recognition of elicitor molecules produced by microorganisms or pathogens (Kour *et al.*, 2024). Among the microorganisms capable of triggering this response, the genus *Azospirillum* stands out, as its association with plants has been widely linked to the induction of defense mechanisms mediated by ISR (Table 2).

Table 2 - Defense mechanisms and signaling pathways involved in the induction of systemic resistance (ISR) by *Azospirillum brasilense*.

PGPR	Signaling Pathways	Elicitor molecules	Defense mechanisms	Disease	Pathogen	Crops	Reference
<i>Azospirillum brasilense</i>	SA	---	---	(BYDV) - Barley Yellow Dwarf Virus	<i>Rhopalosiphum padi</i> L.	Wheat (<i>Triticum aestivum</i> L.)	Santos <i>et al.</i> , 2025;
<i>Azospirillum sp.</i> B510	JA/ET	---	Priming	Rice blast	<i>Magnaporthe oryzae</i>	Rice (<i>Oryza sativa</i> cv. Nipponbare)	Yasuda <i>et al.</i> , 2009;
<i>Azospirillum brasilense</i>	JA/ET	---	Priming, Enzimas antioxidantes (POX, PPO, PAL)	Charcoal rot	<i>Macrophomina phaseolina</i>	Strawberry (<i>Fragaria x ananassa</i> , Duch.)	Viejobuena <i>et al.</i> , 2021;
<i>Azospirillum brasilense</i>	---	---	---	Crown gall	<i>Agrobacterium tumefaciens</i>	Dicotyledonous	Bakanchikova <i>et al.</i> , 1993;
<i>Azospirillum brasilense</i>	---	---	Siderophore Fe(III) (Catechol)	Anthraxnose	<i>Colletotrichum acutatum</i>	Strawberry (<i>Fragaria x ananassa</i> , Duch.)	Tortora <i>et al.</i> , 2011;

Note: (SA) – Salicylic acid signalling pathway; (JA/ET) – Jasmonic acid/Ethylene signalling pathway; (POX) – peroxidase enzyme; (PPO) – polyphenol oxidase enzyme; (PAL) – phenylalanine ammonia-lyase enzyme.

In addition to activating specific defense mechanisms, ISR is often associated with enhanced antioxidant capacity in plants. Biotic and abiotic stress can generate excessive reactive oxygen species (ROS), such as superoxide radical (O_2^-), hydroxyl radical (OH^-), hydrogen peroxide (H_2O_2), and singlet oxygen (1O_2), which cause oxidative damage to plant tissues (Mishra *et al.*, 2023). To mitigate these effects, plants activate enzymatic antioxidant systems, including ascorbate peroxidase (APX), superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT), and glutathione reductase (GR), which are responsible for ROS detoxification (Zandi & Schnug, 2022). This response has been observed in wheat plants inoculated with *A. brasilense* FP2, highlighting the bacterium's role in alleviating oxidative stress (Camilios-Neto *et al.*, 2014).

Under biotic stress conditions, plants also increase the synthesis of defensive secondary metabolites, which can be classified into five main groups: alkaloids, fatty acid- and polyketide-derived compounds, enzyme cofactors, non-ribosomal polypeptides, and terpenoids/steroids (Al-Khayri *et al.*, 2023). Consistent with these mechanisms, *A. brasilense* has also demonstrated biocontrol effects against *Harpophora maydis* (late wilt disease – LWD) in maize (*Zea mays* L.), even under biotic stress conditions, and contributed to the mitigation of pathogen-induced oxidative stress (Elmeihy *et al.*, 2025).

These findings reinforce the multifunctional role of *A. brasilense* in inducing systemic resistance and mitigating oxidative damage in different plant species, emphasizing its potential as a biotechnological agent in sustainable strategies for managing biotic and abiotic stresses.

2.2.3 Lytic Enzymes

Lytic enzymes constitute an important indirect defense mechanism, as they structurally degrade the cell walls of phytopathogens such as bacteria, fungi, and viruses (Khalil *et al.*, 2022). Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) enhance this process by synthesizing hydrolytic enzymes, including cellulase, chitinase, dehydrogenase, β -glucanase, lipase, amylase, phosphatase, and protease (Hakim *et al.*, 2021). Among these bacteria, *Azospirillum brasilense* produces protease, lipase, chitinase, cellulase, and pectinase, highlighting its potential in pathogen biocontrol (Radif & Hassan, 2014). In addition to this species, several other microbial strains also display antagonistic activity against a wide range of phytopathogens, such as *Sclerotium rolfsii*, *Aspergillus* sp., *Fusarium oxysporum*, *Colletotrichum capsici*, *Sclerotinia sclerotiorum*, *Pythium ultimum*, *Verticillium* sp.,

Phytophthora sp., *Rhizopus* sp., and *Rhizoctonia* sp., among others (Sritongon *et al.*, 2023; Ajuna *et al.*, 2023). Although *A. brasilense* is not classified as a highly effective biocontrol agent, recent studies have demonstrated its antagonistic activity against different pathogens, including *Harpophora maydis* (Elmeihy *et al.*, 2025), *Rhizoctonia solani* (Jayaraj *et al.*, 2004), and *Nigrospora oryzae* (Ali *et al.*, 2017).

2.2.4 Exopolysaccharide (EPS) Production

In response to various environmental stimuli, microorganisms exude high-molecular-weight organic compounds, known as exopolysaccharides (EPS), which participate in multiple physiological processes, especially under water-deficit or drought stress conditions (Panda *et al.*, 2020). These hydrated polymers, composed of proteins, lipids, nucleic acids, and humic substances, facilitate microbial attachment to root surfaces, promoting the formation of biofilms that prevent cellular desiccation and strengthen plant–microbe interactions (Carezzano *et al.*, 2023).

Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) are recognized for their ability to synthesize and secrete EPS, which are essential for colonization and the stability of the root-associated microbiota (Kaur & Dey, 2023). Within the genus *Azospirillum*, three main classes of extracellular polysaccharides stand out: lipopolysaccharides (LPS), capsular polysaccharides (CPS), and true exopolysaccharides (EPS), all of which participate in adhesion and establishment in the rhizosphere (Volfson *et al.*, 2013). In particular, *A. brasilense* has been reported to produce EPS composed of glucose, galactose, fucose, rhamnose, mannose, xylose, and arabinose, with this synthesis being associated with *exo* genes involved in the biosynthetic pathway of these polymers (Fischer *et al.*, 2003).

Moreover, EPS play a fundamental role in enhancing plant tolerance to abiotic stresses such as heat, drought, and salinity, by participating in processes including phytohormone production, root nodule formation, siderophore synthesis, and soil structure maintenance (Costa *et al.*, 2018). These compounds also contribute to particle aggregation, water retention in the rhizosphere, nutrient absorption, and contaminant bioremediation (Mandal *et al.*, 2022). Additionally, EPS can chelate sodium ions (Na⁺), thereby reducing their uptake and mitigating the deleterious effects of salt stress on plants (Morcillo & Manzanera, 2021). Studies with *A. brasilense* have demonstrated its plant growth-promoting effects under both single and co-inoculation, across different stress conditions, in crops such as tomato (*Solanum lycopersicum*)

(Abdelmoteleb *et al.*, 2021), barley (*Hordeum vulgare*) (Omar *et al.*, 2009), and wheat (*Triticum aestivum*) (Ilyas *et al.*, 2020). Furthermore, *A. brasilense* Sp7 has shown the ability to promote cell aggregation through EPS production (Bahat-Samet *et al.*, 2004). Therefore, EPS production by *A. brasilense* represents an important adaptive mechanism capable of optimizing root colonization, enhancing plant resilience to environmental stresses, and strengthening its application in sustainable agricultural management strategies.

2.2.5 Cell-to-Cell Communication via Quorum Sensing (QS)

Quorum sensing (QS) is a mechanism of intra- and interspecific cell-to-cell communication established among bacterial populations through small, diffusible signaling molecules known as autoinducers (Armes & Buchan, 2021). In Gram-negative bacteria, these autoinducers are typically represented by *N*-acyl homoserine lactone (AHL) molecules, whose synthesis and accumulation depend on cell density and interactions with the plant host (Hartmann, 2020). AHLs coordinate the gene expression of various physiological and ecological processes, including biofilm formation, exopolysaccharide (EPS) synthesis, cell motility, antimicrobial compound production, virulence factor expression, and bioluminescence (Jung *et al.*, 2017).

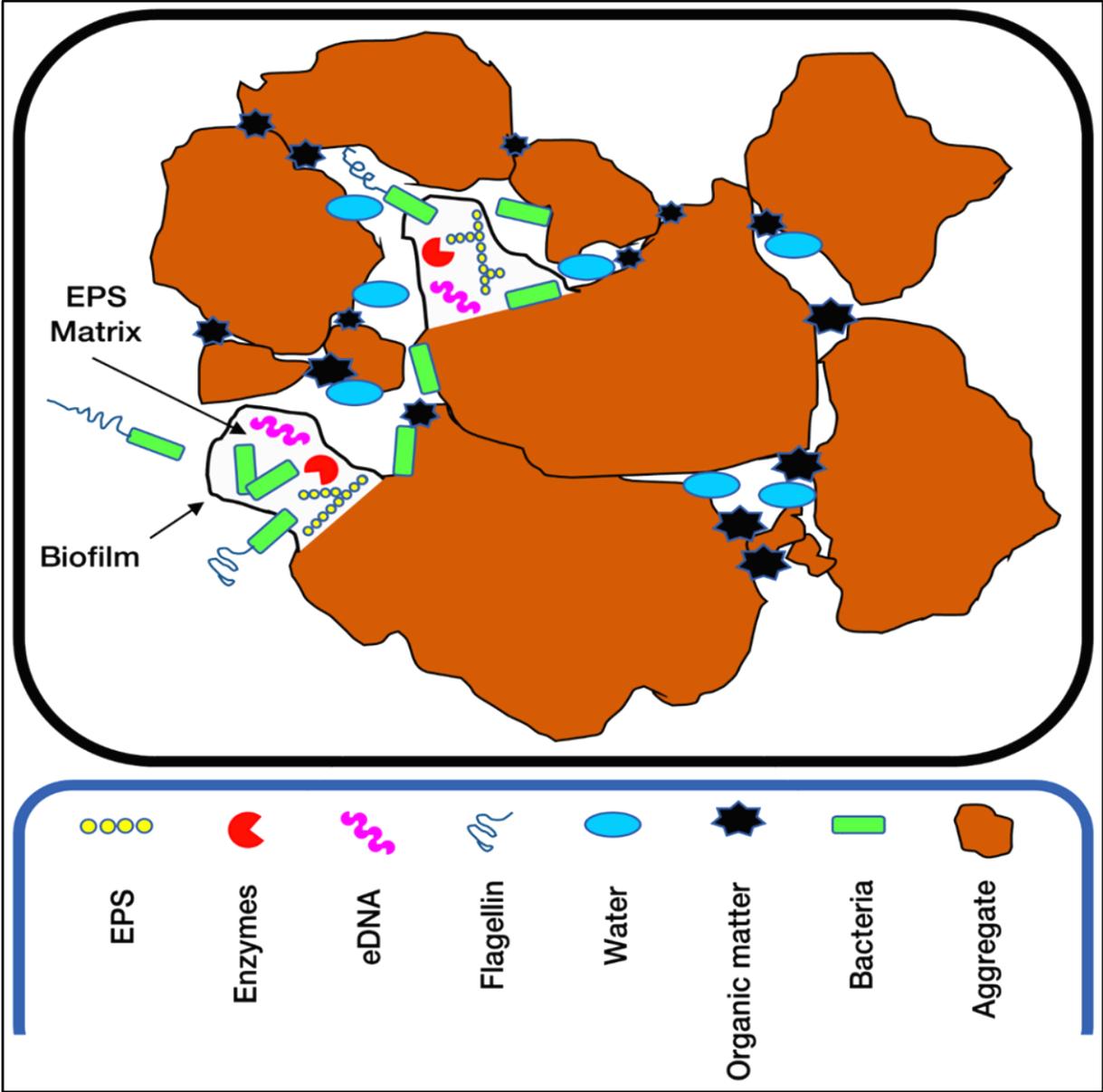
AHL production is classically controlled by the LuxIR system: the enzyme encoded by *luxI* is responsible for AHL synthesis, whereas the *luxR*-type receptor mediates signal detection and subsequent transcriptional regulation (Hartmann *et al.*, 2021). In the rhizosphere, QS-mediated communication can occur in three main directions: (I) signaling from the plant to microorganisms; (II) inter- or intraspecific microbial signaling; and (III) signaling from microorganisms to the plant (Singh *et al.*, 2022).

In the case of *Azospirillum brasilense*, genomic analyses have revealed that strains Ab-V5 and Ab-V6 possess copies of the *luxR* gene but not *luxI*, suggesting an incomplete quorum-sensing (QS) system (Fukami *et al.*, 2018b). However, in the co-inoculation of *A. brasilense* and *Bradyrhizobium japonicum* in soybean, QS mechanisms are involved in nodulation and plant growth (Dos Santos Lima Fagotti *et al.*, 2019). Therefore, studies suggest that even in the absence of *luxI*, some bacteria can detect QS signals produced by other species, adjusting their physiological and ecological processes in response to rhizospheric environmental conditions (Subramoni *et al.*, 2009).

3 INTERACTIONS WITH SOIL PARTICLES

Greater stability of soil structure and aggregate formation can be achieved due to the presence of humic acids and bacterial exudates such as exopolysaccharides (EPS) (Rashid *et al.*, 2016), as well as through the association between EPS and inorganic colloids in the generation of biofilms (Cao *et al.*, 2011) (Figure 4).

Figure 4 - Schematic representation of biofilm formation and EPS matrix in the adhesion of bacterial cells to soil particles.



Source: own authorship.

Note: The model illustrates the general mechanism of interaction between bacterial cells and soil aggregates. The adhesion of bacterial species to soil particles leads to the formation of biofilms, whose matrix is composed of exopolysaccharides (EPS), proteins, polar flagellin, and extracellular DNA (eDNA).

These compounds play essential roles in the soil environment, not only regulating plant growth and tolerance to environmental stresses but also promoting bacterial attachment to soil particles (Du *et al.*, 2021). Several studies support the role of EPS in the formation and stability of soil aggregates (Musa *et al.*, 2024; Chowaniec *et al.*, 2025). Consequently, the formation of (micro)aggregates provides a range of benefits to soil structure, resulting in greater soil health and resilience (Zheng *et al.*, 2023). Thus, EPS directly and indirectly influence multiple physicochemical and biological parameters, such as pore distribution, aeration, water infiltration and retention, nutrient cycling, erosion control, increased soil organic matter (SOM) content, and carbon sequestration (Costa *et al.*, 2018).

In addition, the electrochemical properties of soil particles, such as specific surface area (SSA) and surface charge density, directly affect bacterial cell adsorption (Zheng *et al.*, 2021). This adsorption is a key step in biofilm formation, which mediates interactions between microorganisms and mineral surfaces. Within this dynamic, the soil organic matter and mineral content act as key predictors of organo–mineral associations and aggregate formation, due to the strong physicochemical sorption among their components (Guhra *et al.*, 2022). This process, in turn, promotes both bacterial adhesion and SOM stabilization (Afsar *et al.*, 2020).

Microbial attachment to solid surfaces, whether minerals or plant roots, occurs through multiple stages, from initial adhesion to cellular dispersion (Muhammad *et al.*, 2020). Each stage depends on factors such as surface charge and fluid dynamics, which influence microbial physiology and modulate biofilm structure. The incorporation of microbial cells into the biofilm matrix provides structural and protective functions, particularly resistance to desiccation, oxidative stress, and fluctuations in water potential (Shelud'ko *et al.*, 2025). In *A. brasilense*, the biofilm matrix is composed predominantly of EPS, the major outer membrane protein (OmaA), polar flagellin, and extracellular DNA (eDNA) (Viruega-Góngora *et al.*, 2020; Wang *et al.*, 2017; Jijón-Moreno *et al.*, 2019), reinforcing the multifunctional role of these components in bacterium–soil–plant interactions.

4 FUTURE PERSPECTIVES IN THE FORMULATION ON COMMERCIAL INOCULANTS IN BRAZIL

The use of microorganisms such as *Azospirillum brasilense* represents a promising biotechnological strategy for sustainable agriculture, providing an alternative to the intensive

use of synthetic fertilizers and pesticides. In Brazil, pioneering research conducted by Johanna Döbereiner in the 1970s and 1980s identified the potential of the genus *Azospirillum* in biological nitrogen fixation in association with grasses and other economically important crops (Fukami *et al.*, 2018b). This knowledge drove the development of commercial inoculants, with the first product launched in 2009 containing the Ab-V5 and Ab-V6 strains for maize and wheat, followed by co-inoculation with *Bradyrhizobium* spp. in soybean in 2013 (Prando *et al.*, 2024). Since then, the application of these bioinoculants has demonstrated significant productivity gains and widespread acceptance among farmers (Telles *et al.*, 2023).

The positive effects of inoculation with *A. brasilense* have been reported across multiple crops, including sugarcane, maize, soybean, and common bean, as well as in consortia with other microorganisms, highlighting its ability to enhance plant tolerance to biotic and abiotic stresses, promote nutrient solubilization, and stimulate the production of plant growth regulators (Scudeletti *et al.*, 2023; Curá *et al.*, 2017; Deak *et al.*, 2025; Messias *et al.*, 2024; Gavilanes *et al.*, 2020).

At a global scale, the microbial inoculant market has expanded significantly, reaching USD 9.21 billion in 2022, reaching USD 11.45 billion by 2026 (Salomon *et al.*, 2022). In Brazil, the commercialization of inoculants based on *Bradyrhizobium* spp. accounts for approximately 77% of the total market, followed by *Azospirillum* sp. and *Pseudomonas* sp., which together represent 21% of the national market (ANPII, 2025), emphasizing the economic relevance of these bioinputs.

The use of omics approaches (genomics, transcriptomics, metabolomics, and proteomics) enables the identification of genes, metabolic pathways, and signaling compounds that optimize the selection of resilient strains adapted to diverse edaphoclimatic conditions. Furthermore, novel formulation strategies, such as encapsulation in natural polymers, the use of biochar-based carriers, and nanoporous materials, aim to enhance microbial viability, prolong release, and improve interactions with roots and soil particles (Florencio *et al.*, 2022; Júnior *et al.*, 2022; Jiménez-Arias *et al.*, 2023). These advancements are expected to increase inoculant efficiency, stability, and predictability, consolidating *A. brasilense* as a key component of sustainable agriculture in Brazil and worldwide.

REFERENCES

- ABBASI, K.; MIR-MAHMOODI, T.; JALILNEZHAD, N. Effects of azospirillum bacteria and cytokinin hormone on morphology, yield and yield components of corn (*Zea mays* L.). **International Journal of Biosciences**, v. 6, n. 3, p. 378-386, 2015. DOI: <https://doi.org/10.12692/ijb/6.3.378-386>. Disponível em: <https://pt.scribd.com/document/724989947/Effects-of-Azospirillum-bacteria-and-cytokinin-maize>. Acesso em: 19 ago. 2025.
- ABDELMOTELEB, A.; GONZALEZ-MENDOZA, D.; ELBAALAWY, A. M. *Azospirillum brasilense* and *Saccharomyces cerevisiae* as alternative for decrease the effect of salinity stress in tomato (*Lycopersicon esculentum*) growth. **Phyton-International Journal of Experimental Botany**, v. 91, p. 21-32, 2021. DOI: <https://doi.org/10.32604/phyton.2022.016227>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/org/science/article/pii/S0031945721001404>. Acesso em: 01 out. 2025.
- AFSAR, M. Z.; GOODWIN, C.; JR, T. P. B.; JAISI, D. P.; JIN, Y. Quantification and molecular characterization of organo-mineral associations as influenced by redox oscillations. **Science of The Total Environment**, v. 704, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135454>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0048969719354476>. Acesso em: 20 out. 2025.
- AJUNA, H. B.; LIM, H. I.; MOON, J. H.; WON, S. J.; CHOUB, V.; CHOI, S. I.; YUN, J. Y.; AHN, Y. S. The prospect of hydrolytic enzymes from *Bacillus* species in the biological control of pests and diseases in forest and fruit tree production. **Int. J. Mol. Sci.**, v. 24, n. 23, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms242316889>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/1422-0067/24/23/16889>. Acesso em: 21 set. 2025.
- AKHTAR, S. S.; MEKUREYAW, M. F.; PANDEY, C.; ROITSCH, T. Role of cytokinins for interactions of plants with microbial pathogens and pest insects. **Front. Plant Sci.**, v. 10, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01777>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2019.01777/full>. Acesso em: 17 ago. 2025.
- AL-HARTHI, M. M.; BAFEEL, S. O.; EL-ZOHRI, M. Gibberellic acid and Jasmonic acid improve salt tolerance in summer squash by modulating some physiological parameters symptomatic for oxidative stress and mineral nutrition. **Plants**, v. 10, n. 12, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants10122768>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2223-7747/10/12/2768>. Acesso em: 04 ago. 2025.
- ALI, H. Z.; QADER, A.; RAHMAN, A. *et al.* Antagonistic activity between *Bacillus subtilis*, *Pseudomonas* sp. RC, *Azospirillum brasilense*, *Rhizobium meliloti* and certain fungal pathogens under laboratory conditions. **Asian J. Sci. Technol.**, v. 8, p. 4718-4728, 2017. Disponível em: <chrome-extension://efaidnbmnnnibpcajpcglclefindmkaj/https://www.journalajst.com/sites/default/files/issues-pdf/4144.pdf>. Acesso em: 22 set. 2025.

AL-KHAYRI, J. M.; RASHMI, R.; TOPPO, V. *et al.* Plant Secondary Metabolites: The Weapons for Biotic Stress Management. **Metabolites**, v. 13, n. 6, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/metabo13060716>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2218-1989/13/6/716>. Acesso em: 17 set. 2025.

ALLEN, C. J.; LACEY, R. F.; BICKFORD, A. B. B. *et al.* Cyanobacteria respond to low levels of ethylene. **Front. Plant Sci.**, v. 10, 2019. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00950>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2019.00950/full>. Acesso em: 26 ago. 2025.

ARMES, A. C.; BUCHAN, A. Cyclic di-GMP is integrated into a hierarchal quorum sensing network regulating antimicrobial production and biofilm formation in Roseobacter clade member Rhodobacterales strain Y41. **Front. Mar. Sci.**, v. 8, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.681551>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/marine-science/articles/10.3389/fmars.2021.681551/full>. Acesso em: 05 out. 2025.

ANPII (Brasil). Análises e estatísticas 2024. 2025. Estatísticas. Portal. Disponível em: <https://anpiibio.org.br/estatisticas/>. Acesso em: 31 out. 2025.

BACHHAWAT, A. K.; GHOSH, S. Iron transport in *Azospirillum brasilense*: Role of the siderophore Spirilobactin. **Journal of General Microbiology**, v. 133, p. 1759-1765, 1987. Disponível em: <https://www.microbiologyresearch.org/content/journal/micro/10.1099/00221287-133-7-1759>. Acesso em: 19 jul. 2025.

BAHAT-SAMET, E.; CASTRO-SOWINSKI, S.; OKON, Y. Arabinose content of extracellular polysaccharide plays a role in cell aggregation of *Azospirillum brasilense*. **FEMS Microbiology Letters**, v. 237, p. 195-203, 2004. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2004.tb09696.x>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15321662/>. Acesso em: 04 out. 2025.

BAKANCHIKOVA, T. I.; LOBANOK, E. V.; PAVLOVA-IVANOVA, L. K. *et al.* Inhibition of tumor formation process in dicotyledonous plants by *Azospirillum brasilense* strains. **Mikrobiologiya**, v. 62, p. 515-523, 1993. Disponível em: <https://agris.fao.org/search/es/records/6471eeca77fd37171a7197c9>. Acesso em: 16 ago. 2025.

BAKR, R.; ABDELMOTELEB, A.; MENDEZ-TRUJILLO, V. *et al.* The potential of beneficial microbes for sustainable alternative approaches to control phytopathogenic diseases. **Microbiol. Res.**, v. 16, n. 5, 2025. DOI: <https://doi.org/10.3390/microbiolres16050105>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2036-7481/16/5/105>. Acesso em: 01 set. 2025.

BANIK, S.; DEY, B. Available phosphate content of an alluvial soil as influenced by inoculation of some isolated phosphate-solubilizing micro-organisms. **Plant Soil**, v. 69, p. 353-364, 1982. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF02372456>. Acesso em: 06 jul. 2025.

BAR, T.; OKON, Y. Tryptophan conversion to indole-3-acetic acid via indole-3-acetamide in *Azospirillum brasilense* Sp7. **Canadian Journal of Microbiology**, v. 39, p. 81-86, 1993.

DOI: <https://doi.org/10.1139/m93-011>. Disponível em:

<https://cdnsiencepub.com/doi/10.1139/m93-011>. Acesso em: 04 nov. 2025.

BARBOSA, J. Z.; HUNGRIA, M.; SENA, J. V. da S. *et al.* Meta-analysis reveals benefits of co-inoculation of soybean with *Azospirillum brasilense* and *Bradyrhizobium* spp. in Brazil.

Applied Soil Ecology, v. 163, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2021.103913>.

Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0929139321000342>.

Acesso em: 03 jul. 2025.

BARBOSA, J. Z.; ROBERTO, L. de A.; HUNGRIA, M. *et al.* Meta-analysis of maize responses to *Azospirillum brasilense* inoculation in Brazil: benefits and lessons to improve inoculation efficiency. **Applied Soil Ecology**, v. 170, 2022. DOI:

<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2021.104276>. Disponível em:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0929139321003991>. Acesso em: 03 jul. 2025.

BASHAN, Y.; DE-BASHAN, L. E. Protection of tomato seedlings against infection by *Pseudomonas syringae* pv. tomato by using the plant growth-promoting bacterium

Azospirillum brasilense. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 68, p. 2637-2643,

2002. Disponível em: <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC123946/>. Acesso em: 08 set.

2025.

BECHTAOUI, N.; RABIU, M. K.; RAKLAMI, A. *et al.* Phosphate-dependent regulation of growth and stresses management in plants. **Front. Plant Sci.**, v. 12, 2021. DOI:

<https://doi.org/10.3389/fpls.2021.679916>. Disponível em:

<https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2021.679916/full>.

Acesso em: 04 jul. 2025.

BELL, M. J. *et al.* Considering soil potassium pools with dissimilar plant availability. *In*: Murrell, T. S.; Mikkelsen, R. L.; Sulewski, G.; Norton, R.; Thompson, M. L. (eds).

Improving potassium recommendations for agricultural crops. Springer, Cham, 2021. p.

163-190. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-030-59197-7_7. Disponível em:

https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-030-59197-7_7. Acesso em: 12 jul. 2025.

BOLETA, E. H. M.; SHINTATE GALINDO, F.; JALAL, A. *et al.* Inoculation with growth-promoting bacteria *Azospirillum brasilense* and its effects on productivity and nutritional

accumulation of wheat cultivars. **Front. Sustain. Food Syst.**, v. 4, 2020. DOI:

<https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.607262>. Disponível em:

[https://www.frontiersin.org/journals/sustainable-food-](https://www.frontiersin.org/journals/sustainable-food-systems/articles/10.3389/fsufs.2020.607262/full)

[systems/articles/10.3389/fsufs.2020.607262/full](https://www.frontiersin.org/journals/sustainable-food-systems/articles/10.3389/fsufs.2020.607262/full). Acesso em: 03 jul. 2025.

BONATERRA, A.; BADOSA, E.; DARANAS, N. *et al.* Bacteria as biological control agents of plant diseases. **Microorganisms**, v. 10, 2022. DOI:

<https://doi.org/10.3390/microorganisms10091759>. Disponível em:

<https://www.mdpi.com/2076-2607/10/9/1759>. Acesso em: 01 set. 2025.

BULEGON, L. G.; GUIMARÃES, V. F.; BATTISTUS, A. G. *et al.* Mitigation of drought stress effects on soybean gas exchanges induced by *Azospirillum brasilense* and plant regulators. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 49, e52807, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1590/1983-40632019v49e52807>. Disponível em: <https://www.scielo.br/j/pat/a/SgMSBwvb6cx7vDBNC8XJ3Lb/?format=html&lang=en>. Acesso em: 21 ago. 2025.

BUNSANGIAM, S.; THONGPAE, N.; LIMTONG, S. *et al.* Large scale production of indole-3-acetic acid and evaluation of the inhibitory effect of indole-3-acetic acid on weed growth. **Sci. Rep.**, v. 11, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-021-92305-w>. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/s41598-021-92305-w>. Acesso em: 04 nov. 2025.

BURDMAN, S.; KIGEL, J.; OKON, Y. Effects of *Azospirillum brasilense* on nodulation and growth of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Soil Biology and Biochemistry**, v. 29, p. 923-929, 1997. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(96\)00222-2](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(96)00222-2). Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0038071796002222>. Acesso em: 03 jul. 2025.

CAIN, T. J.; SMITH, A. T. Ferric iron reductases and their contribution to unicellular ferrous iron uptake. **Journal of Inorganic Biochemistry**, v. 218, 2021. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0162013421000544>. Acesso em: 17 jul. 2025.

CAMILIOS-NETO, D.; BONATO, P.; WASSEM, R. *et al.* Dual RNA-seq transcriptional analysis of wheat roots colonized by *Azospirillum brasilense* reveals up-regulation of nutrient acquisition and cell cycle genes. **BMC Genomics**, v. 15, n. 378, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-378>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24886190/>. Acesso em: 14 set. 2025.

CAO, Y.; WEI, X.; CAI, P. *et al.* Preferential adsorption of extracellular polymeric substances from bacteria on clay minerals and iron oxide. **Colloids and Surfaces B: Biointerfaces**, v. 83, p. 122-127, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.colsurfb.2010.11.018>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0927776510006326>. Acesso em: 13 out. 2025.

CAREZZANO, M. E.; PALETTI ROVEY, M. F.; CAPPELLARI, L. D. R. *et al.* Biofilm-forming ability of phytopathogenic bacteria: a review of its involvement in plant stress. **Plants**, v. 12, n. 11, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants12112207>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2223-7747/12/11/2207>. Acesso em: 25 set. 2025.

CARLEW, T. S.; BRENYA, E.; FERDOUS, M. *et al.* Ethylene signals through an ethylene receptor to modulate biofilm formation and root colonization in a beneficial plant-associated bacterium. **PLOS Genetics**, v. 21, e1011587, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1011587>. Disponível em: <https://journals.plos.org/plosgenetics/article?id=10.1371/journal.pgen.1011587>. Acesso em: 28 ago. 2025.

CASSÁN, F.; CONIGLIO, A.; LÓPEZ, G. *et al.* Everything you must know about *Azospirillum* and its impact on agriculture and beyond. **Biol. Fertil. Soils**, v. 56, p. 461-479,

2020. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00374-020-01463-y>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00374-020-01463-y>. Acesso em: 21 jun. 2025.

CASSÁN, F.; PERRIG, D.; SGROY, V. *et al.* *Azospirillum brasilense* Az39 and *Bradyrhizobium japonicum* E109, inoculated singly or in combination, promote seed germination and early seedling growth in corn (*Zea mays* L.) and soybean (*Glycine max* L.). **European Journal of Soil Biology**, v. 45, p. 28-35, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2008.08.005>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1164556308001064>. Acesso em: 13 ago. 2025.

CASSAN, F. D.; CONIGLIO, A.; AMAVIZCA, E. *et al.* The *Azospirillum brasilense* type VI secretion system promotes cell aggregation, biocontrol protection against phytopathogens and attachment to the microalgae *Chlorella sorokiniana*. **Environ. Microbiol.**, v. 23, p. 6257-6274, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1111/1462-2920.15749>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/34472164/>. Acesso em: 10 set. 2025.

CECAGNO, R.; FRITSCH, T. E.; SCHRANK, I. S. The plant growth-promoting bacteria *Azospirillum amazonense*: Genomic Versatility and phytohormone pathway. **Biomed Res. Int.**, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1155/2015/898592>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25866821/>. Acesso em: 29 jul. 2025.

CERBONESCHI, M.; DECOROSI, F.; BIANCALANI, C. *et al.* Indole-3-acetic acid in plant-pathogen interactions: a key molecule for in planta bacterial virulence and fitness. **Research in Microbiology**, v. 167, p. 774-787, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2016.09.002>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0923250816301103>. Acesso em: 11 ago. 2025.

CHOWANIEC, K.; ZUBEK, S.; SKUBAŁA, K. Exopolysaccharides in biological soil crusts are important contributors to carbon and nutrient storage after the restoration of inland sand dunes. **Plant Soil**, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-025-07258-0>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11104-025-07258-0>. Acesso em: 14 out. 2025.

COLEBROOK, E. H.; THOMAS, S. G.; PHILLIPS, A. L.; HEDDEN, P. The role of gibberellin signalling in plant responses to abiotic stress. **J. Exp. Bot.**, v. 217, p. 67-75, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1242/jeb.089938>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24353205/>. Acesso em: 04 ago. 2025.

COOK, S. D. An historical review of phenylacetic acid. **Plant Cell Physiol.**, v. 60, p. 243-254, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1093/pcp/pcz004>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/30649529/>. Acesso em: 02 set. 2025.

COSTA, O. Y. A.; RAAIJMAKERS, J. M.; KURAMAE, E. E. Microbial extracellular polymeric substances: ecological function and impact on soil aggregation. **Front. Microbiol.**, v. 9, n. 1636, 2018. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01636>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/microbiology/articles/10.3389/fmicb.2018.01636/full>. Acesso em: 29 set. 2025.

CURÁ, J. A.; FRANZ, D. R.; FILOSOFÍA, J. E. *et al.* Inoculation with *Azospirillum* sp. and *Herbaspirillum* sp. bacteria increases the tolerance of maize to drought stress. **Microorganisms**, v. 5, n. 41, 2017. DOI: <https://doi.org/10.3390/microorganisms5030041>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2076-2607/5/3/41>. Acesso em: 28 out. 2025.

DAMO, J. L. C.; PEDRO, M.; SISON, M. L. Phosphate solubilization and plant growth promotion by *Enterobacter* sp. isolate. **Appl. Microbiol.**, v. 4, n. 3, p. 1177-1192, 2024. DOI: <https://doi.org/10.3390/applmicrobiol4030080>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2673-8007/4/3/80>. Acesso em: 09 jul. 2025.

DAUNORAS, J.; KAČERGIUS, A.; GUDIUKAITĖ, R. Role of soil microbiota enzymes in soil health and activity changes depending on climate change and the type of soil ecosystem. **Biology (Basel)**, v. 13, n. 2, 2024. DOI: <https://doi.org/10.3390/biology13020085>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2079-7737/13/2/85>. Acesso em: 25 jun. 2025.

DEAK, E. A.; MARTIN, T. N.; STECCA, J. D. L. *et al.* Sulfur fertilization and inoculation of soybean with *Azospirillum brasilense* and *Bradyrhizobium* spp. can improve grain yield and quality. **Braz. J. Microbiol.**, v. 56, p. 573-588, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1007/s42770-024-01585-7>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s42770-024-01585-7>. Acesso em: 28 out. 2025.

DEGON, Z.; DIXON, S.; RAHMATALLAH, Y. *et al.* *Azospirillum brasilense* improves rice growth under salt stress by regulating the expression of key genes involved in salt stress response, abscisic acid signaling, and nutrient transport, among others. **Front. Agron.**, v. 5, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3389/fagro.2023.1216503>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/agronomy/articles/10.3389/fagro.2023.1216503/full>. Acesso em: 27 ago. 2025.

DONG, W.; SONG, Y. The significance of flavonoids in the process of biological nitrogen fixation. **Int. J. Mol. Sci.**, v. 21, n. 16, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms21165926>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/1422-0067/21/16/5926>. Acesso em: 01 jul. 2025.

DOS SANTOS LIMA FAGOTTI, D.; ABRANTES, J. L. F.; CERZINI, P. *et al.* Quorum sensing communication: *Bradyrhizobium*-*Azospirillum* interaction via N-acyl-homoserine lactones in the promotion of soybean symbiosis. **J. Basic Microbiol.**, v. 59, p. 38-53, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1002/jobm.201800324>. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/jobm.201800324>. Acesso em: 11 out. 2025.

DSMZ, 2025. Prokaryotic nomenclature up-to-date. Disponível em: <https://www.dsmz.de/bacterial-diversity/prokaryotic-nomenclature-up-to-date/prokaryotic-nomenclature-up-to-date.html>. Acesso em: 21 jun. 2025.

DU, M.; WANG, L.; EBRAHIMI, A. *et al.* Extracellular polymeric substances induced cell-surface interactions facilitate bacteria transport in saturated porous media. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v. 218, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2021.112291>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0147651321004024>. Acesso em: 14 out. 2025.

DUBOIS, M.; VAN DEN BROECK, L.; INZÉ, D. The pivotal role of ethylene in plant growth. **Trends in Plant Science**, v. 23, p. 311-323, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.01.003>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1360138518300153>. Acesso em: 26 ago. 2025.

ELÍAS, J. M.; GUERRERO-MOLINA, M. F.; MARTÍNEZ-ZAMORA, M. G. *et al.* Role of ethylene and related gene expression in the interaction between strawberry plants and the plant growth-promoting bacterium *Azospirillum brasilense*. **Plant Biology**, v. 20, p. 490-496, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1111/plb.12697>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/29350442/>. Acesso em: 09 jul. 2025.

ELMEIHY, R. M.; HEWEDY, O. A.; ALHUMAIDI, M. S. *et al.* Co-inoculation of *Trichoderma viride* with *Azospirillum brasilense* could suppress the development of *Harpophora maydis*-infected maize in Egypt. **Front. Plant Sci.**, v. 15, 2025. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1486607>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2024.1486607/full>. Acesso em: 18 set. 2025.

ETESAMI, H.; GLICK, B. R. Bacterial indole-3-acetic acid: A key regulator for plant growth, plant-microbe interactions, and agricultural adaptive resilience. **Microbiological Research**, v. 281, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2024.127602>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S094450132400003X>. Acesso em: 08 ago. 2025.

FERGUSON, A. D.; DEISENHOFER, J. TonB-dependent receptors – structural perspectives. **Biochim. Biophys. Acta – Biomembr.**, v. 1565, p. 318-332, 2002. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0005-2736\(02\)00578-3](https://doi.org/10.1016/S0005-2736(02)00578-3). Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12409204/>. Acesso em: 17 jul. 2025.

FISCHER, S. E.; MIGUEL, M. J.; MORI, G. B. Effect of root exudates on the exopolysaccharide composition and the lipopolysaccharide profile of *Azospirillum brasilense* Cd under saline stress. **FEMS Microbiology Letters**, v. 219, p. 53-62, 2003. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1097\(02\)01194-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1097(02)01194-1). Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12594023/>. Acesso em: 27 set. 2025.

FLORENCIO, C.; BORTOLETTO-SANTOS, R.; FAVARO, C. P. *et al.* Avanços na produção e formulação de inoculantes microbianos visando uma agricultura mais sustentável. **Química Nova**, v. 45, p. 1133-1145, 2022. Disponível em: <https://www.scielo.br/j/qn/a/y3NDqQZ3NRgXyStGvqfLKHS/?lang=pt>. Acesso em: 02 nov. 2025.

FOX, T. R.; COMERFORD, N. B.; MCFEE, W. W. Kinetics of phosphorus release from spodosols: effects of oxalate and formate. **Soil Sci. Soc. Am. J.**, v. 54, p. 1441-1447, 1990. Disponível em: <https://access.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.2136/sssaj1990.03615995005400050038x>. Acesso em: 06 jul. 2025.

FRÉBORTOVÁ, J.; FRÉBORT, I. Biochemical and structural aspects of cytokinin biosynthesis and degradation in bacteria. **Microorganisms**, v. 9, n. 1314, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3390/microorganisms9061314>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2076-2607/9/6/1314>. Acesso em: 16 ago. 2025.

FUKAMI, J.; ABRANTES, J. L. F.; DEL CERRO, P. *et al.* Revealing strategies of quorum sensing in *Azospirillum brasilense* strains Ab-V5 and Ab-V6. **Arch. Microbiol.**, v. 200, p. 47-56, 2018b. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00203-017-1422-x>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/28780591/>. Acesso em: 10 out. 2025.

FUKAMI, J.; CERZINI, P.; HUNGRIA, M. *Azospirillum*: benefits that go far beyond biological nitrogen fixation. **AMB Express**, v. 8, n. 73, 2018a. DOI: <https://doi.org/10.1186/s13568-018-0608-1>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1186/s13568-018-0608-1>. Acesso em: 27 jun. 2025.

FULCHIERI, M.; LUCANGELI, C.; BOTTINI, R. Inoculation with *Azospirillum lipoferum* affects growth and gibberellin status of corn seedling roots. **Plant and Cell Physiology**, v. 34, p. 1305-1309, 1993. DOI: <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a078554>. Disponível em: <https://academic.oup.com/pcp/article-abstract/34/8/1305/1813272?login=false>. Acesso em: 06 ago. 2025.

GALINDO, F. S.; PAGLIARI, P. H.; DA SILVA, E. C. *et al.* Co-Inoculation with *Azospirillum brasilense* and *Bradyrhizobium* sp. Enhances Nitrogen Uptake and Yield in Field-Grown Cowpea and Did Not Change N-Fertilizer Recovery. **Plants**, v. 11, n. 14, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants11141847>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2223-7747/11/14/1847>. Acesso em: 02 jul. 2025.

GANUSOVA, E. E.; BANERJEE, I.; SEATS, T.; ALEXANDRE, G. Indole-3-acetic acid (IAA) protects *Azospirillum brasilense* from indole-induced stress. **Appl. Environ. Microbiol.**, v. 91, e0238424, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1128/aem.02384-24>. Disponível em: <https://journals.asm.org/doi/10.1128/aem.02384-24>. Acesso em: 10 ago. 2025.

GAO, S.; CHU, C. Gibberellin metabolism and signaling: targets for improving agronomic performance of crops. **Plant and Cell Physiology**, v. 61, p. 1902-1911, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1093/pcp/pcaa104>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/32761079/>. Acesso em: 03 nov. 2025.

GAVILANES, F. Z.; ANDRADE, D. S.; ZUCARELI, C.; HORÁCIO, E. H. *et al.* Co-inoculation of *Anabaena cylindrica* with *Azospirillum brasilense* increases grain yield of maize hybrids. **Rhizosphere**, v. 15, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2020.100224>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S2452219820301361>. Acesso em: 24 jun. 2025.

GHOSH, S.; MONDAL, G.; CHAKRABORTY, S. *et al.* Geogenic perspectives on potassium dynamics and plant uptake: insights from natural and submerged conditions across different soil types with machine learning predictions. **Front. Soil Sci.**, v. 5, 2025. DOI: <https://doi.org/10.3389/fsoil.2025.1539477>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/soil-science/articles/10.3389/fsoil.2025.1539477/full>. Acesso em: 11 jul. 2025.

GIRI, B. R.; CHATTARAJ, S.; RATH, S. *et al.* Unveiling the molecular mechanism of *Azospirillum* in plant growth promotion. **Bacteria**, v. 4, n. 36, 2025. DOI: <https://doi.org/10.3390/bacteria4030036>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2674-1334/4/3/36>. Acesso em: 27 jun. 2025.

GROBELAK, A.; HILLER, J. Bacterial siderophores promote plant growth: screening of catechol and hydroxamate siderophores. **International Journal of Phytoremediation**, v. 19, p. 825-833, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1080/15226514.2017.1290581>. Disponível em: <https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/15226514.2017.1290581>. Acesso em: 02 set. 2025.

GUHRA, T.; STOLZE, K.; TOTSCHE, K. U. Pathways of biogenically excreted organic matter into soil aggregates. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 164, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108483>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0038071721003576>. Acesso em: 19 out. 2025.

GUREEVA, M. V.; GUREEV, A. P. Molecular mechanisms determining the role of bacteria from the genus *Azospirillum* in plant adaptation to damaging environmental factors. **Int. J. Mol. Sci.**, v. 24, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms24119122>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/37298073/>. Acesso em: 27 jun. 2025.

HAKIM, S.; NAQQASH, T.; NAWAZ, M. S. *et al.* Rhizosphere engineering with plant growth-promoting microorganisms for agriculture and ecological sustainability. **Front. Sustain. Food Syst.**, v. 5, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3389/fsufs.2021.617157>. Disponível em: <https://ui.adsabs.harvard.edu/abs/2021FrSFS...517157H/abstract>. Acesso em: 19 set. 2025.

HAN, T.; HUANG, J.; LIU, K. *et al.* Soil potassium regulation by changes in potassium balance and iron and aluminum oxides in paddy soils subjected to long-term fertilization regimes. **Soil and Tillage Research**, v. 214, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.still.2021.105168>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0167198721002415>. Acesso em: 11 jul. 2025.

HARTMANN, A. Quorum sensing *N*-acyl-homoserine lactone signal molecules of plant beneficial Gram-negative rhizobacteria support plant growth and resistance to pathogens. **Rhizosphere**, v. 16, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2020.100258>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S2452219820301701>. Acesso em: 06 out. 2025.

HARTMANN, A.; KLINK, S.; ROTHBALLER, M. Plant growth promotion and induction of systemic tolerance to drought and salt stress of plants by quorum sensing auto-inducers of the *N*-acyl-homoserine lactone type: recent developments. **Front. Plant Sci.**, v. 12, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.683546>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2021.683546/full>. Acesso em: 07 out. 2025.

HEDDEN, P. The current status of research on Gibberellin biosynthesis. **Plant and Cell Physiol.**, v. 61, n. 11, p. 1832-1849, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1093/pcp/pcaa092>. Disponível em: <https://academic.oup.com/pcp/article/61/11/1832/5870294?login=false>. Acesso em: 30 jul. 2025.

HERNAÁNDEZ-ESQUIVEL, A. A.; CASTRO-MERCADO, E.; VALENCIA-CANTERO, E. *et al.* Application of *Azospirillum brasilense* Lipopolysaccharides to promote early wheat plant growth and analysis of related biochemical responses. **Front. Sustain. Food Syst.**, v. 4, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.579976>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/sustainable-food-systems/articles/10.3389/fsufs.2020.579976/full>. Acesso em: 24 jun. 2025.

HOUSH, A. B.; POWELL, G.; SCOTT, S. *et al.* Functional mutants of *Azospirillum brasilense* elicit beneficial physiological and metabolic responses in *Zea mays* contributing to increased host iron assimilation. **The ISME Journal**, v. 15, p. 1505-1522, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41396-020-00866-x>. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/s41396-020-00866-x>. Acesso em: 26 jul. 2025.

HU, W.; WANG, X.; XU, Y.; WANG, X.; GUO, Z.; PAN, X.; DAI, S.; LUO, Y.; TENG, Y. Biological nitrogen fixation and the role of soil diazotroph niche breadth in representative terrestrial ecosystems. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 189, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2023.109261>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0038071723003231>. Acesso em: 28 jun. 2025.

HUERGO, L. F.; PEDROSA, F. O.; MÜLLER-SANTOS, M. *et al.* P_{II} signal transduction proteins: pivotal players in post-translational control of nitrogenase activity. **Microbiology**, v. 158, p. 176-190, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1099/mic.0.049783-0>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/22210804/>. Acesso em: 28 jun. 2025.

ILLMER, P.; SCHINNER, F. Solubilization of inorganic calcium phosphates-solubilization mechanisms. **Soil Biol. Biochem.**, v. 27, p. 257-263, 1995. DOI: [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(94\)00190-C](https://doi.org/10.1016/0038-0717(94)00190-C). Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/003807179400190C>. Acesso em: 06 jul. 2025.

ILYAS, N.; MUMTAZ, K.; AKHTAR, N. *et al.* Exopolysaccharides producing bacteria for the amelioration of drought stress in wheat. **Sustainability**, v. 12, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3390/su12218876>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2071-1050/12/21/8876>. Acesso em: 04 out. 2025.

IMRAN, A.; HAKIM, S.; TARIQ, M. *et al.* Diazotrophs for lowering nitrogen pollution crises: looking deep into the roots. **Front. Microbiol.**, v. 12, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.637815>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/microbiology/articles/10.3389/fmicb.2021.637815/full>. Acesso em: 01 jul. 2025.

IQBAL, N.; KHAN, N. A.; FERRANTE, A. *et al.* Ethylene role in plant growth, development and senescence: interaction with other phytohormones. **Front. Plant Sci.**, v. 8, n. 475, 2017.

DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00475>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2017.00475/full>. Acesso em: 23 jul. 2025.

JAYARAJ, J.; MUTHUKRISHNAN, S.; LIANG, G. H. Transfer of a plant chitinase gene into a nitrogen-fixing *Azospirillum* and study of its expression. **Can. J. Microbiol.**, v. 50, p. 509-13, 2004. DOI: <https://doi.org/10.1139/w04-039>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15381976/>. Acesso em: 22 set. 2025.

JIJÓN-MORENO, S.; BACA, B. E.; CASTRO-FERNÁNDEZ, D. C.; RAMÍREZ-MATA, A. TyrR is involved in the transcriptional regulation of biofilm formation and D-alanine catabolism in *Azospirillum brasilense* Sp7. **PLoS One**, v. 14, e0211904, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0211904>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/30763337/>. Acesso em: 22 out. 2025.

JÍMÉNEZ-ARIAS, D.; MORALES-SIERRA, S.; SILVA, P. *et al.* Encapsulation with natural polymers to improve the properties of biostimulants in agriculture. **Plants**, v. 12, n. 1, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants12010055>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2223-7747/12/1/55>. Acesso em: 03 nov. 2025.

JUNG, B. K.; KHAN, A. R.; HONG, S. J. *et al.* Quorum sensing activity of the plant growth-promoting rhizobacterium *Serratia glossinae* GS2 isolated from the sesame (*Sesamum indicum* L.) rhizosphere. **Annals of Microbiology**, v. 67, p. 623-632, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13213-017-1291-1>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s13213-017-1291-1>. Acesso em: 06 out. 2025.

JÚNIOR, C. D. C.; PIMENTA, A. S.; DE SOUZA, E. C. *et al.* Uso agrícola e florestal do biochar: estado da arte e futuras pesquisas. **Research Society and Development**, v. 11, n. 2, e55711225999, 2022. DOI: <https://doi.org/10.33448/rsd-v11i2.25999>. Disponível em: . Acesso em: 02 nov. 2025.

KAMLE, M.; BORAH, R.; BORA, H. *et al.* Systemic Acquired Resistance (SAR) and Induced Systemic Resistance (ISR): Role and Mechanism of Action Against Phytopathogens. In: Hesham, A. L.; Upadhyay, R.; Sharma, G.; Manoharachary, C.; Gupta, V. (eds). **Fungal Biotechnology and Bioengineering**. Fungal Biology. Springer, Cham, 2020. p. 457-470. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-030-41870-0_20. Disponível em: https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-030-41870-0_20. Acesso em: 11 set. 2025.

KAUR, N.; DEY, P. Bacterial exopolysaccharides as emerging bioactive macromolecules: from fundamentals to applications. **Research in Microbiology**, v. 174, n. 4, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2022.104024>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S092325082200105X>. Acesso em: 26 set. 2025.

KESWANI, C.; SINGH, S. P.; GARCÍA-ESTRADA, C. *et al.* Biosynthesis and beneficial effects of microbial gibberellins on crops for sustainable agriculture. **Journal of Applied Microbiology**, v. 132, p. 1597-1615, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1111/jam.15348>. Disponível em: <https://enviromicro-journals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/jam.15348>. Acesso em: 01 ago. 2025.

KHALIL, M. S. M.; HASSAN, M. H. A. R.; MAHMOUD, A. F.; MORSY, K. M. M. Involvement of secondary metabolites and extracellular lytic enzymes produced by plant growth promoting rhizobacteria in inhibiting the soilborne pathogens in Faba Bean Plants. **J. Trop. Plant Pests. Dis.**, v. 22, p. 100-108, 2022. DOI: <https://doi.org/10.23960/j.hptt.222100-108>. Disponível em: <https://jhpttropika.fp.unila.ac.id/index.php/jhpttropika/article/view/622>. Acesso em: 19 set. 2025.

KHAN, F.; SIDDIQUE, A. B.; SHABALA, S.; ZHOU, M.; ZHAO, C. Phosphorus plays key roles in regulating plants physiological responses to abiotic stresses. **Plants (Basel)**, v. 12, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants12152861>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2223-7747/12/15/2861>. Acesso em: 05 jul. 2025.

KHAN, S.; ALVI, A. F.; SAIFY, S.; IQBAL, N.; KHAN, N. A. The ethylene biosynthetic enzymes, 1-Aminocyclopropane-1-Carboxylate (ACC) Synthase (ACS) and ACC Oxidase (ACO): The less explored players in abiotic stress tolerance. **Biomolecules**, v. 14, n. 90, 2024. DOI: <https://doi.org/10.3390/biom14010090>. Disponível em: <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC10813531/>. Acesso em: 23 jul. 2025.

KOUR, D.; NEGI, R.; KHAN, S. S. *et al.* Microbes mediated induced systemic response in plants: a review. **Plant Stress**, v. 11, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.stress.2023.100334>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2667064X23002014>. Acesso em: 11 set. 2025.

KUCEY, R. M. N. Plant growth-altering effects of *Azospirillum brasilense* and *Bacillus C-11-25* on two wheat cultivars. **Journal of Applied Bacteriology**, v. 64, p. 187-196, 1988. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.1988.tb03375.x>. Disponível em: <https://enviromicro-journals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1365-2672.1988.tb03375.x>. Acesso em: 05 ago. 2025.

LADHA, J. K.; PEOPLES, M. B.; REDDY, P. M. *et al.* Biological nitrogen fixation and prospects for ecological intensification in cereal-based cropping systems. **Field Crops Research**, v. 283, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2022.108541>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378429022001125>. Acesso em: 02 jul. 2025.

LAMB, A. L. Breaking a pathogen's iron will: inhibiting siderophore production as an antimicrobial strategy. *Biochim. Biophys. Acta – Proteins Proteom.*, v. 1854, p. 1054-1070, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.bbapap.2015.05.001>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25970810/>. Acesso em: 15 jul. 2025.

LARSSON, D. G. J.; FLACH, C. F. Antibiotic resistance in the environment. **Nat. Rev. Microbiol.**, v. 20, p. 257-269, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41579-021-00649-x>. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/s41579-021-00649-x>. Acesso em: 05 set. 2025.

LEMANOWICZ, J.; BARTKOWIAK, A.; ZIELIŃSKA, A. *et al.* The effect of enzyme activity on carbon sequestration and the cycle of available macro- (P, K, Mg) and microelements (Zn, Cu) in phaeozems. **Agriculture**, v. 13, n. 172, 2023. DOI:

<https://doi.org/10.3390/agriculture13010172>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2077-0472/13/1/172>. Acesso em: 25 jun. 2025.

LI, K.; CHEN, W. H.; BRUNER, S. D. Microbial siderophore-based iron assimilation and therapeutic applications. **Biometals**, v. 29, p. 377-388, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10534-016-9935-3>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10534-016-9935-3>. Acesso em: 15 jul. 2025.

LI, Q.; SALEH-LAKHA, S.; GLICK, B. R. The effect of native and ACC deaminase-containing *Azospirillum brasilense* Cd1843 on the rooting of carnation cuttings. **Can. J. Microbiol.**, v. 51, p. 511-4, 2005. DOI: <https://doi.org/10.1139/w05-027>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16121231/>. Acesso em: 25 jul. 2025.

LIMTONG, S.; KOOWADJANAKUL, N. Yeasts from phylloplane and their capability to produce indole-3-acetic acid. **World J. Microbiol. Biotechnol.**, v. 28, p. 3323-3335, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11274-012-1144-9>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11274-012-1144-9>. Acesso em: 10 ago. 2025.

LOBO, L. L. B.; DE ANDRADE DA SILVA, M. S. R.; CASTELLANE, T. C. L. *et al.* Effect of indole-3-acetic acid on tomato plant growth. **Microorganisms**, v. 10, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3390/microorganisms10112212>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2076-2607/10/11/2212>. Acesso em: 14 ago. 2025.

LOWERY, R. G.; LUDDEN, P. W. Purification and properties of dinitrogenase reductase ADP-ribosyltransferase from the photosynthetic bacterium *Rhodospirillum rubrum*. **J. Biol. Chem.**, v. 263, p. 16714-16719, 1988. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(18\)37449-0](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(18)37449-0). Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0021925818374490>. Acesso em: 28 jun. 2025.

LUDUEÑA, L. M.; ANZUAY, M. S.; ANGELINI, J. G.; MCINTOSH, M. *et al.* Strain *Serratia* sp. S119: A potential biofertilizer for peanut and maize and a model bacterium to study phosphate solubilization mechanisms. **Applied Soil Ecology**, v. 126, p. 107-112, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.12.024>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0929139317309204>. Acesso em: 06 jul. 2025.

MABAGALA, F. S.; MNG'ONG'O, M. E. On the tropical soils; the influence of organic matter (OM) on phosphate bioavailability. **Saudi J. Biol. Sci.**, v. 29, n. 5, p. 3635-3641, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2022.02.056>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1319562X22001395>. Acesso em: 04 jul. 2025.

MANDAL, M.; CHATTERJEE, S.; MAJUMDAR, S. Outside the cell surface: encoding the role of exopolysaccharide producing rhizobacteria to boost the drought tolerance in plants. *In*: Roy, S.; Mathur, P.; Chakraborty, A. P.; Saha, S. P. (eds). **Plant Stress: Challenges and management in the new decade**. Advances in Science, Technology & Innovation. Springer, Cham, 2022. p. 295-310. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-030-95365-2_18. Disponível em: https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-030-95365-2_18. Acesso em: 30 set. 2025.

MANNING, D. A. C. Mineral sources of potassium for plant nutrition. A review. **Agronomy for Sustainable Development**, v. 30, p. 281-294, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1051/agro/2009023>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1051/agro/2009023>. Acesso em: 11 jul. 2025.

MANO, Y.; NEMOTO, K. The pathway of auxin biosynthesis in plants. **Journal of Experimental Botany**, v. 63, p. 2853-2872, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/ers091>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/22447967/>. Acesso em: 02 nov. 2025.

MANTER, D. K.; HAMM, A. K.; DEEL, H. L. Community structure and abundance of ACC deaminase containing bacteria in soils with 16S-PICRUSt2 inference or direct *acdS* gene sequencing. **Journal of Microbiological Methods**, v. 211, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.mimet.2023.106740>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S016770122300074X>. Acesso em: 23 jul. 2025.

MATSUMURA, E. E.; SECCO, V. A.; MOREIRA, R. S. *et al.* Composition and activity of endophytic bacterial communities in field-grown maize plants inoculated with *Azospirillum brasilense*. **Ann. Microbiol.**, v. 65, p. 2187-2200, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13213-015-1059-4>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s13213-015-1059-4>. Acesso em: 23 jun. 2025.

MÉNDEZ-GÓMEZ, M.; CASTRO-MERCADO, E.; LÓPEZ-BUCIO, J.; GARCÍA-PINEDA, E. *Azospirillum brasilense* Sp245 triggers cytokinin signaling in root tips and improves biomass accumulation in *Arabidopsis* through canonical cytokinin receptors. **Physiol. Mol. Biol. Plants**, v. 27, p. 1639-1649, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12298-021-01036-9>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s12298-021-01036-9>. Acesso em: 19 ago. 2025.

MENEZES-BLACKBURN, D.; PAREDES, C.; ZHANG, H. *et al.* Organic acids regulation of chemical-microbial phosphorus transformations in soils. **Environ. Sci. Technol.**, v. 50, p. 11521-11531, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1021/acs.est.6b03017>. Disponível em: <https://pubs.acs.org/doi/10.1021/acs.est.6b03017>. Acesso em: 08 jul. 2025.

MESSIAS, M.; DE BRITO FERREIRA, E. P.; DA SILVA, O. F. *et al.* Economic assessment of *Rhizobium tropici* and *Azospirillum brasilense* co-inoculation in common bean. **Agric. Res.**, v. 13, p. 216-224, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1007/s40003-023-00692-5>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s40003-023-00692-5>. Acesso em: 28 out. 2025.

MISHRA, N.; JIANG, C.; CHEN, L.; PAUL, A.; CHATTERJEE, A.; SHEN, G. Achieving abiotic stress tolerance in plants through antioxidative defense mechanisms. **Front. Plant Sci.**, v. 14, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1110622>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2023.1110622/full>. Acesso em: 13 set. 2025.

MORCILLO, R. J. L.; MANZANERA, M. The effects of plant-associated bacterial exopolysaccharides on plant abiotic stress tolerance. **Metabolites**, v. 11, n. 337, 2021. DOI:

<https://doi.org/10.3390/metabo11060337>. Disponível em:
<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/34074032/>. Acesso em: 01 out. 2025.

MOURE, V. R.; DANYAL, K.; YANG, Z. Y. *et al.* The nitrogenase regulatory enzyme dinitrogenase reductase ADP-ribosyltransferase (DraT) is activated by direct interaction with the signal transduction protein GlnB. **J. Bacteriol.**, v. 195, p. 279-86, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1128/jb.01517-12>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23144248/>. Acesso em: 28 jun. 2025.

MUHAMMAD, M. H.; IDRIS, A. L.; FAN, X. *et al.* Beyond risk: bacterial biofilms and their regulating approaches. **Front. Microbiol.**, v. 11, n. 928, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.00928>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/microbiology/articles/10.3389/fmicb.2020.00928/full>. Acesso em: 21 out. 2025.

MUS, F.; CROOK, M. B.; GARCIA, K. *et al.* Symbiotic Nitrogen Fixation and the challenges to its extension to nonlegumes. **Appl. Environ. Microbiol.**, v. 82, p. 3698-3710, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1128/AEM.01055-16>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/27084023/>. Acesso em: 02 jul. 2025.

MUSA, O. I.; AKANDE, S. A.; IJAH, U. J. J. *et al.* Biofilms communities in the soil: characteristic and interactions using mathematical model. **Research in Microbiology**, v. 175, n. 3, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2023.104149>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0923250823001249>. Acesso em: 14 out. 2025.

OLANIYAN, F. T.; ALORI, E. T.; ADEKIYA, A. O. *et al.* The use of soil microbial potassium solubilizers in potassium nutrient availability in soil and its dynamics. **Ann Microbiol.**, v. 72, n. 45, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1186/s13213-022-01701-8>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1186/s13213-022-01701-8>. Acesso em: 13 jul. 2025.

OMAR, M. N. A.; OSMAN, M. E. H.; KASIM, W. A.; ABD EL-DAIM, I. A. Improvement of salt tolerance mechanisms of barley cultivated under salt stress using *Azospirillum brasilense*. In: Ashraf, M.; Ozturk, M.; Athar, H. (eds). **Salinity and water stress**. Tasks for vegetation sciences. Springer, Dordrecht, 2009. p. 133-147. DOI: https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9065-3_15. Disponível em: https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4020-9065-3_15. Acesso em: 02 out. 2025.

OMER, A. M.; OSMAN, M. S.; BADAWEY, A. A. Inoculation with *Azospirillum brasilense* and/or *Pseudomonas geniculata* reinforces flax (*Linum usitatissimum*) growth by improving physiological activities under saline soil conditions. **Bot. Stud.**, v. 63, n. 15, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1186/s40529-022-00345-w>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1186/s40529-022-00345-w>. Acesso em: 27 jun. 2025.

OROZCO-MOSQUEDA, M. D. C.; GLICK, B. R.; SANTOYO, G. ACC deaminase in plant growth-promoting bacteria (PGPB): An efficient mechanism to counter salt stress in crops. **Microbiological Research**, v. 235, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126439>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/32097862/>. Acesso em: 23 jul. 2025.

PANDA, R.; DAS, M.; NAYAK, S. K. Estimation and optimization of exopolysaccharide production from rice rhizospheric soil and its interaction with soil carbon pools. **Rhizosphere**, v. 14, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2020.100206>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S245221982030118X>. Acesso em: 25 set. 2025.

PANG, F.; LI, Q.; SOLANKI, M. K. *et al.* Soil phosphorus transformation and plant uptake driven by phosphate-solubilizing microorganisms. **Front. Microbiol.**, v. 15, 2024. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1383813>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/microbiology/articles/10.3389/fmicb.2024.1383813/full>. Acesso em: 04 jul. 2025.

PANKIEVICZ, V. C. S.; IRVING, T. B.; MAIA, L. G. S. *et al.* Are we there yet? The long walk towards the development of efficient symbiotic associations between nitrogen-fixing bacteria and non-leguminous crops. **BMC Biol.**, v. 17, n. 99, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12915-019-0710-0>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1186/s12915-019-0710-0>. Acesso em: 01 jul. 2025.

PATTYN, J.; VAUGHAN-HIRSCH, J.; VAN DE POEL, B. The regulation of ethylene biosynthesis: a complex multilevel control circuitry. **New Phytologist**, v. 229, p. 770-782, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.16873>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/32790878/>. Acesso em: 25 ago. 2025 .

PEREIRA, N. C. M.; GALINDO, F. S.; GAZOLA, R. P. D. *et al.* Corn yield and phosphorus use efficiency response to phosphorus rates associated with plant growth promoting bacteria. **Front. Environ. Sci.**, v. 8, n. 40, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3389/fenvs.2020.00040>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/environmental-science/articles/10.3389/fenvs.2020.00040/full>. Acesso em: 09 jul. 2025.

PHAM, T. M.; BUI, X. D.; TRANG, L. V. K. *et al.* Isolation of indole-3-acetic acid-producing *Azospirillum brasilense* from Vietnamese wet rice: co-immobilization of isolate and microalgae as a sustainable biorefinery. **Journal of Biotechnology**, v. 349, p. 12-20, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2022.03.007>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0168165622000554>. Acesso em: 12 ago. 2025.

POWELL, A. E.; HEYL, A. The origin and early evolution of cytokinin signaling. **Front. Plant Sci.**, v. 14, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1142748>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2023.1142748/full>. Acesso em: 16 ago. 2025.

PRANDO, A. M.; BARBOSA, J. Z.; DE OLIVEIRA, A. B. *et al.* Benefits of soybean co-inoculation with *Bradyrhizobium* spp. and *Azospirillum brasilense*: large-scale validation with farmers in Brazil. **European Journal of Agronomy**, v. 155, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.eja.2024.127112>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1161030124000339>. Acesso em: 25 out. 2025.

PUJA, H.; MISLIN, G. L. A.; RIGOUIN, C. Engineering siderophore biosynthesis and regulation pathways to increase diversity and availability. **Biomolecules**, v. 13, n. 959, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/biom13060959>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2218-273X/13/6/959>. Acesso em: 15 jul. 2025.

QIU, D.; KE, M.; ZHANG, Q. *et al.* Response of microbial antibiotic resistance to pesticides: an emerging health threat. **Science of The Total Environment**, v. 850, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.158057>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0048969722051567>. Acesso em: 05 set. 2025.

RADIF, H. M.; HASSAN, S. S. Detection of hydrolytic enzymes produced by *Azospirillum brasilense* isolated from root soil. **World J. Exp. Biosci.**, v. 2, p. 36-40, 2014. Disponível em: <https://journals.uniscipub.com/Wjeb/article/view/28/24>. Acesso em: 20 set. 2025.

RAGEL, P.; RADDATZ, N.; LEIDI, E. O.; Quintero, F. J.; Pardo, J. M. Regulation of K⁺ nutrition in plants. **Front. Plant Sci.**, v. 10, n. 281, 2019. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00281>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2019.00281/full>. Acesso em: 11 jul. 2025.

RAGUET, P.; CADE-MENUN, B.; MOLLIER, A. *et al.* Mineralization and speciation of organic phosphorus in a sandy soil continuously cropped and phosphorus-fertilized for 28 years. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 178, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2022.108938>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0038071722003959>. Acesso em: 08 jul. 2025.

RAJAPITAMAHUNI, S.; LYOU, E. S.; KANG, B. R.; LEE, T. K. Microbial interaction-induced siderophore dynamics lead to phenotypic differentiation of *Staphylococcus aureus*. **Front. Cell. Infect. Microbiol.**, v. 13, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3389/fcimb.2023.1277176>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/cellular-and-infection-microbiology/articles/10.3389/fcimb.2023.1277176/full>. Acesso em: 19 jul. 2025.

RASHID, M. I.; MUJAWAR, L. H.; SHAHZAD, T. *et al.* Bacteria and fungi can contribute to nutrients bioavailability and aggregate formation in degraded soils. **Microbiological Research**, v. 183, p. 26-41, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2015.11.007>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0944501315300288>. Acesso em: 13 out. 2025.

RASPOR, M.; MOTYKA, V.; NINKOVIĆ, S. *et al.* Endogenous levels of cytokinins, indole-3-acetic acid and abscisic acid in *in vitro* grown potato: A contribution to potato hormonomics. **Sci. Rep.**, v. 10, n. 1, p. 3437-3443, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-020-60412-9>. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/s41598-020-60412-9>. Acesso em: 16 ago. 2025.

RENGANATHAN, P.; ASTORGA-ELÓ, M.; GAYSINA, L. A. *et al.* Nitrogen fixation by diazotrophs: a sustainable alternative to synthetic fertilizers in hydroponic cultivation.

Sustainability, v. 17, n. 13, 2025. DOI: <https://doi.org/10.3390/su17135922>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2071-1050/17/13/5922>. Acesso em: 28 jun. 2025.

RIBAUDO, C. M.; KRUMPHOLZ, E. M.; CASSÁN, F. D. *et al.* *Azospirillum* sp. promotes root hair development in tomato plants through a mechanism that involves ethylene. **J. Plant Growth Regul.**, v. 25, p. 175-185, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00344-005-0128-5>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00344-005-0128-5>. Acesso em: 26 ago. 2025.

RITONGA, F. N.; ZHOU, D.; ZHANG, Y. *et al.* The roles of Gibberellins in regulating leaf development. **Plants**, v. 12, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants12061243>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2223-7747/12/6/1243>. Acesso em: 01 nov. 2025.

RIVERA, D.; REVALE, S.; MOLINA, R. *et al.* Complete genome sequence of the model rhizosphere strain *Azospirillum brasilense* Az39, successfully applied in agriculture. **Genome Announcements**, v. 2, e00683-14, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1128/genomea.00683-14>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25059863/>. Acesso em: 21 jun. 2025.

RODRIGUES, I. C. **Caracterização de uma fosforribosidrolase do tipo lonely guy de *Azospirillum brasilense*, com uma possível ação na biossíntese de citocininas.** 2017. Dissertação (Mestrado em Ciências - Bioquímica) - Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2017. Disponível em: <https://acervodigital.ufpr.br/handle/1884/53033>. Acesso em: 09 jul. 2025.

ROMERO, A. M.; VEGA, D.; CORREA, O. S. *Azospirillum brasilense* mitigates water stress imposed by a vascular disease by increasing xylem vessel area and stem hydraulic conductivity in tomato. **Applied Soil Ecology**, v. 82, p. 38-43, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2014.05.010>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S092913931400167X>. Acesso em: 24 ago. 2025.

ROSA, P. A. L.; MORTINHO, E. S.; JALAL, A. *et al.* Inoculation with growth-promoting bacteria associated with the reduction of phosphate fertilization in sugarcane. **Front. Environ. Sci.**, v. 8, n. 32, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3389/fenvs.2020.00032>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/environmental-science/articles/10.3389/fenvs.2020.00032/full>. Acesso em: 27 jun. 2025.

RUSSO, A.; VETTORI, L.; FELICI, C.; FIASCHI, G.; MORINI, S.; TOFFANIN, A. Enhanced micropropagation response and biocontrol effect of *Azospirillum brasilense* Sp245 on *Prunus cerasifera* L. clone Mr.S 2/5 plants. **Journal of Biotechnology**, v. 134, p. 312-319, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2008.01.020>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0168165608000436>. Acesso em: 09 set. 2025.

SAARI, L. L.; TRIPLETT, E. W.; LUDDEN, P. W. Purification and properties of the activating enzyme for iron protein of nitrogenase from the photosynthetic bacterium *Rhodospirillum rubrum*. **J. Biol. Chem.**, v. 259, p. 15502-15508, 1984. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/6439722/>. Acesso em: 30 jun. 2025.

SADE, N.; DEL MAR RUBIO-WILHELMI, M.; UMNAJKITIKORN, K.; BLUMWALD, E. Stress-induced senescence and plant tolerance to abiotic stress. **J. Exp. Bot.**, v. 69, p. 845-853, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erx235>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/28992323/>. Acesso em: 24 jul. 2025.

SAH, S.; SINGH, R. Siderophore: structural and functional characterization – a comprehensive review. **Agriculture**, v. 61, n. 3, p. 97-114, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1515/agri-2015-0015>. Disponível em: <https://reference-global.com/article/10.1515/agri-2015-0015>. Acesso em: 15 jul. 2025.

SALAZAR-CEREZO, S.; MARTÍNEZ-MONTIEL, N.; GARCÍA-SÁNCHEZ, J. *et al.* Gibberellin biosynthesis and metabolism: a convergent route for plants, fungi and bacteria. **Microbiological Research**, v. 208, p. 85-98, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2018.01.010>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0944501317311266>. Acesso em: 30 jul. 2025.

SALOMON, M. J.; WATTS-WILLIAMS, S. J.; MCLAUGHLIN, M. J.; BÜCKING, H. *et al.* Establishing a quality management framework for commercial inoculants containing arbuscular mycorrhizal fungi. **IScience**, v. 25, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.isci.2022.104636>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2589004222009087>. Acesso em: 31 out. 2025.

SANTORO, V.; SCHIAVON, M.; CELI, L. Role of soil abiotic processes on phosphorus availability and plant responses with a focus on strigolactones in tomato plants. **Plant Soil**, v. 494, p. 1-49, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-023-06266-2>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11104-023-06266-2>. Acesso em: 05 jul. 2025.

SANTOS, F.; PEÑAFLORES, M. F. G. V.; PULIDO, H. *et al.* The plant growth-promoting rhizobacterium *Azospirillum brasilense* reduces symptoms and aphid population growth on wheat plants infected with barley yellow dwarf virus. **Proc. R. Soc. B.**, v. 292, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2024.2857>. Disponível em: <https://royalsocietypublishing.org/rspb/article/292/2041/20242857/104887/The-plant-growth-promoting-rhizobacterium>. Acesso em: 26 out. 2025.

SATTAR, A.; NAVEED, M.; ALI, M. *et al.* Perspectives of potassium solubilizing microbes in sustainable food production system: A review. **Applied Soil Ecology**, v. 133, p. 146-159, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.09.012>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0929139318308096>. Acesso em: 13 jul. 2025.

SCHINDELIN, H.; KISKER, C.; SCHLESSMAN, J. L.; HOWARD, J. B.; REES, D. C. Structure of ADP·AIF₄⁻-stabilized nitrogenase complex and its implications for signal transduction. **Nature**, v. 387, p. 370-376, 1997. DOI: <https://doi.org/10.1038/387370a0>. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/387370a0>. Acesso em: 30 jun. 2025.

SCUDELETTI, D.; CRUSCIOL, C. A. C.; MOMESSO, L.; BOSSOLANI, J. W. *et al.* Inoculation with *Azospirillum brasilense* as a strategy to enhance sugarcane biomass

production and bioenergy potential. **European Journal of Agronomy**, v. 144, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.eja.2023.126749>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1161030123000175>. Acesso em: 28 out. 2025.

SETIAWATI, T. C.; MUTMAINNAH, L. Solubilization of potassium containing mineral by microorganisms from sugarcane rhizosphere. **Agriculture and Agricultural Science Procedia**, v. 9, p. 108-117, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.aaspro.2016.02.134>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2210784316301346>. Acesso em: 14 jul. 2025.

SHARIATMADARI, M. H.; PARSA, M.; NEZAMI, A.; KAFI, M. Effects of hormonal priming with gibberellic acid on emergence, growth and yield of chickpea under drought stress. **Bioscience Research**, v. 14, p. 34-41, 2017. Disponível em: [chrome-extension://efaidnbmnnnibpcajpcglclefindmkaj/https://www.isisn.org/BR-14-2017/34-41-14\(1\)2017BR-1404.pdf](https://www.isisn.org/BR-14-2017/34-41-14(1)2017BR-1404.pdf). Acesso em: 04 ago. 2025.

SHELUD'KO, A.; VOLOKHINA, I.; MOKEEV, D. et al. Multilevel analysis of *Azospirillum* biofilms and cystlike forms and characterization of their possible role in wheat drought tolerance. **Rhizosphere**, v. 33, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2025.101029>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S245221982500014X>. Acesso em: 21 out. 2025.

SINGH, K.; CHANDRA, R.; PURCHASE, D. Unraveling the secrets of rhizobacteria signaling in rhizosphere. **Rhizosphere**, v. 21, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2022.100484>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S2452219822000143>. Acesso em: 09 out. 2025.

SINGH, S.; CHANOTIYA, C. S.; SINGH, A.; VAJPAYEE, P.; KALRA, A. Role of ACC-deaminase synthesizing *Trichoderma harzianum* and plant growth-promoting bacteria in reducing salt-stress in *Ocimum sanctum*. **Physiol. Mol. Biol. Plants**, v. 29, p. 815-828, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12298-023-01328-2>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/37520812/>. Acesso em: 25 jul. 2025.

SOLANKI, M. K.; JOSHI, N. C.; SINGH, P. K. et al. From concept to reality: Transforming agriculture through innovative rhizosphere engineering for plant health and productivity. **Microbiol. Res.**, v. 279, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2023.127553>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0944501323002550>. Acesso em: 24 jun. 2025.

SOMERS, E.; PTACEK, D.; GYSEGOM, P. et al. *Azospirillum brasilense* produces the auxin-like phenylacetic acid by using the key enzyme for indole-3-acetic acid biosynthesis. **Appl. Environ. Microbiol.**, v. 71, p. 1803-1810, 2005. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15812004/>. Acesso em: 04 set. 2025.

SOUMARE, A.; DIEDHIYOU, A. G.; THUITA, M. et al. Exploiting biological nitrogen fixation: A route towards a sustainable agriculture. **Plants**, v. 9, 2020. DOI:

<https://doi.org/10.3390/plants9081011>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2223-7747/9/8/1011>. Acesso em: 01 jul. 2025.

SPAEPEN, S.; BOSSUYT, S.; ENGELEN, K. *et al.* Phenotypical and molecular responses of *Arabidopsis thaliana* roots as a result of Inoculation with the auxin-producing bacterium *Azospirillum brasilense*. **New Phytologist**, v. 201, p. 850-861, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.12590>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24219779/>. Acesso em: 24 jun. 2025.

SRITONGON, N.; BOONLUE, S.; MONGKOLTHANARUK, W. *et al.* The combination of multiple plant growth promotion and hydrolytic enzyme producing rhizobacteria and their effect on Jerusalem artichoke growth improvement. **Sci. Rep.**, v. 13, n. 5917, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-023-33099-x>. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/s41598-023-33099-x>. Acesso em: 21 set. 2025.

STRZELCZYK, E.; KAMPERT, M.; LI, C. Y. Cytokinin-like substances and ethylene production by *Azospirillum* in media with different carbon sources. **Microbiological Research**, v. 149, p. 55-60, 1994. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0944-5013\(11\)80136-9](https://doi.org/10.1016/S0944-5013(11)80136-9). Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0944501311801369>. Acesso em: 25 ago. 2025.

SUBRAMONI, S.; VENTURI, V. LuxR-family ‘solos’: bachelor sensors/regulators of signalling molecules. **Microbiology**, v. 155, n. 5, p. 1377-1385, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1099/mic.0.026849-0>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19383698/>. Acesso em: 11 out. 2025.

SUN, W.; SHAHRAJABIAN, M. H.; WANG, N. A study of the different strains of the genus *Azospirillum* spp. on increasing productivity and stress resilience in plants. **Plants (Basel)**, v. 14, n. 2, 2025. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants14020267>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2223-7747/14/2/267>. Acesso em: 21 jun. 2025.

TANG, J.; LI, Y.; ZHANG, L. *et al.* Biosynthetic pathways and functions of indole-3-acetic acid in microorganisms. **Microorganisms**, v. 11, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/microorganisms11082077>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2076-2607/11/8/2077>. Acesso em: 08 ago. 2025.

TARRAND, J. J.; KRIEG, N. R.; DOBEREINER, J. A taxonomic study of the *Spirillum lipoferum* group, with descriptions of a new genus, *Azospirillum* gen. nov. and two species, *Azospirillum lipoferum* (Reijerinckia) comb., nov. and *Azospirillum brasilense* sp. nov. **Can. J. Microbiol.**, v. 24, p. 967-980, 1978. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/356945/>. Acesso em: 21 jun. 2025.

TELLES, T. S.; NOGUEIRA, M. A.; HUNGRIA, M. Economic value of biological nitrogen fixation in soybean crops in Brazil. **Environmental Technology and Innovation**, v. 31, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.eti.2023.103158>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2352186423001542>. Acesso em: 27 out. 2025.

THOMAS, J.; KIM, H. R.; RAHMATALLAH, Y. *et al.* RNA-seq reveals differentially expressed genes in rice (*Oryza sativa*) roots during interactions with plant-growth promoting bacteria, *Azospirillum brasilense*. **PLoS ONE**, v. 14, e0217309, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0217309>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/31120967/>. Acesso em: 03 jul. 2025.

TIEN, T. M.; GASKINS, M. H.; HUBBELL, D. H. Plant growth substances produced by *Azospirillum brasilense* and their effect on the growth of pearl millet (*Pennisetum americanum* L.). **Appl. Environ. Microbiol.**, v. 37, p. 1016-1024, 1979. DOI: <https://doi.org/10.1128/aem.37.5.1016-1024.1979>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16345372/>. Acesso em: 12 ago. 2025.

TILLMANN, M.; TANG, Q.; GARDNER, G.; COHEN, J. D. Complexity of the auxin biosynthetic network in Arabidopsis hypocotyls is revealed by multiple stable-labeled precursors. **Phytochemistry**, v. 200, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2022.113219>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0031942222001352>. Acesso em: 09 ago. 2025.

TIMOFEEVA, A. M.; GALYAMOVA, M. R.; SEDYKH, S. E. Bacterial siderophores: classification, biosynthesis, perspectives of use in agriculture. **Plants**, v. 11, 2022a. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants11223065>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2223-7747/11/22/3065>. Acesso em: 19 jul. 2025.

TIMOFEEVA, A.; GALYAMOVA, M.; SEDYKH, S. Prospects for using phosphate-solubilizing microorganisms as natural fertilizers in agriculture. **Plants (Basel)**, v. 11, 2022b. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants11162119>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2223-7747/11/16/2119>. Acesso em: 08 jul. 2025.

TOKLIKISHVILI, N.; DANDURISHVILI, N.; VAINSTEIN, A. *et al.* Inhibitory effect of ACC deaminase-producing bacteria on crown gall formation in tomato plants infected by *Agrobacterium tumefaciens* or *A. vitis*. **Plant Pathology**, v. 59, p. 1023-1030, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2010.02326.x>. Disponível em: <https://bsppjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-3059.2010.02326.x>. Acesso em: 22 out. 2025.

TORABIAN, S.; FARHANGI-ABRIZ, S.; QIN, R. *et al.* Potassium: a vital macronutrient in potato production - A review. **Agronomy**, v. 11, n. 543, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy11030543>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2073-4395/11/3/543>. Acesso em: 11 jul. 2025.

TORTORA, M. L.; DÍAZ-RICCI, J. C.; PEDRAZA, R. O. *Azospirillum brasilense* siderophores with antifungal activity against *Colletotrichum acutatum*. **Arch. Microbiol.**, v. 193, p. 275-286, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00203-010-0672-7>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21234749/>. Acesso em: 20 jul. 2025.

URREA-VALENCIA, S.; ETTO, R. M.; TAKAHASHI, W. Y. *et al.* Detection of *Azospirillum brasilense* by qPCR throughout a maize field trial. **Applied Soil Ecology**, v. 160, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2020.103849>. Disponível em:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0929139320307782>. Acesso em: 23 jun. 2025.

VAN DE POEL, B.; VAN DER STRAETEN, D. 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) in plants: more than just the precursor of ethylene! **Front. Plant Sci.**, v. 5, n. 640, 2014. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00640>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2014.00640/full>. Acesso em: 11 set. 2025.

VERMA, P.; YADAV, A. N.; KHANNAM, K. S. *et al.* Potassium-solubilizing microbes: diversity, distribution, and role in plant growth promotion. *In*: Panpatte, D.; Jhala, Y.; Vyas, R.; Shelat, H. (eds). **Microorganisms for green revolution. Microorganisms for Sustainability**. Springer, Singapore, 2017. p. 125-149. DOI: https://doi.org/10.1007/978-981-10-6241-4_7. Disponível em: https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-981-10-6241-4_7. Acesso em: 13 jul. 2025.

VIEJOBUENO, J.; ALBORNOZ, P. L.; CAMACHO, M. *et al.* Protection of strawberry plants against charcoal rot disease (*Macrophomina phaseolina*) induced by *Azospirillum brasilense*. **Agronomy**, v. 11, n. 195, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy11020195>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2073-4395/11/2/195>. Acesso em: 10 out. 2025.

VIRUEGA-GÓNGORA, V. I.; ACATITLA-JÁCOME, I. S.; REYES-CARMONA, S. R. *et al.* Spatio-temporal formation of biofilms and extracellular matrix analysis in *Azospirillum brasilense*. **FEMS Microbiology Letters**, v. 367, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1093/femsle/fnaa037>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/32105306/>. Acesso em: 22 out. 2025.

VISHAL, B.; KUMAR, P. P. Regulation of seed germination and abiotic stresses by Gibberellins and Abscisic Acid. **Front. Plant Sci.**, v. 9, n. 838, 2018. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00838>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2018.00838/full>. Acesso em: 02 ago. 2025.

VOLFSON, V.; FIBACH-PALDI, S.; PAULUCCI, N. S. *et al.* Phenotypic variation in *Azospirillum brasilense* Sp7 does not influence plant growth promotion effects. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 67, p. 255-262, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.09.008>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S003807171300309X>. Acesso em: 27 set. 2025.

WANG, D.; XU, A.; ELMERICH, C. *et al.* Biofilm formation enables free-living nitrogen-fixing rhizobacteria to fix nitrogen under aerobic conditions. **The ISME Journal**, v. 11, p. 1602-1613, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1038/ismej.2017.30>. Disponível em: . Acesso em: 22 out. 2025.

WANG, H.; LIU, R.; YOU, M. P. *et al.* Pathogen biocontrol using plant growth-promoting bacteria (PGPR): Role of bacterial diversity. **Microorganisms**, v. 9, n. 1988, 2021b. DOI: <https://doi.org/10.3390/microorganisms9091988>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2076-2607/9/9/1988>. Acesso em: 02 set. 2025.

WANG, Y.; MOSTAFA, S.; ZENG, W.; JIN, B.; Function and mechanism of Jasmonic Acid in plant responses to abiotic and biotic stresses. **Int. J. Mol. Sci.**, v. 22, 2021a. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms22168568>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/34445272/>. Acesso em: 03 ago. 2025.

WIESENBAUER, J.; GORKA, S.; JENAB, K.; SCHUSTER, R. *et al.* Preferential use of organic acids over sugars by soil microbes in simulated root exudation. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 203, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2025.109738>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0038071725000306>. Acesso em: 24 jun. 2025.

WIGGINS, G.; THOMAS, J.; RAHMATALLAH, Y. *et al.* Common gene expression patterns are observed in rice roots during associations with plant growth-promoting bacteria, *Herbaspirillum seropedicae* and *Azospirillum brasilense*. **Sci. Rep.**, v. 12, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-022-12285-3>. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/s41598-022-12285-3>. Acesso em: 23 jun. 2025.

WILSON, B. R.; BOGDAN, A. R.; MIYAZAWA, M. *et al.* Siderophores in iron metabolism: from mechanism to therapy potential. **Trends Mol. Med.**, v. 22, p. 1077-1090, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.molmed.2016.10.005>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/27825668/>. Acesso em: 15 jul. 2025.

WU, W.; DU, K.; KANG, X. *et al.* The diverse roles of cytokinins in regulating leaf development. **Hortic. Res.**, v. 8, n. 118, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41438-021-00558-3>. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/s41438-021-00558-3>. Acesso em: 17 ago. 2025.

XIONG, W.; WANG, Y.; GUO, Y. *et al.* Transcriptional and metabolic responses of maize shoots to long-term potassium deficiency. **Front. Plant Sci.**, v. 13, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.922581>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2022.922581/full>. Acesso em: 14 jul. 2025.

XU, X.; DU, X.; WANG, F. *et al.* Effects of potassium levels on plant growth, accumulation and distribution of carbon, and nitrate metabolism in apple dwarf rootstock seedlings. **Front. Plant Sci.**, v. 11, n. 904, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00904>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2020.00904/full>. Acesso em: 11 jul. 2025.

YASUDA, M.; ISAWA, T.; SHINOZAKI, S. *et al.* Effects of colonization of a bacterial endophyte, *Azospirillum* sp. B510, on disease resistance in rice. **Biosci. Biotechnol. Biochem.**, v. 73, p. 2595-2599, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1271/bbb.90402>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19966496/>. Acesso em: 17 set. 2025.

ZAHEER, M. S.; ALI, H. H.; IQBAL, M. A. *et al.* Cytokinin production by *Azospirillum brasilense* contributes to increase in growth, yield, antioxidante, and physiological systems of wheat (*Triticum aestivum* L.). **Front. Microbiol.**, v. 13, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.886041>. Disponível em:

<https://www.frontiersin.org/journals/microbiology/articles/10.3389/fmicb.2022.886041/full>. Acesso em: 19 ago. 2025.

ZAHRA, N.; HAFEEZ, M. B.; GHAFAR, A. *et al.* Plant photosynthesis under heat stress: effects and management. **Environmental and Experimental Botany**, v. 206, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.105178>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0098847222004002>. Acesso em: 21 ago. 2025.

ZANDI, P.; SCHNUG, E. Reactive oxygen species, antioxidant responses and implications from a microbial modulation perspective. **Biology (Basel)**, v. 11, n. 2, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3390/biology11020155>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2079-7737/11/2/155>. Acesso em: 13 set. 2025.

ZBORALSKI, A.; FILION, M. Genetic factors involved in rhizosphere colonization by phytobeneficial *Pseudomonas* spp. **Computational and Structural Biotechnology Journal**, v. 18, p. 3539-3554, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.csbj.2020.11.025>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S200103702030492X>. Acesso em: 24 jun. 2025.

ZHAO, H.; SUN, N.; HUANG, L. *et al.* *Azospirillum brasilense* activates peroxidase-mediated cell wall modification to inhibit root cell elongation. **IScience**, v. 26, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.isci.2023.107144>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S258900422301221X>. Acesso em: 29 jul. 2025.

ZHENG, F.; LIU, X.; DING, W. *et al.* Positive effects of crop rotation on soil aggregation and associated organic carbon are mainly controlled by climate and initial soil carbon content. A meta-analysis. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 355, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agee.2023.108600>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0167880923002591>. Acesso em: 15 out. 2025.

ZHENG, M.; ZHOU, Z.; LUO, Y. *et al.* Global pattern and controls of biological nitrogen fixation under nutrient enrichment: a meta-analysis. **Global Change Biology**, v. 25, n. 9, p. 3018-3030, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.14705>. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/gcb.14705>. Acesso em: 28 jun. 2025.

ZHENG, S.; BAWAZIR, M.; DHALL, A. *et al.* Implication of surface properties, bacterial motility, and hydrodynamic conditions on bacterial surface sensing and their initial adhesion. **Front. Bioeng. Biotechnol.**, v. 9, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3389/fbioe.2021.643722>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/bioengineering-and-biotechnology/articles/10.3389/fbioe.2021.643722/full>. Acesso em: 18 out. 2025.

CAPÍTULO 2

INOCULAÇÃO COM *Azospirillum brasilense* APLICADO EM SOLOS DO CERRADO MODIFICA ATRIBUTOS BIOQUÍMICOS E DE FERTILIDADE E AUMENTA A NUTRIÇÃO E PRODUTIVIDADE DO SORGO

Resumo: O sorgo (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) é um dos principais cereais cultivados no mundo, especialmente na Ásia e na África. Com o aumento da população mundial e projeções para atingir 9,8 bilhões de pessoas até 2050, a cultura do sorgo se destaca contra a insegurança alimentar e mudanças climáticas, particularmente pela maior resiliência à seca e elevado valor nutricional. No entanto, o modelo de produção baseado em práticas agrícolas convencionais e uso intensivo de fertilizantes e pesticidas conduz ao feedback negativo da perda de biodiversidade e serviços ecossistêmicos. Por outro lado, o emprego de rizobactérias promotoras do crescimento de plantas (RPCP) é uma alternativa ao uso sistemático de insumos sintéticos ou minerados, e pode compor práticas conservacionistas que garantem manutenção ou ganho de produtividade de forma mais sustentável. O uso da RPCP *Azospirillum brasilense* tem o potencial de melhorar o ambiente solo nas condições de solos tropicais intemperizados, com impacto também na bioquímica do solo. Nesse contexto, dois experimentos foram conduzidos com o sorgo granífero a campo em dois LATOSSOLOS VERMELHOS (um de textura média e outro argilosa) no bioma Cerrado brasileiro. Em cada um dos solos, dois tratamentos foram estabelecidos: (i) aplicação do isolado microbiano *A. brasilense* cepa CCT-7831 e (ii) tratamento controle. O delineamento foi em blocos casualizados, com seis repetições. Durante o estágio de florescimento do sorgo, amostras de solos associadas às raízes foram coletadas para análise do perfil metabólico e de fertilidade, e ao final do ciclo produtivo foram coletados os pendões para avaliação da produtividade da cultura. A biomassa e bioquímica microbiana foram mensuradas pela respiração microbiana do solo (RMS), carbono da biomassa microbiana (CBM), quociente metabólico (qCO_2), atividade das enzimas arilsulfatase, β -glicosidase, fosfatase ácida, e da hidrólise do diacetato de fluoresceína (FDA). O Latossolo Vermelho argiloso apresentou maior atividade enzimática. No entanto, em ambos os solos, a inoculação de *A. brasilense* não induziu respostas significativas para os parâmetros microbianos do solo e de fertilidade. Por outro lado, observou-se maior produtividade do sorgo na aplicação do isolado de *A. brasilense* em Latossolo Vermelho de textura argilosa. Dessa forma, apesar de não se detectar a causa da maior produtividade, o isolado de *A. brasilense* CCT-7831 promoveu rendimento superior no solo argiloso. Essas informações indicam a necessidade de aprofundamento na investigação das complexas associações microrganismo-planta no microbioma do solo, objetivando o uso de inoculantes microbianos para uma agricultura mais sustentável, com menor impacto ao ambiente pela redução do uso de insumos sintéticos ou minerados.

Palavras-chave: Insegurança alimentar, Mudanças climáticas, RPCP, *A. brasilense*, Inoculantes comerciais.

Abstract: Sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) is one of the major cereal crops cultivated worldwide, particularly in Asia and Africa. With the global population projected to reach 9.8 billion by 2050, sorghum has become a strategic crop for addressing food insecurity and climate change due to its strong drought tolerance and high nutritional value. However, the production model based on conventional agricultural practices and the intensive use of fertilizers and pesticides leads to the negative feedback of biodiversity loss and the degradation of ecosystem services. *Plant growth-promoting rhizobacteria* (PGPR) offer a sustainable alternative to the routine use of synthetic or mined fertilizers, supporting conservation-oriented management practices capable of maintaining or improving crop productivity. Among these microorganisms, *Azospirillum brasilense* has shown particular promise for enhancing soil conditions in highly weathered tropical soils and influencing key biochemical processes. To investigate these effects, two field experiments were conducted with grain sorghum in two Red Oxisols of contrasting textures (medium and clayey) in the Brazilian Cerrado biome. Each soil received two treatments: (i) inoculation with *A. brasilense* strain CCT-7831 and (ii) a non-inoculated control. The experiments followed a randomized complete block design with six replicates. During the flowering stage, rhizosphere soil samples were collected for metabolic profiling and fertility analyses, and at the end of the crop cycle, panicles were harvested for yield assessment. Microbial biomass and biochemical activity were quantified through soil microbial respiration (SMR), microbial biomass carbon (MBC), metabolic quotient (qCO_2), and the activities of arylsulfatase, β -glucosidase, acid phosphatase, and fluorescein diacetate (FDA) hydrolytic activity. The clayey Red Oxisol displayed higher overall enzymatic activity. In both soils, however, inoculation with *A. brasilense* did not produce significant changes in microbial or fertility parameters. Nevertheless, sorghum yield increased in the clayey Red Oxisol following inoculation. Although the mechanisms driving this response remain unclear, the CCT-7831 isolate enhanced crop productivity under clay-rich soil conditions. These findings reinforce the need for further investigation into microorganism–plant interactions within the soil microbiome to optimize the use of microbial inoculants in sustainable agriculture and reduce environmental impacts associated with dependence on synthetic or mined inputs.

Keywords: food insecurity, climate change, PGPR, *A. brasilense*, microbial inoculants.

1 INTRODUÇÃO

Um dos maiores desafios da sociedade humana é garantir a segurança alimentar de forma sustentável em um cenário de crescimento demográfico, marcado por impactos antropogênicos no clima (Fagbemi *et al.*, 2023; Mirzabaev *et al.*, 2023), na perda de biodiversidade e uso intensivo dos solos (Springmann *et al.*, 2018). A produção de alimentos deve crescer para atender 9,8 bilhões de pessoas em 2050 (Kopittke *et al.*, 2019). Com o aumento da população mundial, a crescente demanda por fontes de fibras, biocombustíveis e alimentos tem levado a enorme pressão e esgotamento dos recursos naturais, com a redução do potencial produtivo e menor disponibilidade de terras agricultáveis. Atividades como desmatamento, mineração, conversão de áreas naturais para agricultura e pecuária, são impulsionadores chave da perda de fertilidade natural dos solos (Mgelwa *et al.*, 2025), bem como, relacionado às mudanças climáticas caracterizado pelo incremento na concentração atmosférica de gases de efeito estufa (GEE) (Huo & Peng, 2023; Shivanna, 2022; Chowdhuri & Pal, 2025).

Neste cenário, o Cerrado brasileiro ocupa posição de destaque como uma das últimas fronteiras responsável por uma parcela significativa da produção mundial de grãos (Da Silva *et al.*, 2024; Da Conceição Bispo *et al.*, 2024). O bioma Cerrado foi profundamente marcado por transformações e desafios agronômicos e edafoclimáticos que o moldaram como importante polo global da produção de alimentos (Salatino & Faria Salatino, 2023). Considerado um hotspot de biodiversidade devido sua ampla diversidade fitofisionômica e elevada heterogeneidade espacial compõe um mosaico de formações campestres, arbustivas e arbóreas (Rodrigues *et al.*, 2022) na presença de solos ácidos com baixa fertilidade natural e elevada saturação por alumínio (De Oliveira *et al.*, 2023). Esses atributos edáficos, associados a práticas convencionais de manejo, podem intensificar a perda de fertilidade, elevando os riscos de compactação e erosão (Gomes *et al.*, 2019). Um importante ponto de discussão que tem sido negligenciado é o papel crucial dos solos para o fornecimento de alimentos e matérias-primas, considerado base essencial para a segurança alimentar (Rojas *et al.*, 2016).

Diversos estudos destacam a importância na adoção de práticas de manejo sustentáveis, como plantio direto e manejo do microbioma reportados como mecanismos chave do funcionamento e saúde dos solos (Tópa *et al.*, 2025). Nesse contexto, as rizobactérias promotoras do crescimento de plantas (PGPR) têm emergido como alternativa sustentável ao uso sistemático de fertilizantes químicos e pesticidas pelo efeito sinérgico que exercem ao potencializar o desenvolvimento vegetal sob condições desafiadoras dos solos tropicais (De

Andrade *et al.*, 2023; Khoso *et al.*, 2024; Basu *et al.*, 2021). Vários trabalhos enfatizam a eficácia de inoculantes microbianos, como *Azospirillum brasilense*, sendo fortemente condicionado por propriedades físico-químicas e biológicas do solo, como textura, conteúdo de argila, MOS (Vinhal-Freitas *et al.*, 2017), o que irá determinar sua sobrevivência, colonização e expressão funcional na rizosfera (Bashan *et al.*, 1995). Por exemplo, a literatura aponta que respostas a inoculações com RPCP podem variar substancialmente a depender do tipo de solo, o que reflete em diferenças no modo de adsorção bacteriana, competição por nicho ecológico e na dinâmica de nutrientes essenciais (Sun *et al.*, 2026). Fatores estes que merecem investigação no contexto dos diferentes tipos de solos no Cerrado brasileiro como meta para maximizar os benefícios agrônômicos e ecológicos desses bioinsumos.

Diante disso, o sorgo (*Sorghum bicolor* (L.) Moench), pertencente à família Poaceae, destaca-se como um dos cereais mais cultivados do mundo (Khalifa & Eltahir, 2023; Espitia-Hernández *et al.*, 2022), além de exercer papel preponderante contra a insegurança alimentar e nutricional, servindo como alimento básico em países em desenvolvimento no Sul da Ásia e da África (Liaquat *et al.*, 2024). O sorgo possui alto valor energético, rico em fibras, proteínas, carboidratos, não contém glúten, sendo usado na produção de ração, forragem e biomassa (biocombustíveis) (Hossain *et al.*, 2022; Mareya *et al.*, 2019).

A cultura do sorgo é caracterizada por apresentar maior tolerância ao estresse hídrico e salino, desenvolvendo-se sob condições de elevada temperatura (Zheng *et al.*, 2023), com adaptação a regiões de clima tropical semiárido e temperado seco (Griebel *et al.*, 2019; Khaton *et al.*, 2016), além de maior eficiência no uso de N e produção de biomassa (Tu *et al.*, 2023). Portanto, a biomassa celulósica do sorgo é usada como fonte para a geração de bioenergia (Mullet *et al.*, 2014), em comparação a outras culturas devido ao melhor balanço energético, cujo destino é a produção de etanol de primeira e segunda geração (Tang *et al.*, 2018). Programas de melhoramento genético com a cultura do sorgo tem possibilitado o lançamento de cultivares melhoradas, que aliado ao manejo sustentável e uso eficiente de insumos agrícolas pode proporcionar maior produtividade e tolerância a estressores ambientais, como aumento na produção de bioenergia (Liu *et al.*, 2024).

A adoção de práticas de manejo mais sustentáveis e que estimulem a produtividade dos agroecossistemas é imprescindível (Sharma *et al.*, 2024a; De Corato *et al.*, 2024; Meier *et al.*, 2015). Desse modo, o sinergismo caracterizado pelo uso de inóculos microbianos na agricultura associados à gestão eficiente dos recursos do solo é fundamental para o estabelecimento de sistemas agrícolas mais resilientes, produtivos e sustentáveis, alinhado à redução na

dependência de insumos sintéticos e estabilização de carbono orgânico do solo (Kiprotich *et al.*, 2025). Dentre eles, os microrganismos promotores do crescimento de plantas (MPCP), constituídos por grupos específicos de bactérias e fungos, interagem e influenciam o metabolismo vegetal, participando de processos regulatórios de micorrizas arbusculares (MA) (Barbosa *et al.*, 2022; Alves *et al.*, 2021), competição e adaptação microbiana na rizosfera (Li *et al.*, 2021a; Pérez-de-Luque *et al.*, 2017), modulação da expressão gênica e comunicação celular via quorum sensing (QS) (Rodríguez *et al.*, 2020).

O emprego de *A. brasilense* é devidamente reconhecido por seus múltiplos mecanismos aliados a uma produção mais sustentável e ecologicamente correta, com menor impacto ambiental, ganhos em produtividade e redução dos custos de produção (Scudeletti *et al.*, 2023; Gureeva & Gureev, 2023). Diversos são os benefícios da associação de *A. brasilense* com a planta hospedeira, como fixação biológica de N (FBN) (Guo *et al.*, 2023), solubilização de fósforo e potássio (Brucker *et al.*, 2020; Nath *et al.*, 2017), tolerância a estresses abióticos e bióticos (Koza *et al.*, 2022) e aumento da resistência sistêmica induzida (ISR) em plantas (Yu *et al.*, 2022). No entanto, a compreensão dos mecanismos que modulam as complexas interações dos microrganismos no sistema solo-planta é insuficiente para se propor práticas agrícolas sustentáveis.

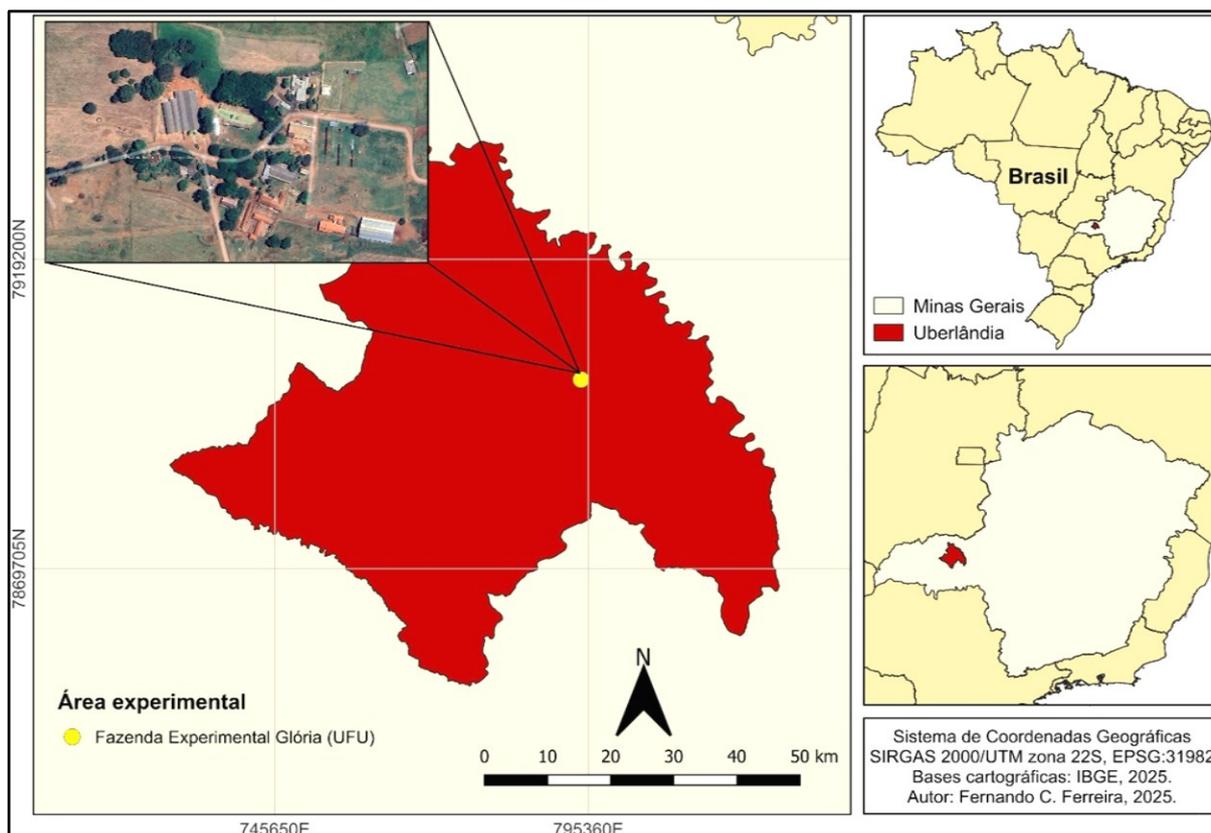
De modo geral, o uso de inoculantes microbianos representa uma estratégia promissora em alternativa ao uso de agroquímicos (Papin *et al.*, 2024). Portanto, nossa hipótese concentra-se no uso do isolado microbiano *A. brasilense* como estimulante da atividade biológica, fertilidade do solo, resultando em melhor nutrição e produção vegetal com a cultura do sorgo a campo, o que corrobora com diversos trabalhos em associação *A. brasilense*-planta hospedeira por impulsionar modificações na arquitetura das raízes (Hernaández-Esquivel *et al.*, 2020) e maior resiliência sob condições de estresse hídrico (Cohen *et al.*, 2015). Nosso objetivo foi avaliar a aplicação de *A. brasilense* na atividade microbiana e enzimática, nutrição do sorgo e produtividade em duas classes texturais de Latossolos Vermelhos Distróficos típicos (ensaios LVdt) no bioma cerrado brasileiro sob o cultivo do sorgo em campo.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 ENSAIOS DE CAMPO

Os experimentos foram conduzidos na fazenda experimental da Universidade Federal de Uberlândia (UFU), Campus Glória, localizada no município de Uberlândia (18° 58' 19" S, 48° 12' 22" W), mesorregião do Triângulo Mineiro/Alto Paranaíba, estado de Minas Gerais, Brasil (Figura 5). O clima da região é do tipo Aw (classificação Köppen), tropical úmido com estação chuvosa no verão e período seco no inverno (Novais, 2021), caracterizado por uma estação seca (abril-setembro) e uma estação chuvosa (outubro-março) com altimetria de 865 m. As médias anuais de temperatura e precipitação para 2024 foram de 22,3 °C e 1342 mm para o município de Uberlândia – MG.

Figura 5 - Localização fazenda experimental, campus Glória (UFU) em Uberlândia, MG, Brasil.



Fonte: autoria própria.

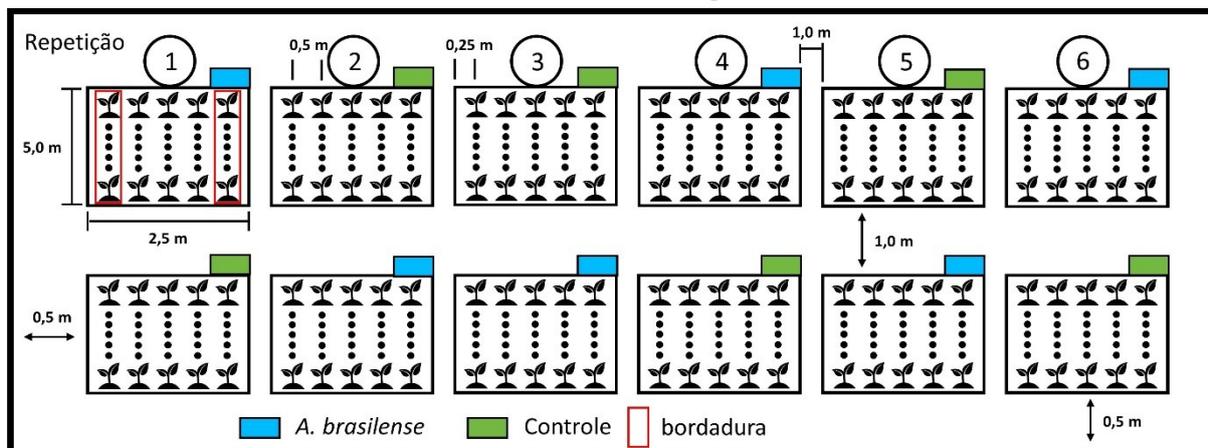
Dois ensaios com a cultura do sorgo foram implementados na fazenda experimental (UFU) em pontos pertencentes a diferentes classes texturais. Cada local conta com diferente

histórico de uso. A condução dos ensaios e a repetição foram mantidos em ambos os locais com o intuito de avaliar o efeito da aplicação do isolado microbiano *A. brasilense* em solos pertencentes a diferentes classes texturais, testando a repetibilidade dos efeitos sob diferentes condições edafoclimáticas. O primeiro local com solo de textura média foi usado para o plantio de milho forrageiro para silagem nos últimos 3 anos. O segundo local em solo de textura argilosa tem sido usado para o plantio de culturas anuais (soja e sorgo).

Em cada ensaio foram avaliados dois tratamentos: (1) um controle sem aplicação de isolado microbiano; (2) *Azospirillum brasilense* CCT-7831. O delineamento experimental conduzido em ambos os ensaios foi em blocos casualizados (DBC) referente aos tratamentos com e sem isolado microbiano, e seis repetições. Os ensaios foram conduzidos em campo em épocas diferentes. O primeiro ensaio foi conduzido em solo de textura média (franco-argilo-arenoso) com semeadura em 19/03/2024 e colheita de grãos em 22/08/2024, enquanto que o segundo ensaio em solo de textura argilosa com semeadura no dia 30/11/2024 e colheita de grãos em 07/03/2025.

Em cada área, foram estabelecidas 12 unidades experimentais. Cada unidade experimental foi composta por cinco linhas de 5 metros, com espaçamento de 0.5 m entre linhas e 0.25 m de borda nas linhas laterais em ambos os lados da parcela, o que contabilizou 2.5 m de largura e resultou em uma área de 12.5 m² (Figura 6). Apenas as três linhas centrais de cada parcela foram consideradas para efeito de avaliação, sendo as linhas laterais de ambos os lados da parcela consideradas como bordadura. A área formada pelas 12 unidades experimentais foi de 150 m², sendo a área útil constituída apenas pelas linhas consideradas para avaliação de 90 m², e a área total do experimento de 252 m². O espaçamento de 1 m foi mantido no interior da área entre as unidades experimentais e 0.5 m de bordadura ao redor da área em todos os sentidos.

Figura 6 - Configuração experimental de campo para os diferentes experimentos em latossolo de textura média e argilosa.

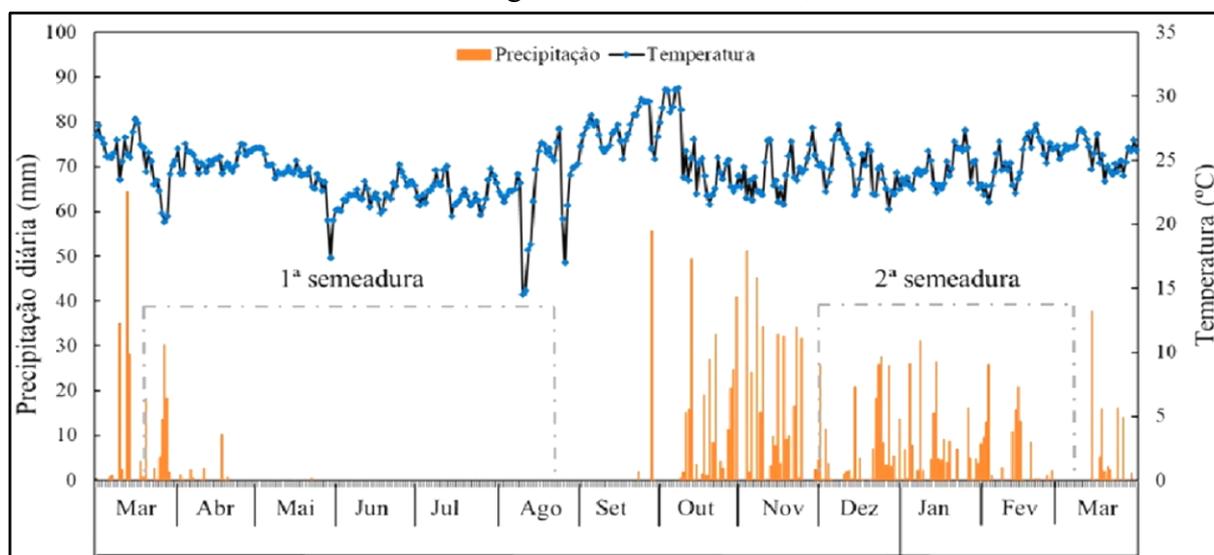


Fonte: autoria própria.

A adubação foi realizada por meio da aplicação de 15 g/m linear de superfosfato simples no sulco de semeadura no experimento conduzido em solo de textura média (equivalente a 300 Kg de P_2O_5 por ha). Não houve necessidade de adubação no experimento conduzido em solo de textura argilosa. A semeadura do sorgo foi conduzida manualmente em sistema de plantio direto (SPD), utilizando sementes do híbrido de sorgo granífero PIONEER[®] 50A60, de ciclo precoce (Corteva Agriscience), com espaçamento entre plantas de 0,09 m em solo de textura média, mantendo um estande de 223.512 plantas ha^{-1} e de 0,05 m entre plantas em solo de textura argilosa, com estande de 402.201 plantas ha^{-1} , primeiro e segundo ensaios, respectivamente.

O manejo da irrigação foi conduzido por aspersão durante o primeiro experimento no período de maio a agosto. Não houve necessidade de irrigação durante a realização do segundo experimento. Os dados de precipitação diária e temperatura durante a condução do primeiro e segundo ensaios são mostrados na Figura 7 (INMET, 2025). A precipitação total no período de condução do primeiro ensaio foi de 110,4 mm, enquanto no período do segundo ensaio foi de 541,0 mm.

Figura 7 - Precipitação diária (mm) e temperatura média do ar (°C) durante as épocas de cultivo do sorgo em Uberlândia, MG, Brasil.



Fonte: autoria própria.

Com relação ao controle fitossanitário de lagartas nas folhas de sorgo foram utilizados os inseticidas DECIS® 25 CE (Agro Bayer) e ENGEO PLENO® S (Syngenta Nantong Crop Protection Co., Ltd.), aos 38 e 41 dias após a semeadura do sorgo conforme recomendação técnica do fabricante em solo de textura argilosa, respectivamente. Após desenvolvimento inicial das panículas (estágio vegetativo), como medida de proteção contra o ataque de pássaros, as mesmas foram envolvidas com sacos de papel. O controle de ervas daninhas nas áreas experimentais durante a realização dos experimentos foi conduzido por poda manual.

2.2 CARACTERIZAÇÃO E FERTILIDADE DOS SOLOS

No período que antecede o plantio do sorgo foi coletada uma amostra simples de solo à profundidade de 0-20 cm no ponto médio, ao lado da linha central de cada unidade experimental com o auxílio de trado holandês, o que totalizou 12 amostras simples e homogêneas, de forma, a constituir uma amostra composta para análise de fertilidade (Tabela 3). Os solos são caracterizados como Latossolos Vermelhos Distróficos típicos (LVdt) (Santos *et al.*, 2018).

Tabela 3 - Atributos físico-químicos em Latossolo Vermelho Distrófico típico (LVdt) de textura média e argilosa à profundidade de 0-20 cm.

Classe Textural	Areia	Silte	Argila	pH (H ₂ O)	P_Meh-1	K ⁺	S	Ca ²⁺	Mg ²⁺	H + Al
	g Kg ⁻¹			(1:2.5)	mg Kg ⁻¹			Cmolc Kg ⁻¹		
LVdt – textura média	690.00	60.00	250.00	6.20	56.89	22.00	11.61	4.16	1.26	2.10
LVdt – textura argilosa	290.00	160.00	550.00	5.94	34.46	105.14	27.62	4.11	2.03	2.59
	COS	MOS	SB	CTC	V	B	Cu	Fe	Mn	Zn
	g Kg ⁻¹		Cmolc Kg ⁻¹		(%)	mg Kg ⁻¹				
LVdt – textura média	18.30	31.60	5.47	7.57	72.26	0.34	21.54	173.39	50.74	13.82
LVdt – textura argilosa	14.70	25.50	6.40	8.99	71.20	0.36	2.15	34.65	1.96	2.93

Fonte: autoria própria.

Nota: COS (Carbono orgânico do solo), MOS (Matéria orgânica do solo), pH H₂O (pH em água), P_Meh-1 (Fósforo), K⁺ (Potássio), S (Enxofre), Ca²⁺ (Cálcio), Mg²⁺ (Magnésio), H + Al (Acidez potencial), SB (Soma de bases), CTC (Capacidade de troca de cátions), V (%) (Saturação por bases), B (Boro), Cu (Cobre), Fe (Ferro), Mn (Manganês), Zn (Zinco).

2.3 AMOSTRAGEM DE SOLO E PLANTAS DE SORGO

Amostras de solo da região da rizosfera e parte aérea (caule, folhas e panículas) de plantas de sorgo foram coletadas aos 43 dias após a semeadura no solo de textura média e aos 67 dias no solo de textura argilosa. Duas plantas foram coletadas, estabelecendo como critério a sexta planta contado, a partir, da extremidade de ambos os lados da linha central em todas as unidades experimentais, o que totalizou 24 plantas por área. Em cada ponto, os detritos na superfície do solo foram removidos e um transecto foi feito ao redor da planta coletada, e a mesma cuidadosamente extraída, mantendo-se atenção à integridade das raízes. O solo não rizosférico aderido às raízes foi removido, agitando-se a planta cuidadosamente à mão. O solo rizosférico foi coletado dentro dos 3-5 mm aderido às raízes. Após amostragem, o solo foi seco ao ar (TFSA) até peso constante e peneirado (2 mm). Então, as amostras de solo rizosférico foram ensacadas e armazenadas no refrigerador à 4 °C para posterior determinação da atividade microbiana e enzimática. A parte aérea foi usada para determinar o teor de nutrientes das plantas de sorgo.

2.4 APLICAÇÃO DE ISOLADOS MICROBIANOS

O tratamento com o isolado microbiano foi aplicado no solo como suspensão de esporos, com o auxílio de pulverizador manual, na etapa de semeadura, no sulco de plantio, antes e após a semeadura do sorgo. Frasco do isolado microbiano *A. brasilense* CCT-7831 foi fornecido pela empresa H.T.M. Comércio e Laboratórios de Corretivos do Solo Ltda. O número de esporos da suspensão de *A. brasilense* foi determinado, por meio, de diluição seriada, e posterior contagem do número de unidades formadoras de colônias (UFC). Todo o material utilizado no preparo do inóculo, incluindo as sementes foram esterilizados em solução de hipoclorito de sódio (NaClO 1%) por 3 min (Lopez & Sword, 2015), e posterior, enxágue por três vezes em água destilada e secagem em papel filtro por 30 min. Em cada tratamento foi usado material exclusivo, a fim de evitar contaminação cruzada.

A contagem de UFCs (UFC mL⁻¹) foi determinada após diluição em série, inoculação e crescimento microbiano em meio de cultura apropriado para crescimento bacteriano (523), apresentando a seguinte densidade de esporos: 1,0 x 10³ UFC mL⁻¹ de *A. brasilense*. O conteúdo do frasco com o isolado foi diluído em 500 mL de água destilada em liquidificador por 5 s, obtendo-se uma mistura homogênea. A partir desta diluição, pipetou-se 5 mL que foi diluído

em água destilada para formar 7,5 L de solução. Em cada sulco de semeadura foram aplicados 0,05 L de suspensão por metro linear, o que totalizou 0,25 L por sulco, 1,25 L por unidade experimental e 7,5 L (6 repetições) no tratamento com a cepa de *A. brasilense* à 3 cm de profundidade. O procedimento foi realizado em duplicata, antes e após a introdução das sementes nos sulcos de semeadura. Assim, foram aplicados 15 L de solução no tratamento com *A. brasilense* a campo, o que resultou na introdução de $0,03826 \times 10^2$ propágulos de *A. brasilense* por metro linear.

2.5 RENDIMENTO DE GRÃOS E TEOR DE NUTRIENTES DAS FOLHAS DE SORGO

Ao final do ciclo produtivo, o metro linear das panículas pertencentes a porção intermediária nas três linhas centrais usadas para critério de avaliação, o que totalizou 3 m lineares por parcela foram usadas para estimar o rendimento de grãos do sorgo, conforme descrito por Tardin *et al.*, (2013). Os teores de macronutrientes N, P, K, Ca, Mg, S (g Kg^{-1}), e micronutrientes B, Cu, Fe, Mn, Zn, Mo (mg Kg^{-1}) da parte aérea (caule, folhas e panículas) do sorgo foram determinados, de acordo, com Silva (2009), após processo de secagem em estufa do material à temperatura de 60-65 °C até atingir massa constante e moídas em moinho tipo Willey.

2.6 ANÁLISE QUÍMICA DO SOLO DA RIZOSFERA

Os teores de COS e MOS foram determinados por espectroscopia de infravermelho próximo (NIR – Near-infrared). O P e K^+ foram extraídos por Mehlich-1 ($\text{HCl } 0.05 \text{ mol L}^{-1}$ e $\text{H}_2\text{SO}_4 \text{ } 0.0125 \text{ mol L}^{-1}$) e estimados por espectrofotometria (P) e espectrofotometria de chama (K^+), de acordo, com Teixeira *et al.* (2017). O Ca^{2+} , Mg^{2+} e Al^{3+} trocáveis extraídos em cloreto de potássio ($\text{KCl } 1 \text{ M}$) foram estimados por espectrometria de absorção atômica (Teixeira *et al.*, 2017). O S extraído por acetato de amônio (0.5 N) e ácido acético (0.25 N) foi determinado por espectrometria de emissão ótica com plasma indutivamente acoplado (ICP-OES), de acordo com Bardsley & Lancaster (1965). O H + Al em solução SMP foi determinado de acordo com Rajj & Quaggio (1983). O B extraído com Mehlich-1 foi determinado por (ICP-OES) de acordo com Teixeira *et al.* (2017). O Cu, Fe, Mn e Zn extraídos em solução DTPA foram determinados por (ICP-OES), de acordo, com Teixeira *et al.* (2017). O pH em água foi determinado de acordo

com Teixeira *et al.* (2017). A capacidade de troca de cátions (CTC) foi estimada a partir da soma dos valores obtidos para o Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^{+} e H^{+} + Al.

2.7 ATIVIDADE MICROBIANA E BIOQUÍMICA DO SOLO

2.7.1 Respiração Microbiana do Solo (RMS)

A RMS foi estimada por quantificação do dióxido de carbono (CO_2) no processo de respiração microbiana, conforme método adaptado de Anderson (1982). A RMS foi quantificada em ensaios com determinação ao 3, 7, 14 e 21 dias de incubação do solo em potes de vidro no escuro. As amostras permaneceram pré-incubadas por uma semana em BOD para aclimatação da microbiota, sendo posteriormente adicionado hidróxido de sódio e contagem do tempo para titulação das mesmas. Além das amostras de solo, foram inseridas provas em branco à temperatura de 25 °C.

Para calcular a RMS nas amostras de solo foi utilizada a seguinte equação (Eq. 1):

$$RMS(\mu\text{g C} - \text{CO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{ solo seco}) = \left(\frac{(V_B - V_A) \times M_C \times M_{\text{HCl}}}{M_s \times 2} \right) \quad (1)$$

RMS = respiração microbiana do solo; V_B = volume de HCl gasto para titular o excedente de NaOH da prova em branco (mL); V_A = volume de HCl gasto para titular o excedente de NaOH da amostra (mL); M_C = massa atômica do átomo de C (12); M_{HCl} = molaridade da solução de HCl (0,5 mol.L⁻¹); M_s = massa seca da amostra de solo (g); 2 = fator de proporcionalidade de massa na reação entre o C liberado na forma de CO_2 e o consumo de NaOH;

2.7.2 Carbono da Biomassa Microbiana (CBM)

O CBM foi estimado por modificação do método irradiação-extração (IE) descrito por Ferreira *et al.* (1999). No procedimento foram pesadas as seis réplicas em duplicatas para cada tratamento, de forma a compor as amostras irradiadas e não irradiadas. As amostras irradiadas foram conduzidas em forno microondas da marca LG por período de 120 s sob potência de 1,35 Kw. A extração do C das amostras foi realizada com solução de sulfato de potássio (K_2SO_4 0,5 M), relação solo:extrator de 1:5, seguido de agitação em agitador orbital Shaker por período de

30 min à 180 rpm. As amostras decantaram por 2 h e uma alíquota do líquido sobrenadante foi extraída para tubos Falcon de 50 mL para posterior análise. O extrato foi centrifugado à 7.000 rpm por 5 min. Na etapa de digestão foi utilizado 2 mL para amostras irradiadas e 3 mL para amostras não irradiadas. O teor de C da biomassa foi estimado por espectrofotometria de absorção molecular em comprimento de onda de 540 nm.

Para calcular a concentração de C presente nas amostras de solo foi utilizada a seguinte equação (Eq. 2):

$$C - BMS (\mu g \text{ de } C \cdot g^{-1} \text{ solo seco}) = \left(\frac{C_{solo I} - C_{solo NI}}{K_c} \right) \quad (2)$$

$C - BMS$ = carbono da biomassa microbiana do solo; $C_{solo I}$ = carbono extraído da amostra de solo irradiado (μg de C $\cdot g^{-1}$ solo); $C_{solo NI}$ = carbono extraído da amostra de solo não irradiado (μg de C $\cdot g^{-1}$ solo); K_c = fator de correção de mineralização do C (0,33);

2.7.3 Quociente Metabólico (qCO_2)

O quociente metabólico (qCO_2) foi estimado conforme Anderson & Domsch (1993).

Para calcular o qCO_2 foram utilizadas as seguintes equações (Eqs. 3, 4 e 5):

$$T - RMS(1) (\mu g \text{ C} - CO_2 \cdot g^{-1} \text{ solo seco} \cdot dia^{-1}) = \left(\frac{RMS}{21} \right) \quad (3)$$

$$T - RMS(2) (\mu g \text{ C} - CO_2 \cdot g^{-1} \text{ solo seco} \cdot h^{-1}) = \left(\frac{T - RMS(1)}{24} \right) \quad (4)$$

$$qCO_2 (\mu g \text{ C} - CO_2 \cdot g^{-1} \text{ C} - BMS \cdot h^{-1}) = \left(\frac{T - RMS(2)}{C - BMS} \right) \quad (5)$$

qCO_2 = quociente metabólico (5); RMS = respiração microbiana do solo (μg C- $CO_2 \cdot g^{-1}$ solo seco) (3); $T - RMS(1)$ = taxa de respiração microbiana do solo por dia (3); $T - RMS(2)$ = taxa

de respiração microbiana do solo por hora (4); $C - BMS$ = carbono da biomassa microbiana ($\mu\text{g C} \cdot \text{g}^{-1}$ solo seco) (5);

2.7.4 Atividade Enzimática

Como parte das análises, a atividade de três enzimas: arilsulfatase, β -glucosidase e fosfatase ácida foram avaliadas para amostras de solo da região da rizosfera. Para cada enzima, as concentrações finais dos produtos da hidrólise enzimática foram mensuradas por espectrofotometria de absorção molecular, e comparados por meio de regressão linear obtida a partir da curva de calibração padrão do teor de *p*-nitrofenol.

A atividade da arilsulfatase foi estimada pelo método descrito por Tabatabai & Bremner (1970). Às amostras de 1 g de solo, foram adicionadas solução tampão acetato de sódio (pH 5,8) e substrato sintético *p*-nitrofenil sulfato de potássio PNS (50 mM). Enquanto que para a atividade da β -glucosidase foi usado o método descrito por Tabatabai (1994). Às amostras de 1 g de solo, foram adicionadas solução tampão universal modificado (MUB) (pH 6,0) e substrato sintético *p*-nitrofenil β -D-glicopiranosídeo (PNG) (50 mM). Já para a atividade da fosfatase ácida responsável por catalisar a reação de hidrólise do P-orgânico (Po) foi determinada por modificação do método proposto por Tabatabai & Bremner (1969), adaptado de Ferreira *et al.* (2016). Em amostras de 1 g de solo foi adicionado solução tampão de acetato de sódio 0,5 M (pH 6,5) e substrato sintético *p*-nitrofenil fosfato dissódico (pNPP) (7,5 mM) diluído no tampão. Para ambas análises, as amostras foram agitadas em agitador tipo vórtex e incubadas em banho-maria por 1 h à 37 °C, e posterior leitura em comprimento de onda de 410 nm.

2.7.5 Atividade de Hidrólise do Diacetato de Fluoresceína (FDA)

A atividade de hidrólise do FDA foi estimada de acordo com Green (2006). Às amostras de 1 g de solo, foram adicionadas solução tampão de fosfato de potássio pH 7,6 (60 mM) e solução estoque de FDA. As amostras foram agitadas no vórtex e incubadas em banho-maria por 1 h à 30 °C, e posterior leitura em comprimento de onda de 490 nm.

2.8 ANÁLISE ESTATÍSTICA

A homogeneidade da variância foi determinada pelo teste de Oneill-Mathews e a normalidade dos resíduos pelo teste de Shapiro-Wilk ($p < 0,05$). A normalização dos dados foi verificada para todas as variáveis e transformadas quando necessário para minimizar o desvio. Para o teor de nutrientes no sorgo, a normalização foi obtida por transformação do Fe por $\log(x)$. Em relação aos atributos do solo rizosférico e atividade enzimática, a normalização do Mn, Zn e β -glucosidase foi obtida por $(x^{0.5})$.

A análise de variância (ANOVA) foi empregada para avaliar os efeitos principais em cada nível do fator tratamento (fonte de variação), na atividade microbiana e enzimática, caracterização química do solo da rizosfera, produtividade e teor de nutrientes no sorgo ($p < 0,05$) para cada classe textural dos solos avaliados no experimento. A RMS cumulativa no período de 21 dias de incubação, o CBM e o qCO_2 , foram utilizados para avaliar a resposta microbiana nos diferentes locais de realização dos experimentos, com determinação do desvio padrão por período e comparação de médias entre os tratamentos seguido de ANOVA. A atividade enzimática, atividade de hidrólise de FDA, atributos químicos da rizosfera e teor de nutrientes no sorgo foram avaliados por comparação das médias para os diferentes tratamentos seguido do desvio padrão (teste de Scott-Knott, $p < 0,05$) em delineamento em blocos casualizados (DBC). Já a produtividade do sorgo foi avaliada por comparação das medianas seguidas dos intervalos interquartílicos (IQR) entre os diferentes tratamentos pelo teste não paramétrico de Friedman ($p > 0,05$).

A análise de componentes principais (ACP) foi realizada para determinar a relação dos parâmetros de solo, planta, microbianos e enzimáticos após normalização dos dados, com intuito de reduzir a dimensionalidade do conjunto original de variáveis, agrupando-as em componentes principais (CP) (Jolliffe & Cadima, 2016). A ACP busca eliminar a variância redundante, pois evita a multicolinearidade entre as variáveis originais por transformação linear em um novo conjunto de fatores ortogonais. Para indicar discriminação entre tratamentos no solo argiloso, foram selecionadas 23 variáveis que apresentaram mais de 10% de diferença numérica na média entre os tratamentos, a saber: P, K, Ca, Mg, CTC, Cu, Fe, Mn, Zn, CBM, atividades das quatro enzimas no solo, e P, Ca, S, B, Cu, Fe, Mo na folha, e produtividade do sorgo.

O coeficiente de correlação de Pearson (r) foi estimado para avaliar possíveis relações lineares semelhantes associadas aos tratamentos para os experimentos conduzidos em solos

com diferentes classes texturais. Desse modo, a estatística descritiva e correlação de Pearson (r) foi conduzida no software RStudio 2025.05.0+496 (R Development Core Team, Build 496). A ACP foi realizada no software Canoco (Versão 4.5). O gráfico de produtividade foi elaborado com o auxílio do software Sigmaplot 15.0 (Build 15.0.0.13), enquanto o mapa com a localização dos experimentos foi elaborado no software QGIS 3.40.7 Bratislava.

3 RESULTADOS

3.1 TEOR DE NUTRIENTES DO SORGO

A aplicação de *A. brasilense* CCT-7831 ocasionou redução aproximada de 18,05% para o teor de S, em comparação ao tratamento controle em solo de textura média (teste de Scott-Knott, $p < 0,05$) (Tabela 4). Os teores de Cu, Fe, Mn e Zn apresentaram valores abaixo do intervalo de referência para o ensaio conduzido em solo de textura média (Martinez *et al.*, 1999; Boaretto *et al.*, 2009). As concentrações de N e Ca apresentaram mais altas para o ensaio conduzido em solo de textura média, enquanto que o K, Mg, Cu, Fe, Mn, Zn e Mo tiveram concentrações mais elevadas para o experimento avaliado em solo argiloso.

Tabela 4 - Teor de nutrientes das plantas de sorgo para os diferentes tratamentos em Latossolo Vermelho Distrófico típico (LVdt) de textura média e argilosa.

Nutrientes	Textura Média		Textura Argilosa	
	<i>A. brasilense</i>	Controle	<i>A. brasilense</i>	Controle
N (g Kg ⁻¹)	26.60 ± 3.09 (a)	25.29 ± 3.55 (a)	23.37 ± 1.94 (a)	23.93 ± 6.16 (a)
P (g Kg ⁻¹)	2.06 ± 0.46 (a)	2.11 ± 0.29 (a)	2.52 ± 0.33 (a)	3.10 ± 0.55 (a)
K (g Kg ⁻¹)	15.99 ± 1.70 (a)	15.40 ± 0.96 (a)	16.92 ± 3.56 (a)	17.78 ± 2.20 (a)
Ca (g Kg ⁻¹)	6.39 ± 1.48 (a)	6.48 ± 1.39 (a)	2.93 ± 0.31 (a)	3.38 ± 0.44 (a)
Mg (g Kg ⁻¹)	1.58 ± 0.37 (a)	1.72 ± 0.22 (a)	4.45 ± 0.37 (a)	4.48 ± 0.32 (a)
S (g Kg ⁻¹)	1.18 ± 0.17 (b)	1.44 ± 0.19 (a)	1.10 ± 0.05 (a)	1.24 ± 0.18 (a)
B (mg dm ⁻³)	4.33 ± 0.66 (a)	4.47 ± 0.49 (a)	4.47 ± 1.39 (a)	7.00 ± 5.18 (a)
Cu (mg dm ⁻³)	0.62 ± 0.09 (a)	0.56 ± 0.15 (a)	6.98 ± 0.79 (a)	7.87 ± 0.88 (a)
Fe (mg dm ⁻³)	4.05 ± 1.96 (a)	5.62 ± 2.81 (a)	158.17 ± 46.12 (a) *	322.17 ± 133.99 (a) *
Mn (mg dm ⁻³)	0.29 ± 0.08 (a)	0.32 ± 0.07 (a)	19.50 ± 4.23 (a)	18.50 ± 4.85 (a)
Zn (mg dm ⁻³)	1.60 ± 0.32 (a)	1.73 ± 0.70 (a)	19.15 ± 2.65 (a)	20.30 ± 3.57 (a)
Mo (mg dm ⁻³)	0.05 ± 0.03 (a)	0.06 ± 0.04 (a)	1.40 ± 1.68 (a)	3.33 ± 2.32 (a)

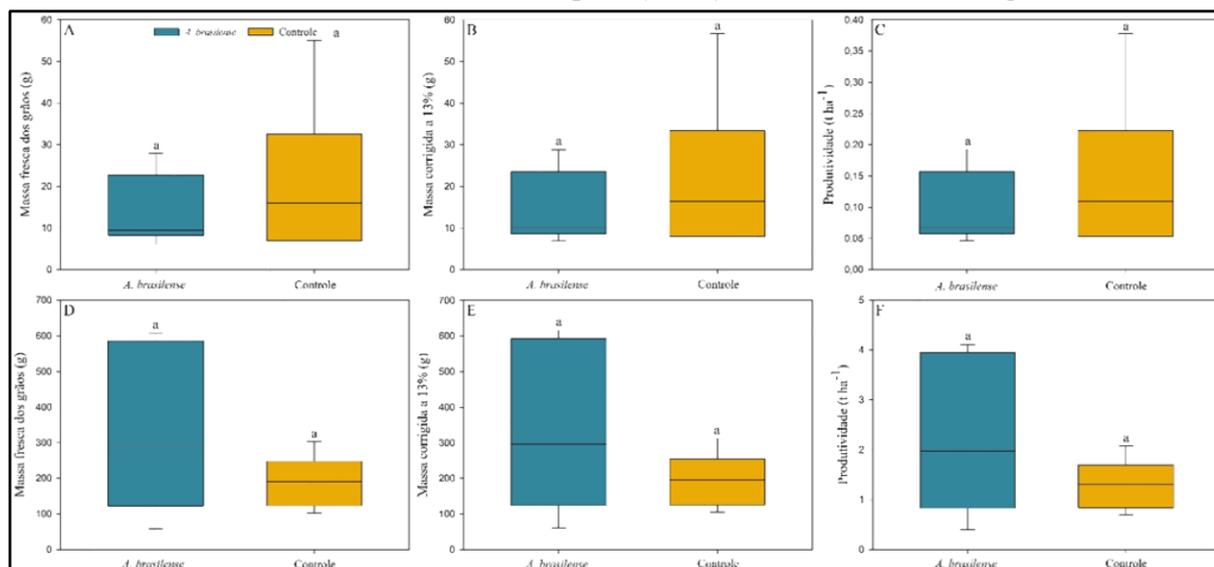
Fonte: autoria própria.

Nota: Médias \pm Desvio padrão (n = 6). Letras minúsculas mostram as diferenças entre as médias para cada nutriente entre os tratamentos dentro de cada classe textural. Valores seguidos pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si. A normalidade dos dados foi avaliada por ANOVA e pelo teste de Scott-Knott ($p < 0,05$). * Dados não normalizados foram transformados por $\log(x)$. N (Nitrogênio), P (Fósforo), K (Potássio), Ca (Cálcio), Mg (Magnésio), S (Enxofre), B (Boro), Cu (Cobre), Fe (Ferro), Mn (Manganês), Zn (Zinco), Mo (Molibdênio).

3.2 ANÁLISE DE PRODUTIVIDADE DO SORGO

As características de produtividade do sorgo granífero PIONEER® 50A60 foram mensuradas ao final do ciclo produtivo da cultura. A massa fresca dos grãos (g), a massa corrigida a 13% de umidade (g) e a produtividade dos grãos de sorgo ($t\ ha^{-1}$) não variaram significativamente para os diferentes ensaios (textura média e argilosa) conduzidos em Latossolos do cerrado brasileiro nos tratamentos com e sem isolado microbiano (teste de Friedman, $p > 0,05$) (Figura 8).

Figura 8 - Produtividade dos grãos de sorgo ($t\ ha^{-1}$) para os diferentes tratamentos em Latossolo Vermelho Distrófico típico (LVdt) de textura média e argilosa.



Fonte: autoria própria.

Nota: As barras de erro indicam o intervalo interquartil para cada tratamento. Letras minúsculas mostram as diferenças nas medianas entre os tratamentos dentro de cada classe textural. Valores seguidos pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (teste de Friedman, $p > 0,05$). (A) e (D): Massa fresca dos grãos (g); (B) e (E): Massa corrigida a 13% (g); (C) e (F): Produtividade ($t\ ha^{-1}$). (A), (B) e (C): Ensaio em solo de textura média; (D), (E) e (F): Ensaio em solo de textura argilosa.

3.3 VARIÁVEIS QUÍMICAS DO SOLO DA RIZOSFERA

A aplicação de *A. brasilense* resultou no aumento do teor de Cu, Fe e Zn em solo de textura média (teste de Scott-Knott, $p < 0,05$) (Tabela 5). A aplicação de *A. brasilense* diferiu do tratamento controle com redução aproximada de 33,96% no teor de P em solo de textura argilosa. Não houve diferença entre os tratamentos para o teor de Cu, Fe e Zn em solo de textura argilosa, como para o P em solo de textura média. Para os demais elementos não houve diferença entre os tratamentos independentemente do tipo de solo.

Tabela 5 - Variáveis químicas dos solos da região da rizosfera para os diferentes tratamentos em Latossolo Vermelho Distrófico típico (LVdt) de textura média e argilosa.

Classe Textural	Tratamento	pH H ₂ O (1:2.5)	N (g Kg ⁻¹)	P (mg Kg ⁻¹)	K ⁺ (mg Kg ⁻¹)	Ca ²⁺ (cmol _c Kg ⁻¹)	Mg ²⁺ (cmol _c Kg ⁻¹)	S (mg Kg ⁻¹)	H ⁺ + Al ³⁺ (cmol Kg ⁻¹)
Média	Controle	6,3 ± 0,3 (a)	1,2 ± 0,2 (a)	66,5 ± 10,0 (a)	108,3 ± 28,1 (a)	4,3 ± 0,4 (a)	1,2 ± 0,3 (a)	3,0 ± 3,6 (a)	2,4 ± 0,4 (a)
	<i>A, brasilense</i>	6,3 ± 0,2 (a)	1,6 ± 0,5 (a)	80,3 ± 13,8 (a)	143,0 ± 25,9 (a)	3,5 ± 0,7 (a)	1,1 ± 0,2 (a)	5,2 ± 6,1 (a)	2,4 ± 0,3 (a)
Argilosa	Controle	6,2 ± 0,3 (a)	1,1 ± 0,3 (a)	24,3 ± 9,2 (a)	45,4 ± 17,6 (a)	4,3 ± 2,1 (a)	1,3 ± 0,3 (a)	4,9 ± 0,6 (a)	2,0 ± 0,2 (a)
	<i>A, brasilense</i>	6,1 ± 0,3 (a)	1,2 ± 0,8 (a)	16,0 ± 8,0 (b)	53,0 ± 5,6 (a)	3,2 ± 0,3 (a)	1,1 ± 0,1 (a)	7,8 ± 7,0 (a)	2,1 ± 0,3 (a)
		CTC (cmol _c Kg ⁻¹)	COS (g Kg ⁻¹)	MOS (g Kg ⁻¹)	B (mg Kg ⁻¹)	Cu (mg Kg ⁻¹)	Fe (mg Kg ⁻¹)	Mn (mg Kg ⁻¹)	Zn (mg Kg ⁻¹)
Média	Controle	8,2 ± 0,6 (a)	1,2 ± 0,1 (a)	2,0 ± 0,2 (a)	0,4 ± 0,3 (a)	0,5 ± 0,3 (b)	34,0 ± 5,5 (b)	21,3 ± 9,0 (a)	6,4 ± 1,7 (b)
	<i>A, brasilense</i>	7,4 ± 0,6 (a)	1,4 ± 0,4 (a)	2,4 ± 0,6 (a)	0,2 ± 0,1 (a)	1,0 ± 0,3 (a)	73,2 ± 18,4 (a)	19,6 ± 3,8 (a)	9,8 ± 1,4 (a)
Argilosa	Controle	7,7 ± 2,3 (a)	1,2 ± 0,1 (a)	2,2 ± 0,2 (a)	0,4 ± 0,1 (a)	0,4 ± 0,2 (a)	31,6 ± 11,3 (a)	2,5 ± 3,0 (a) *	2,8 ± 4,7 (a) *
	<i>A, brasilense</i>	6,5 ± 0,3 (a)	1,3 ± 0,2 (a)	2,2 ± 0,3 (a)	0,4 ± 0,1 (a)	0,5 ± 0,1 (a)	35,5 ± 4,0 (a)	1,2 ± 0,2 (a) *	0,8 ± 0,1 (a) *

Fonte: autoria própria.

Nota: Médias ± Desvio padrão (n = 6). Letras minúsculas mostram as diferenças entre as médias em cada atributo químico entre os tratamentos dentro de cada classe textural. Valores seguidos pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si. A normalidade dos dados foi avaliada por ANOVA e pelo teste de Scott-Knott (p < 0,05). * Dados não normalizados foram transformados por (x^{0.5}). pH H₂O (pH em água), P (Fósforo), K⁺ (Potássio), Ca²⁺ (Cálcio), Mg²⁺ (Magnésio), H⁺ + Al³⁺ (Acidez potencial), CTC (Capacidade de troca de cátions), COS (Carbono orgânico do solo), MOS (Matéria orgânica do solo), S (Enxofre), B (Boro), Cu (Cobre), Fe (Ferro), Mn (Manganês), Zn (Zinco).

3.4 VARIÁVEIS MICROBIANAS E BIOQUÍMICAS

Diversos indicadores de qualidade do solo (QS) (RMS, CBM, qCO₂, Arilsulfatase, β-glucosidase, fosfatase ácida e hidrólise de FDA) foram mensurados (teste de Scott-Knott, p < 0,05) (Tabela 6). A aplicação de *A. brasilense* diferiu do tratamento controle com redução aproximada de 34,60% para o CBM em solo de textura média e 10,95% para fosfatase ácida em solo argiloso. Não houve diferença entre os tratamentos avaliados para fosfatase ácida em solo de textura média e CBM em solo argiloso. A RMS, qCO₂, arilsulfatase, β-glucosidase e FDA não diferiram entre os tratamentos avaliados independentemente do tipo de solo. A aplicação de *A. brasilense* resultou em maior valor para o qCO₂, β-glucosidase, fosfatase ácida e FDA em solo de textura média, enquanto houve incremento no valor de RMS, CBM e FDA para solo argiloso.

Tabela 6 - Atividade microbiana e enzimática de solos da região da rizosfera para os diferentes tratamentos em Latossolo Vermelho Distrófico típico (LVdt) de textura média e argilosa.

Variáveis	Classe Textural	Controle	<i>A. brasilense</i>
RMS (μg C-CO ₂ g ⁻¹ solo seco)	TM	660,1 ± 78,9 (a)	574,1 ± 69,2 (a)
	TA	524,1 ± 48,5 (a)	549,3 ± 173,1 (a)
CBM (μg C g ⁻¹ solo seco)	TM	294,0 ± 78,4 (a)	192,3 ± 23,6 (b)
	TA	278,1 ± 55,8 (a)	320,9 ± 55,9 (a)
qCO ₂ (μg C-CO ₂ μg ⁻¹ CBM h ⁻¹)	TM	4,7 ± 1,3 (a)	6,0 ± 0,9 (a)
	TA	3,9 ± 1,0 (a)	3,6 ± 1,8 (a)
Arilsulfatase (μg ρ-nitrofenol g ⁻¹ solo seco h ⁻¹)	TM	76,3 ± 13,4 (a)	76,3 ± 18,2 (a)
	TA	357,4 ± 97,8 (a)	253,0 ± 39,2 (a)
β-glicosidase (μg ρ-nitrofenol g ⁻¹ solo seco h ⁻¹)	TM	140,8 ± 34,5 (a)	151,2 ± 38,7 (a)
	TA *	615,8 ± 17,8 (a)	556,7 ± 72,6 (a)
Fosfatase ácida (μg ρ-nitrofenol g ⁻¹ solo seco h ⁻¹)	TM	279,5 ± 11,8 (a)	285,3 ± 6,4 (a)
	TA	586,8 ± 48,9 (a)	522,5 ± 51,8 (b)
FDA (μg fluoresceína g ⁻¹ solo seco h ⁻¹)	TM	305,4 ± 23,0 (a)	317,7 ± 32,4 (a)
	TA	589,6 ± 33,1 (a)	593,9 ± 49,3 (a)

Fonte: autoria própria.

Nota: Médias ± Desvio padrão (n = 6). Letras minúsculas mostram as diferenças entre as médias para cada variável microbiana e enzimática entre os tratamentos dentro de cada classe textural. Valores seguidos pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si. A normalidade dos dados foi avaliada por ANOVA e pelo teste de Scott-Knott (p < 0,05). * Dados não normalizados foram transformados por (x^{0.5}). RMS (Respiração microbiana do solo),

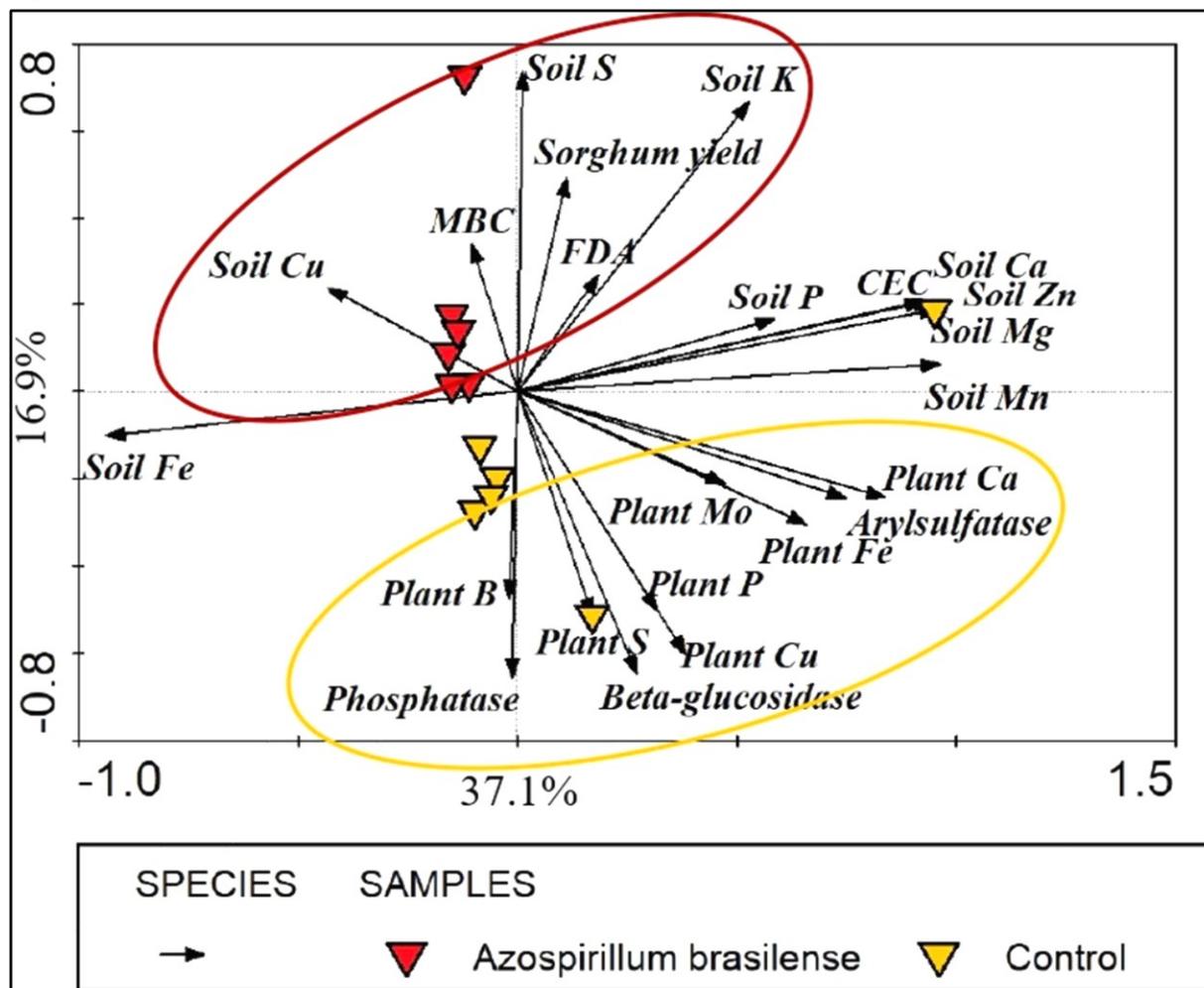
CBM (Carbono da biomassa microbiana), qCO_2 (Quociente metabólico), FDA (Atividade de hidrólise do diacetato de fluoresceína), TM (Textura média), TA (Textura argilosa).

3.5 AVALIAÇÃO DA PRODUTIVIDADE POR ATRIBUTOS DO SOLO, VARIÁVEIS MICROBIANAS E ENZIMÁTICAS E NUTRIENTES DA PLANTA DE SORGO

3.5.1 Análise de Componentes Principais (ACP)

Devido ao número grande de variáveis que podem ser afetadas com a aplicação do isolado de *A. brasilense*, o uso da ACP auxilia na compreensão dos fenômenos observados e indica o conjunto de condições moldadas pelos tratamentos. Pela ACP, foi possível atestar que a aplicação de *A. brasilense* diferencia as condições de fertilidade, bioquímica do solo, nutrição de planta e produtividade (Figuras 9(A) e (B)). Em solo argiloso, os dois primeiros componentes principais foram responsáveis por explicar 54,0% da variância total (CP1: 37,1% e CP2: 16,9%) (Figura 9(A)). A aplicação de *A. brasilense* no solo de textura argilosa foi positivamente correlacionada com a hidrólise de FDA, CBM, e nutrientes do solo (S, K e Cu), e negativamente correlacionada com os indicadores de atividade enzimática arilsulfatase, β -glicosidase, fosfatase ácida e nutrientes da planta de sorgo (P, Ca, S, B, Cu, Fe e Mo), o que demonstra uma contribuição significativa para o segundo componente principal (PC2).

Figura 9(A) - Análise de componentes principais (ACP) dos atributos de solo e planta associados à produtividade do sorgo em Latossolo Vermelho Distrófico típico (LVdt) de textura argilosa.



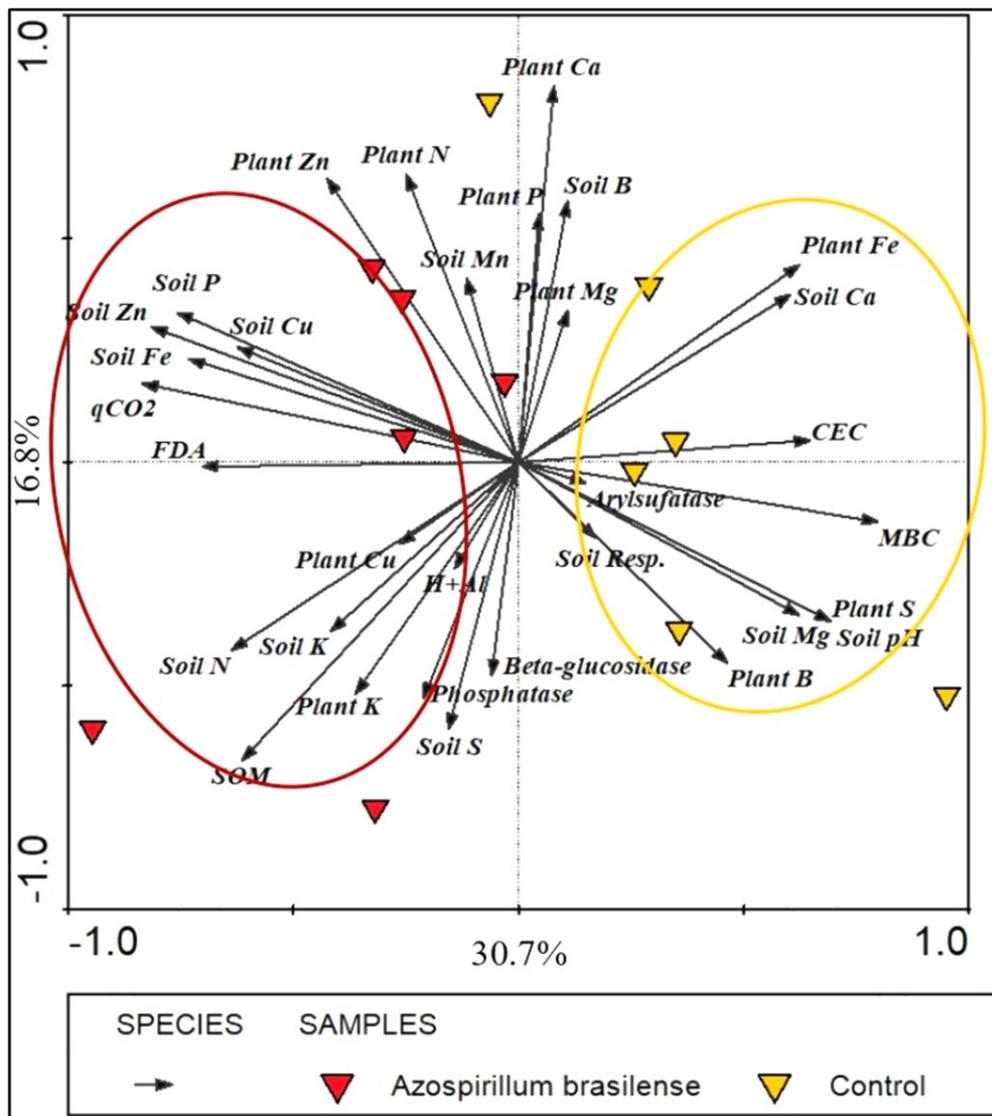
Fonte: autoria própria.

Nota: Biplot da análise de componentes principais (ACP), mostrando variáveis do solo e da planta de sorgo cultivado em Latossolo Vermelho textura argilosa sob aplicação de *Azospirillum brasilense* (símbolos vermelhos) e tratamento controle (símbolos amarelos). A elipse vermelha destaca variáveis positivamente associadas à aplicação de *A. brasilense* e negativamente associadas ao tratamento controle, enquanto a elipse amarela destaca variáveis positivamente associadas ao tratamento controle e negativamente associadas à aplicação de *A. brasilense*. A produtividade do sorgo é destacada com uma elipse tracejada vermelha. CTC (Capacidade de troca catiônica), CBM (Carbono da biomassa microbiana), FDA (Atividade de hidrólise do diacetato de fluoresceína).

Em solo de textura média, os componentes principais foram responsáveis por explicar 47,5% da variância total (CP1: 30,7% e CP2: 16,8%) (Figura 9(B)). A aplicação de *A. brasilense* foi positivamente correlacionada com o qCO_2 , β -glicosidase, fosfatase ácida, FDA, acidez potencial, MOS, nutrientes do solo (N, P, K, S, Cu, Fe e Zn), na planta (K, Cu), e negativamente correlacionada com pH, CTC, RMS, CBM, arilsulfatase, Ca e Mg do solo e

nutrientes na planta (S, B, Fe), o que demonstra uma contribuição significativa para o primeiro componente principal (PC1).

Figura 9(B) - Análise de componentes principais (ACP) dos atributos de solo e planta associados à produtividade do sorgo em Latossolo Vermelho Distrófico típico (LVdt) de textura média.



Fonte: autoria própria.

Nota: Biplot da análise de componentes principais (ACP), mostrando variáveis do solo e da planta de sorgo cultivado em Latossolo franco-argilo-arenoso sob aplicação de *Azospirillum brasilense* (símbolos vermelhos) e tratamento controle (símbolos amarelos). A elipse vermelha destaca variáveis positivamente associadas à aplicação de *A. brasilense* e negativamente associadas ao tratamento controle, enquanto a elipse amarela destaca variáveis positivamente associadas ao tratamento controle e negativamente associadas à aplicação de *A. brasilense*. CTC (Capacidade de troca catiônica), CBM (Carbono da biomassa microbiana), MOS (Matéria orgânica do solo), FDA (Atividade de hidrólise do diacetato de fluoresceína), qCO₂ (Quociente metabólico).

3.5.2 Coeficiente de Correlação de Pearson

A análise de correlação de Pearson revelou associações significativas entre os indicadores químicos de fertilidade do solo e nutrientes do sorgo ($p < 0,05$) (Tabela 7). O P foi positivamente correlacionado com Ca e Zn para solo argiloso e negativamente correlacionado com os mesmos parâmetros para solo de textura média. Quanto ao Cu, este parâmetro exibiu correlação positiva com o Fe para ambos os solos, assim como, correlação positiva com o Zn para solo de textura média e correlação negativa para solo de textura argilosa. O Ca mostrou forte correlação positiva significativa com a CTC ($r = 0,99$, $r = 0,92$; $p < 0,05$) para ambos os solos. O K foi positivamente correlacionado com o Ca para solo argiloso e negativamente correlacionado para solo de textura média, enquanto o P foi positivamente correlacionado com a CTC em ambos os solos. No entanto, a CTC apresentou forte correlação negativa com o Fe e positiva com o Zn para solo argiloso e positiva com o Fe e negativa com o Zn para solo de textura média. Já o Fe foi negativamente correlacionado com o Zn para ambos os solos, ao passo que o teor de P na planta foi positivamente correlacionado com o Ca na planta para os dois solos.

Tabela 7 - Coeficientes de Correlação de Pearson para atributos de solo e planta em experimentos com Latossolos Vermelhos de textura média e argilosa.

Parâmetro 1	Parâmetro 2	r (Textura argilosa)	r (Textura média)
P do solo	Ca do solo	0,65	-0,59
P do solo	Zn do solo	0,65	-0,71
P do solo	CTC	0,68	0,80
K do solo	Ca do solo	0,71	-0,63
Ca do solo	CTC	0,99	0,92
Cu do solo	Fe do solo	0,68	0,76
Cu do solo	Zn do solo	-0,67	0,82
CTC	Fe do solo	-0,82	0,91
CTC	Zn do solo	0,98	-0,62
Fe do solo	Zn do solo	-0,89	-0,63
P da planta	Ca da planta	0,68	0,69

Fonte: autoria própria.

Nota: Correlação significativa no nível $p < 0,05$.

4 DISCUSSÃO

Neste estudo, investigou-se o impacto da aplicação de isolado de *Azospirillum brasilense* em solos com diferentes texturas (argilosa e média), revelando respostas distintas quanto à dinâmica de nutrientes, atividade microbiana e desempenho do sorgo granífero a campo no Cerrado brasileiro. Como os efeitos são de natureza multifatorial, com dificuldades de se atestar as respostas via análise isolada de cada variável, aplicou-se a técnica de análise de componentes principais (ACP). A estatística multivariada permite uma visão integrada e global do comportamento das muitas variáveis, permitindo melhor compreensão dos fenômenos observados.

No Latossolo Vermelho de textura argilosa, de acordo com as cargas fatoriais da ACP, a aplicação do isolado microbiano resultou em correlações positivas mais elevadas com o carbono da biomassa microbiana e teores de enxofre, potássio e cobre no solo, e correlações negativas para com a concentração de nutrientes nos tecidos vegetais e nas atividades enzimáticas (Figura 9(A)). Já para solo de textura média, a aplicação de *A. brasilense* resultou em correlações positivas com o teor de matéria orgânica, nutrientes essenciais e atividade de hidrólise da FDA, enquanto negativas envolveram redução de CTC, pH e certos nutrientes no solo e na planta (Figura 9(B)). Portanto, o uso do isolado de *A. brasilense* em ensaio com solo argiloso foi principalmente influenciado por variáveis de solo, enquanto em ensaio com solo de textura média foi notavelmente influenciado por características de solo e de planta. Os efeitos coincidentes entre os solos argiloso e de textura média demonstram o aumento de N, K, S, COS, Cu e Fe no solo e a redução de P, Ca, Mg, S, B, Fe, Zn e Mo na planta, evidenciando a complexidade e especificidade das interações entre microrganismos e ambientes edáficos.

Os padrões contrastantes de acúmulo e depleção de nutrientes apontam para o uso de indicadores como ferramenta de avaliação da intensidade e do estado funcional da atividade microbiana do solo. Assim, a FDA é um parâmetro sensível ligado à taxa de decomposição de CO, normalmente, reportada como substituta da atividade enzimática total (Comer-Warner *et al.*, 2019). A FDA não apenas está ligada a liberação de N, P e S, o que reflete solos biologicamente mais ativos, mas correlaciona fortemente com a biomassa microbiana e incremento no rendimento do sorgo sob diferentes manejos, como observado por Zornoza *et al.* (2009). No entanto, em solo de textura média, a ACP mostra que houve discriminação dos tratamentos ao longo do eixo 1 (CP1: 30,7%) (Figura 9(B)). Desse modo, a forte correlação de

A. brasilense com os atributos edáficos, como textura moldado por interações complexas enfatiza seu papel relevante ao moldar a taxa de rotatividade da MOS, relação C/N, qualidade do substrato orgânico e disponibilidade de nutrientes a curto prazo, o que interfere diretamente na capacidade de estabilização da MOS (Angst *et al.*, 2021; Zacháry *et al.*, 2023).

Nesse contexto, as limitações hídricas emergem como fator modulador central das respostas predictoras observadas. Em nossos resultados, o menor rendimento observado com o sorgo (*Sorghum bicolor*) nos diferentes tratamentos avaliados em solo de textura média pode ser atribuído a reduzida precipitação ocorrida no período de desenvolvimento da cultura. Além disso, a irregularidade na distribuição sazonal de chuvas com declínio na taxa de precipitação pode limitar o desenvolvimento e produtividade do sorgo, notadamente no estágio inicial de desenvolvimento da panícula, pré e pós-antese (Devnarain *et al.*, 2016), como visto em nossos resultados durante a estação seca (Figura 8(C)), o que corrobora com resultados de outros autores (Makuchete *et al.*, 2024; Eggen *et al.*, 2019). Embora apresente maior resiliência ao estresse hídrico, em comparação a outras culturas de grãos, o sorgo a depender da severidade da seca, estágio fenológico e material genético pode desencadear alterações morfofisiológicas, como redução da condutância estomática e da taxa de transpiração, com impacto negativo para o enchimento de grãos, formação de forragem e biomassa (Souza *et al.*, 2021; Tovignan *et al.*, 2023). Assim, fatores edafoclimáticos, genéticos e socioeconômicos são tidos como preditores-chaves a influenciar significativamente em seu rendimento (Mundia *et al.*, 2019). Todavia, altos coeficientes de variação (CV) foram registrados para as variáveis massa fresca dos grãos, massa corrigida a 13% e produtividade, indicando a maior variabilidade dentro e não entre os fatores, o que pode ser atribuído ao reduzido tamanho da amostra.

Assim, o coeficiente de correlação de Pearson mostrou características distintivas para os diferentes experimentos avaliados, no entanto, fortemente correlacionados pelos seguintes atributos de solo: P, K, Ca, Cu, Fe, Zn e CTC. Esses resultados corroboram com a PCA e evidenciam o papel central da atividade biológica na regulação da disponibilidade de elementos essenciais para com o desenvolvimento do sorgo a campo. Em nosso experimento foi demonstrado uma forte correlação positiva significativa entre o P e CTC ($r = 0,68$; $r = 0,80$) (Tabela 7). A sorção do P está relacionada a vários mecanismos, como mineralogia, MOS, grau de humificação, minerais de argila e óxidos de Fe/Al (Yang *et al.*, 2024; Debicka *et al.*, 2023), os dois últimos constituem a fração mais reativa dos solos. No entanto, o PCZ pode explicar grande parte dos fenômenos de superfície, como a adsorção do P a fase mineral. Os coeficientes de correlação revelaram uma correlação positiva significativa entre o Cu e o Fe ($r = 0,68$), o

que pode ser explicado pela sorção com a MOS e óxidos hidratados de Fe, Al e Mn na formação de complexos orgânicos-minerais refratários de menor solubilidade e mobilidade via adsorção ou coprecipitação (Li *et al.*, 2023; Formentini *et al.*, 2022; Seda *et al.*, 2016), o que reduz suas perdas por lixiviação.

Em contraste, há correlações negativas do P para com o Zn no solo ($r = -0,71$). A natureza antagonista dessa associação pode ser devida a variações no pH, onde o P compete com o Zn, levando a formação de complexos insolúveis um com o outro por adsorção a óxidos de ferro e alumínio, o que limita sua disponibilidade às plantas (Zhang *et al.*, 2021). O potencial efeito do Fe na CTC pode ocorrer por dissolução redutiva variável na presença de partículas organominerais estáveis ou revestimentos de óxidos de Fe (Favre *et al.*, 2006). Os óxidos de Fe aumentam a carga positiva do solo devido seu elevado PCZ, o que pode contrabalançar parcialmente as cargas negativas na superfície dos minerais, alterando a carga superficial e CTC efetiva (Ketrot *et al.*, 2013). Cabe ressaltar o papel chave da mineralogia e textura aliados a práticas de gestão do solo na disponibilidade de nutrientes e correlações entre os mesmos em ambientes intemperizados, como demonstrado por Rosolem & Calonego (2013) e Geremu *et al.* (2021).

Cabe ressaltar que a avaliação nutricional do sorgo no estágio de florescimento demonstrou redução significativa para o teor de S em inoculação com *A. brasilense* em solo de textura média (Tabela 4). O incremento de S rizosférico resultante da aplicação de *A. brasilense* (Tabela 5), não necessariamente implica no efeito aprimorado da solubilização de S no solo, sendo o processo altamente dependente de fatores, como propriedades de solo, condições ambientais, atividade microbiana e genótipo das plantas (Gahan & Schmalenberger, 2014; Ranadev *et al.*, 2023; Kertesz & Mirleau, 2004). Em nossos resultados, a redução do teor de S nos tecidos do sorgo para solo de textura média pode ser explicada pela competição por recursos de espaço (nichos ecológicos) e nutrientes com a microbiota nativa induzida por *A. brasilense*. De fato, a síntese aprimorada de fitohormônios exsudados por *A. brasilense*, particularmente auxinas é capaz de moldar a arquitetura radicular, elevando a taxa de rizodeposição (Zhao *et al.*, 2023), o que constitui em importante fonte de C e nutrientes aos microrganismos heterotróficos (Chauhan *et al.*, 2023). No entanto, o efeito de ativação decorrente da decomposição microbiana de resíduos pobres em enxofre com ampla relação C:S pode conduzir a imobilização líquida de S nos tecidos microbianos (Shahsavani & Gholami, 2009), o que intensifica a competição entre plantas e microrganismos e limita a aquisição de S pelas plantas (Kertesz & Mirleau, 2004).

Notadamente, o fator textural afeta profundamente um conjunto de processos ecológicos do solo, como aeração, armazenamento de água e dinâmica de nutrientes (Wang *et al.*, 2025; Vinhal-Freitas *et al.*, 2017), em que a maior demanda metabólica por íons sulfato ($S-SO_4^{2-}$) associada a alta mobilidade de S em solos com menor teor de argila, o torna mais suscetível a perdas por lixiviação (Sharma *et al.*, 2024b) e dessulfurização na forma de H_2S (Heinze *et al.*, 2021). Desse modo, o menor conteúdo de S percebido para ambos os ensaios, notadamente em solo de textura média (Tabela 5) com concentração inferior ao limite crítico (LC) ($< 10 \text{ mg Kg}^{-1}$) (Chaudhary *et al.*, 2023) interfere negativamente no funcionamento da enzima nitrogenase com prejuízo à fixação biológica de N_2 (Siegl *et al.*, 2024), como na absorção de nutrientes devido sua interrelação com os elementos N-Mg-K, alterando a eficiência de uso do nitrogênio (EUN) (Mustafa *et al.*, 2022). O S é componente estrutural de aminoácidos (cisteína e metionina), precursores de compostos antioxidantes (Métayer *et al.*, 2008), cuja estequiometria N:S constitui parâmetro responsivo para o fornecimento de S às plantas (Kulczycki *et al.*, 2023). Particularmente, uma das possíveis causas da deficiência de S nas plantas têm sido atribuída à redução na taxa de emissão atmosférica de H_2S ocorrida nas últimas décadas (Ma *et al.*, 2021).

Relativamente, os teores de micronutrientes catiônicos (Cu, Fe, Mn e Zn) dos tecidos do sorgo encontram-se abaixo do intervalo de referência para ambos os tratamentos (Martinez *et al.*, 1999; Boaretto *et al.*, 2009) em ensaio com solo de textura média (Tabela 4). As concentrações destes elementos fora da faixa de suficiência para o sorgo estão de acordo com a menor disponibilidade no solo. Além disso, o baixo nível de micronutrientes extraíveis (Cu, Fe, Mn e Zn) nos tecidos do sorgo pode ser atribuído a deficiência aguda destes elementos no solo em função de fatores como, menor teor de MO, elevado pH do solo, à textura e ao estresse hídrico (Kumar *et al.*, 2016; Langridge, 2022). Assim, a disponibilidade de micronutrientes essenciais é governada fundamentalmente por propriedades físico-químicas responsáveis por moldar a dinâmica de sorção, dessorção, transporte e lixiviação desses elementos (Korzeniowska *et al.*, 2025), cuja fração imediatamente disponível à absorção radicular é ainda mais limitada em solos com menor teor de argila ou MO (Moreno-Jiménez *et al.*, 2019). Portanto, práticas de manejo como, calagem e fertilização contínuas tendem a elevar o pH do solo, que associado a fatores edáficos como, textura, menor superfície específica e CTC reduz significativamente a disponibilidade de micronutrientes pela formação de hidróxidos, óxidos ou carbonatos pouco solúveis (Moreira *et al.*, 2017; Gunnarsson *et al.*, 2022).

Portanto, nossos resultados mostraram interação significativa para os teores de Cu, Fe e Zn com *A. brasilense* em solo de textura média (Tabela 5). O *A. brasilense* é devidamente

caracterizado por estimular o desenvolvimento vegetal através de múltiplos mecanismos, o que aumenta a aquisição de nutrientes e a saúde geral das plantas (Mancilla-Álvarez *et al.*, 2025). No entanto, o menor conteúdo observado para com os micronutrientes metálicos em solo rizosférico, em comparação ao período pré-semeadura (Tabela 3) pode ser devida à ação indireta impulsionada por *A. brasilense* ao modificar a arquitetura radicular (Silva *et al.*, 2022), como de efeitos nas propriedades edáficas. Além disso, os mecanismos relacionados às formas extraíveis (DTPA) para estes micronutrientes são moldados, principalmente, pelo equilíbrio entre reações de precipitação, dissolução, complexação e adsorção a superfícies mineral e orgânica do solo (Fageria *et al.*, 2002). Desse modo, a reatividade de partições interfaciais destes elementos com os componentes do solo é governada por interações complexas que afetam significativamente sua mobilidade, especiação e biodisponibilidade decorrente de alterações na carga superficial, superfície específica e grupos funcionais ativos (Li *et al.*, 2022a). Assim, os resultados vistos para os diferentes tratamentos em solo de textura média podem ser devidos a adoção de práticas de manejo integradas as propriedades físico-químicas do solo na presença do reduzido déficit hídrico ocorrido durante o ciclo de desenvolvimento do sorgo.

A calagem, assim como, a fertilização são práticas agrícolas constantes no manejo de solos do Cerrado pelos benefícios que proporcionam ao neutralizar a toxidez e melhorar a disponibilidade de nutrientes essenciais às plantas (Junior *et al.*, 2020; Enesi *et al.*, 2023), além dos benefícios nas propriedades físico-química e biológica dos solos. No entanto, a aplicação de altas taxas de calcário pode levar a redução na disponibilidade de micronutrientes extraíveis (Cu^{2+} , Fe^{2+} e Zn^{2+}) (Moreira *et al.*, 2024). Neste contexto, o aumento no valor do pH induz a formação de precipitados insolúveis decorrente da maior reatividade a superfícies minerais, o que reduz sua fração trocável (Naeem *et al.*, 2023; Regasa *et al.*, 2025). Assim, o comportamento observado no tratamento com o isolado microbiano pode ser justificado pela possível saturação dos sítios de adsorção. A alta afinidade do Cu aos componentes do solo leva a formação de complexos organometálicos com as frações húmicas estáveis e adsorção específica a óxidos de Fe e Al (Darweesh *et al.*, 2022). Em condições de pH alcalino, a solubilidade do zinco (Zn) diminui drasticamente devido à forte sorção a carbonatos e aos colóides do solo (Singh & Sharma, 2019; De Francisco *et al.*, 2024), enquanto que o ferro (Fe) reduz severamente sua solubilidade no solo, onde predominam formas quelatadas (Fe^{3+}) (Saleem *et al.*, 2023; Bhat *et al.*, 2024; Colombo *et al.*, 2014).

No entanto, a cepa de *A. brasilense* é funcionalmente capaz de aumentar a solubilidade do Fe, como visto em ensaio com solo de textura média por diversos mecanismos (Tabela 4). Uma das estratégias adotadas consiste na síntese de sideróforos para quelação do íon Fe(III) em ambientes de menor disponibilidade por Fe (Timofeeva *et al.*, 2022). Dentre as especificidades, o complexo Fe-sideróforo é caracterizado por sua atividade antifúngica a vários patógenos de plantas, como demonstrado por Tortora *et al.* (2011) com *A. brasilense* no biocontrole de *Colletotrichum acutatum*, assim como, no controle de *Alternaria*, *Bipolaris* e *Fusarium* (López-Reyes *et al.*, 2017). Outro mecanismo usado por *A. brasilense* para recuperar Fe consiste em uma cascata de sinalização que leva a acidificação da região no entorno da raiz pela extrusão da bomba de prótons H⁺ -ATPase da membrana plasmática, alterando a solubilidade do íon Fe(III) insolúvel para Fe(II) de maior solubilidade (Marastoni *et al.*, 2019; Pii *et al.*, 2016). Portanto, uma abordagem holística dos mecanismos de regulação presentes nos processos de especiação, mobilidade e disponibilidade de nutrientes às plantas no microbioma do solo se faz necessária.

Embora notadamente conhecido por sua resiliência à seca, em comparação a outras culturas de grãos, o sorgo necessita de 450-650 mm de água durante seu ciclo de desenvolvimento para o máximo rendimento, a depender do estágio de desenvolvimento, genótipo e condições ambientais (Assefa *et al.*, 2010). O estresse hídrico observado durante o ciclo de desenvolvimento do sorgo em solo de textura média (Figura 7) tem relação negativa com a disponibilidade de metais, moldado por mecanismos indiretos sobre as propriedades do solo. Assim, o menor teor de água pode afetar profundamente as propriedades físico-químicas do solo (Zhang *et al.*, 2024). Diversos fatores são responsáveis por regular a disponibilidade de nutrientes no solo, tal como pH, teor de MOS, temperatura, textura e umidade (Hasheminasab *et al.*, 2023). Assim, a maior limitação hídrica ocasiona a redução da MOS e eleva o pH do solo (Deng *et al.*, 2021; Schärer *et al.*, 2025), o que afeta a solubilidade de microelementos no solo, particularmente o Zn (Moreno-Jiménez *et al.*, 2019). Portanto, a seca pode ocasionar efeitos prejudiciais ao alterar a estrutura funcional, diversidade e atividade microbiana do solo, quanto o transporte de nutrientes no solo até as raízes (De Silva *et al.*, 2025; Bista *et al.*, 2018), com prejuízo para o crescimento das culturas.

Notadamente, o *A. brasilense* é caracterizado por alterar a arquitetura das raízes, levando a formação de um sistema radicular denso e superficial, o que facilita a aquisição de nutrientes com menor mobilidade, como o P (Zhao *et al.*, 2023). Mesmo sob condições de estresse, o *A. brasilense* é capaz de solubilizar fosfatos e aumentar sua biodisponibilidade às plantas (Bargaz

et al., 2021). No entanto, o menor incremento de P nos tecidos do sorgo (Tabela 4), e consequente redução na atividade da fosfatase ácida (Tabela 6) com o isolado microbiano pode ser devido à forte sorção do fósforo inorgânico (Pi) aos colóides do solo, assim como à imobilização de P nos tecidos microbianos induzida pela atividade de *A. brasilense*. A reduzida taxa de difusão no solo associada a alta reatividade a fração mineral aumenta a adsorção de fosfato a silicatos de argila 1:1 e oxihidróxidos de Fe/Al (Rodrigues *et al.*, 2016; Hasan *et al.*, 2016). Além do mais, práticas conservacionistas, como plantio direto (PD) em sistemas agrícolas é fator crucial para a entrada e estabilização de COS (Han *et al.*, 2025), como percebido em nossos resultados (Tabela 3). A adição de matéria orgânica fornece aporte de CO ao solo, cuja necessidade por carbono impulsiona a alocação para biomassa microbiana (Tao *et al.*, 2023). Entretanto, a baixa disponibilidade de P leva a microbiota a competir com as plantas por sua aquisição na presença de transportadores específicos de fosfato (Zhang *et al.*, 2022; Cheng *et al.*, 2023).

Contudo, a estrutura e diversidade microbiana é fundamental para o estabelecimento do fluxo de matéria e energia e regulação da fertilidade do solo (Chen *et al.*, 2024). Nesse sentido, o CBM é indispensável para a transformação e ciclagem da matéria orgânica nos ecossistemas, refletindo o estado biológico do solo associado à dinâmica de nutrientes e C orgânico (CO) (Wu *et al.*, 2024; Patoine *et al.*, 2022). Alterações nas práticas de manejo e tipo de cobertura vegetal podem influenciar significativamente a entrada, qualidade e quantidade de C disponível, bem como o sequestro e estabilização de COS visto em ambos os solos (Tabela 3). Desse modo, diversos fatores são responsáveis por determinar a estabilização de CO, como associações com organominerais (Xue *et al.*, 2022; Kirschbaum *et al.*, 2020), influência de minerais filossilicatos e óxidos de ferro (Calero *et al.*, 2023), com impacto nas propriedades físico-químicas e biológicas do solo em curto espaço de tempo (Li *et al.*, 2021b; Gu *et al.*, 2019). No entanto, fatores como clima, topografia e textura do solo são impulsionadores-chaves da perda e redistribuição do COS (Li *et al.*, 2022b). Solos de textura mais grosseira condicionam menor proteção física e rápida renovação de substratos facilmente decomponíveis (Kpemoua *et al.*, 2022). Assim, o aporte de material orgânico residual associado ao menor revolvimento do solo pode condicionar o incremento de C orgânico (Ball *et al.*, 2025), como observado com *A. brasilense* (Table 5) em solo de textura média.

Contudo, o *A. brasilense* reportado como uma colonizadora prolífica de raízes de gramíneas pode estabelecer relações interespecíficas e induzir a alterações morfológicas nas raízes (Housh *et al.*, 2021; Dardanelli *et al.*, 2008). Tais modificações no microbioma

rizosférico induzido por *A. brasilense* pode favorecer a ação de táxons copiotróficos (estrategistas r) que apresentam menor desempenho, em comparação aos estrategistas k pela eficiência de uso de C (EUC) (Yaghoubi Khanghahi *et al.*, 2025; Gao *et al.*, 2025; Lynch, 1984). Portanto, a diminuição do CBM percebido em nossos resultados com *A. brasilense* (Tabela 6), pode ser justificado pela intensa competição com a microbiota nativa por espaço e nutrientes na rizosfera (Pedrinho *et al.*, 2024), alterando o funcionamento e estrutura da comunidade microbiana. Assim, o efeito de ativação não necessariamente se traduz em maior acúmulo de biomassa microbiana, uma vez que o C assimilado pode ser rapidamente respirado ou direcionado para as plantas (Panchal *et al.*, 2022). Conseqüentemente, o efeito de priming rizosférico pode levar tanto a facilitação quanto a competição por nutrientes entre plantas e microrganismos (Favaro *et al.*, 2025). Entretanto, estudos sugerem que após um período de perturbação inicial, as comunidades bacterianas nativas se recuperem (Pedrinho *et al.*, 2024).

Nesse contexto, o potencial efeito da atividade enzimática como indicador bioquímico/biológico da qualidade do solo (QS) o caracteriza como importante discriminante por sua sensibilidade a fatores de estresse ambiental e antropogênico (Piotrowska-Długosz *et al.*, 2021), influenciada por parâmetros, como vegetação, práticas agrícolas, pH, umidade, temperatura, estabilidade dos agregados, disponibilidade de substrato (Kotroczo *et al.*, 2014; Daunoras *et al.*, 2024). Devida a ação dos microrganismos, a atividade enzimática exerce papel preponderante na dinâmica da MOS (Khan *et al.*, 2018), armazenamento de COS (Čapek *et al.*, 2019), influenciando a dinâmica do ciclo clima-(C) (Crowther *et al.*, 2016), além de processos, como humificação e renovação de nutrientes. Vários mecanismos podem influenciar a atividade enzimática, como variação sazonal decorrente de modificações na taxa de precipitação.

A menor atividade da fosfatase ácida percebida com *A. brasilense* em solo argiloso (Tabela 6) pode estar relacionada a competição por nutrientes, limitação por recursos, redução da população microbiana, inativação de enzimas e produção de compostos inibitórios (Luo *et al.*, 2025) dentro do complexo ecossistema do solo. Diversos parâmetros podem incidir sobre a atividade da fosfatase ácida, por meio da relação N e P adicionados, conteúdo de MOS, composição de comunidades microbianas, profundidade, sucessão ecológica, incêndio e desmatamento (Margalef *et al.*, 2017). Reduções na atividade da fosfatase ácida pode ser estabelecido a uma condição limite por N e P, como a restrição na disponibilidade de água no solo (Gou *et al.*, 2024; Waring *et al.*, 2014). O maior estímulo à presença de substratos de P orgânico ao P disponível devido a sorção de (Pi) estabilizado a fração mineral do solo cria um reservatório de P legado, que em razão do acoplamento entre os ciclos de N e P pode alterar a

expressão de genes relacionados a atividade da fosfatase (Margalef *et al.*, 2021; Janes-Bassett *et al.*, 2022). Da mesma forma, a umidade do solo é fator chave para a regulação da disponibilidade de P com reflexo direto na atividade microbiana. Nossos resultados para a atividade da fosfatase ácida em condições de solos tropicais corrobora com o de outros autores (Baligar *et al.*, 1999; Carneiro *et al.*, 2004).

5 CONCLUSÃO

Os efeitos da aplicação do isolado microbiano foram distintos ou dependentes da condição edáfica, diferindo entre o solo de textura argilosa e arenosa.

Em Latossolo Vermelho de textura argilosa, o uso do isolado de *Azospirillum brasilense* foi associado a maior produtividade de sorgo, C da biomassa microbiana, e teores de S, K, Cu no solo, mas com diminuição de concentração de nutrientes no tecido vegetal e de atividades enzimáticas no solo.

Em solo de textura média, a aplicação de isolado de *A. brasilense* aumentou os teores de Cu, Fe e Zn, mas diminuiu o conteúdo de S nos tecidos do sorgo e o C da biomassa microbiana. De forma geral, o uso do isolado microbiano no solo de textura média foi associado positivamente aos teores de matéria orgânica, N, P, K, Cu, Fe, Zn, atividade de FDA e qCO₂ no solo, e teores na planta de K e Cu; e negativamente associado a C da biomassa microbiana, CTC, teores de Ca, Mg, pH no solo, e teores na planta de S, B e Fe.

Os estímulos coincidentes do tratamento biológico nos dois solos foram os maiores teores de K e Cu no solo, e diminuição dos teores na planta de S, B e Fe, quando indicados pela análise de componentes principais (ACP).

Para certificação desses resultados e entendimento dos mecanismos que levam aos fenômenos observados, são necessários mais estudos em outros locais, com variação de doses do produto, investigação da comunidade microbiana via tecnologias ômicas, e de variáveis físico-químicas de nutriente, matéria orgânica e mineralogia do solo. Visando melhor aproveitamento dos efeitos benéficos de insumos biológicos, é importante também a colaboração entre centros de pesquisa e indústria para o estabelecimento de novas cultivares e linhagens que melhor estimulem o efeito rizosférico, além da investigação de formulações com consórcio de inoculantes microbianos, utilizando tecnologias de aplicação como associação a nanopartículas. Ressalta-se que o manejo biológico associado à gestão eficiente no uso da terra, com práticas conservacionistas, possibilita minimizar a dependência no uso de fertilizantes

sintéticos ou minerados, buscando a sustentabilidade agrícola-ambiental e a segurança alimentar.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALVES, G. S.; BERTINI, S. C. B.; BARBOSA, B. B. *et al.* Fungal endophytes inoculation improves soil nutrient availability, arbuscular mycorrhizal colonization and common bean growth. **Rhizosphere**, v. 18, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2021.100330>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S2452219821000264>. Acesso em: 10 maio 2025.
- ANDERSON, J. P. E. Soil respiration. *In*: Page, A. L.; Miller, R. H.; Keeney, D. R. (eds). **Methods of Soil Analysis**. Part 2: Chemical and Microbiological Properties. 2. ed. Madison: American Society of Agronomy. Soil Science Society of America, 1982. p. 831-871. (Agronomy Monograph, n. 9). Disponível em: <https://access.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.2134/agronmonogr9.2.2ed.frontmatter>. Acesso em: 20 jun. 2025.
- ANDERSON, T.-H.; DOMSCH, K. H. The metabolic quotient for CO₂ (qCO₂) as a specific activity parameter to assess the effect of environmental condition, such as pH on the microbial biomass of forest soils. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 25, p. 393-395, 1993. DOI: [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(93\)90140-7](https://doi.org/10.1016/0038-0717(93)90140-7). Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/0038071793901407>. Acesso em: 23 jun. 2025.
- ANGST, G.; POKORNÝ, J.; MUELLER, C. W.; PRATER, I. *et al.* Soil texture affects the coupling of litter decomposition and soil organic matter formation. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 159, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108302>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0038071721001759>. Acesso em: 12 out. 2025.
- ASSEFA, Y.; STAGGENBORG, S. A.; PRASAD, V. P. V. Grain sorghum water requirement and responses to drought stress: A review. **Crop Management Research**, v. 9, n. 1, p. 1-11, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1094/CM-2010-1109-01-RV>. Disponível em: <https://access.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1094/CM-2010-1109-01-RV>. Acesso em: 27 set. 2025.
- BALIGAR, V. C.; WRIGHT, R. J.; FAGERIA, N. K.; PITTA, G. V. E. Enzyme activities in cerrado soils of Brazil. **Comm. Soil Sci. Plant Anal.**, v. 30, p. 1551-1560, 1999. DOI: <https://doi.org/10.1080/00103629909370306>. Disponível em: <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/00103629909370306>. Acesso em: 12 jan. 2026.
- BALL, K. R.; GUO, Y.; HALLETT, P. D. *et al.* Soil organic and inorganic carbon interactions under tillage and cover cropping determine potential for carbon accumulation in temperate, calcareous soils. **Soil and Tillage Research**, v. 247, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.still.2024.106369>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167198724003702>. Acesso em: 06 fev. 2026.

BARBOSA, B. B.; PIMENTEL, J. P.; RODOVALHO, N. S. *et al.* Ascomycetous isolates promote soil biological and nutritional attributes in corn and soybeans in sandy and clayey soils. **Rhizosphere**, v. 24, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2022.100625>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S2452219822001550>. Acesso em: 10 maio 2025.

BARDSLEY, C.; LANCASTER, J. Sulfur. *In*: Norman, A. G. (eds). **Methods of Soil Analysis**. Part 2: Chemical and Microbiological Properties. American Society of Agronomy and Soil Science Society of America, 1965. p. 1102-1116. DOI: <https://doi.org/10.2134/agronmonogr9.2.c28>. Disponível em: <https://access.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.2134/agronmonogr9.2.c28>. Acesso em: 17 jun. 2025.

BARGAZ, A.; ELHAISSOUFI, W.; KHOURCHI, S. *et al.* Benefits of phosphate solubilizing bacteria on belowground crop performance for improved crop acquisition of phosphorus. **Microbiological Research**, v. 252, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2021.126842>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0944501321001488>. Acesso em: 10 fev. 2026.

BASHAN, Y. *et al.* Soil parameters which affect the survival of *Azospirillum brasilense*. *In*: Fendrik, I.; Del Gallo, M.; Vanderleyden, J.; De Zamaroczy, M. (eds). **Azospirillum VI and related microorganisms**. NATO ASI Series. Springer, Berlin, Heidelberg, 37, 1995. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-642-79906-8_49. Disponível em: https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-642-79906-8_49. Acesso em: 22 abr. 2025.

BASU, A.; PRASAD, P.; DAS, S. N. *et al.* Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) as green bioinoculants: recent developments, constraints, and prospects. **Sustainability**, v. 13, n. 3, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3390/su13031140>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2071-1050/13/3/1140>. Acesso em: 21 abr. 2025.

BHAT, M. A.; MISHRA, A. K.; SHAH, S. N. *et al.* Soil and mineral nutrients in plant health: a prospective study of iron and phosphorus in the growth and development of plants. **Curr. Issues Mol. Biol.**, v. 46, n. 6, p. 5194-5222, 2024. DOI: <https://doi.org/10.3390/cimb46060312>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/1467-3045/46/6/312>. Acesso em: 05 fev. 2026.

BISTA, D. R.; HECKATHORN, S. A.; JAYAWARDENA, D. M. *et al.* Effects of drought on nutrient uptake and the levels of nutrient-uptake proteins in roots of drought-sensitive and -tolerant grasses. **Plants (Basel)**, v. 7, n. 2, p. 28, 2018. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants7020028>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2223-7747/7/2/28>. Acesso em: 21 fev. 2026.

BOARETTO, A. E.; RAIJ, B. van.; SILVA, F. C. da. *et al.* Amostragem e acondicionamento e preparo de amostras de planta para análise química. *In*: Silva, F. C. da. (eds). **Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes**. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica. Rio de Janeiro: Embrapa Solos, p. 61-85, 2009. Disponível em: <chrome-extension://efaidnbmnnnibpcajpcgclefindmkaj/https://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/bitstream/doc/256880/1/PL-Amostragem-acondicionamento-2009.pdf>. Acesso em: 19 ago. 2025.

BRUCKER, E.; KERNCHEN, S.; SPOHN, M. Release of phosphorus and silicon from minerals by soil microorganisms depends on the availability of organic carbon. **Soil Biol. Biochem.**, v. 143, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107737>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0038071720300341>. Acesso em: 17 maio 2025.

CALERO, J.; GARCÍA-RUIZ, R.; TORRÚS-CASTILLO, M. *et al.* Role of clay mineralogy in the stabilization of soil organic carbon in olive groves under contrasted soil management. **Minerals**, v. 13, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/min13010060>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2075-163X/13/1/60>. Acesso em: 12 jan. 2026.

ČAPEK, P.; STARKE, R.; HOFMOCKEL, K. S. *et al.* Apparent temperature sensitivity of soil respiration can result from temperature driven changes in microbial biomass. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 135, p. 286-293, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.05.016>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0038071719301506>. Acesso em: 21 fev. 2026.

CARNEIRO, R. G.; MENDES, I. C.; LOVATO, P. E. *et al.* Indicadores biológicos associados ao ciclo do fósforo em solos de Cerrado sob plantio direto e convencional. **Pesq. Agropec. Bras.**, v. 39, n. 7, p. 661-669, 2004. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2004000700007>. Disponível em: <https://www.scielo.br/j/pab/a/TKzLkPGBnKgPRrtPCNzjpMr/?format=html&lang=pt>. Acesso em: 12 jan. 2026.

CHAUDHARY, S.; SINDHU, S. S.; DHANKER, R. *et al.* Microbes-mediated sulphur cycling in soil: impact on soil fertility, crop production and environmental sustainability. **Microbiological Research**, v. 271, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2023.127340>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0944501323000423>. Acesso em: 11 jan. 2026.

CHAUHAN, P.; SHARMA, N.; TAPWAL, A. *et al.* Soil microbiome: diversity, benefits and interactions with plants. **Sustainability**, v. 15, n. 19, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/su151914643>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2071-1050/15/19/14643>. Acesso em: 27 out. 2025.

CHEN, Q.; SONG, Y.; AN, Y. *et al.* Soil microorganisms: their role in enhancing crop nutrition and health. **Diversity**, v. 16, n. 12, 2024. DOI: <https://doi.org/10.3390/d16120734>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/1424-2818/16/12/734>. Acesso em: 15 fev. 2026.

CHENG, Y.; NARAYANAN, M.; SHI, X. *et al.* Phosphate-solubilizing bacteria: Their agroecological function and optimistic application for enhancing agro-productivity. **Science of The Total Environment**, v. 901, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.166468>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0048969723050933>. Acesso em: 14 fev. 2026.

CHOWDHURI, I.; PAL, S. C. Challenges and potential pathways towards sustainable agriculture crop production: A systematic review to achieve sustainable development goals

(SDGs). **Soil and Tillage Research**, v. 248, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.still.2024.106442>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0167198724004434>. Acesso em: 09 abr. 2025.

COHEN, A. C.; BOTTINI, R.; PONTIN, M. *et al.* *Azospirillum brasilense* ameliorates the response of *Arabidopsis thaliana* to drought mainly via enhancement of ABA levels. **Physiologia Plantarum**, v. 153, n. 1, p. 79-90, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1111/ppl.12221>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24796562/>. Acesso em: 23 maio 2025.

COLOMBO, C.; PALUMBO, G.; HE, J. Z. *et al.* Review on iron availability in soil: interaction of Fe minerals, plants, and microbes. **J. Soils Sediments**, v. 14, p. 538-548, 2014. DOI: <https://doi-org.ez34.periodicos.capes.gov.br/10.1007/s11368-013-0814-z>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11368-013-0814-z>. Acesso em: 04 fev. 2026.

COMER-WARNER, S. A.; GOODDY, D. C.; ULLAH, S. *et al.* Seasonal variability of sediment controls of carbon cycling in an agricultural stream. **Science of The Total Environment**, v. 688, p. 732-741, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.06.317>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0048969719328906>. Acesso em: 10 out. 2025.

CROWTHER, T. W.; TODD-BROWN, K. E. O.; ROWE, C. W. *et al.* Quantifying global soil carbon losses in response to warming. **Nature**, v. 540, p. 104-108, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature20150>. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/nature20150>. Acesso em: 21 fev. 2026.

DARDANELLI, M. S.; DE CÓRDOBA, F. J. F.; ESPUNY, M. R. *et al.* Effect of *Azospirillum brasilense* coinoculated with *Rhizobium* on *Phaseolus vulgaris* flavonoids and Nod factor production under salt stress. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 40, n. 11, p. 2713-2721, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.06.016>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0038071708002149>. Acesso em: 17 fev. 2026.

DARWEESH, M. A.; ELGENDY, M. Y.; AYAD, M. I. *et al.* Adsorption isotherm, kinetic, and optimization studies for copper (II) removal from aqueous solutions by banana leaves and derived activated carbon. **South African Journal of Chemical Engineering**, v. 40, p. 10-20, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.sajce.2022.01.002>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1026918522000026>. Acesso em: 02 fev. 2026.

DA CONCEIÇÃO BISPO, P.; PICOLI, M. C. A.; MARIMON, B. S. *et al.* Overlooking vegetation loss outside forests imperils the Brazilian Cerrado and other non-forest biomes. **Nat. Ecol. Evol.**, v. 8, p. 12-13, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41559-023-02256-w>. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/s41559-023-02256-w>. Acesso em: 11 abr. 2025.

DA SILVA, F. A. M.; DE OLIVEIRA, A. D.; DE CARVALHO, A. M. *et al.* Effects of agricultural management and of climate change on N₂O emissions in an area of the Brazilian

Cerrado: Measurements and simulations using the STICS soil-crop model. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 363, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agee.2023.108842>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0167880923005017>. Acesso em: 11 abr. 2025.

DAUNORAS, J.; KAČERGIUS, A.; GUDIUKAITĖ, R. Role of soil microbiota enzymes in soil health and activity changes depending on climate change and the type of soil ecosystem. **Biology (Basel)**, v. 13, n. 2, 2024. DOI: <https://doi.org/10.3390/biology13020085>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2079-7737/13/2/85>. Acesso em: 20 fev. 2026.

DE ANDRADE, L. A.; SANTOS, C. H. B.; FREZARIN, E. T. *et al.* Plant growth-promoting rhizobacteria for sustainable agricultural production. **Microorganisms**, v. 11, n. 4, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/microorganisms11041088>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2076-2607/11/4/1088>. Acesso em: 18 abr. 2025.

DEBICKA, M.; MORSHEDIZAD, M.; LEINWEBER, P. The effects of dissolved organic matter derived from agricultural waste materials on phosphorus sorption in sandy soils. **Agriculture**, v. 13, n. 11, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/agriculture13112164>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2077-0472/13/11/2164>. Acesso em: 14 out. 2025.

DE CORATO, U.; VIOLA, E.; KESWANI, C. *et al.* Impact of the sustainable agricultural practices for governing soil health from the perspective of a rising agri-based circular bioeconomy. **Applied Soil Ecology**, v. 194, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2023.105199>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0929139323003979>. Acesso em: 07 maio 2025.

DE OLIVEIRA, V. A. *et al.* Soils of Cerrados, the Brazilian Savannas. *In*: Schaefer, C. E. G. R. (eds). **The soils of Brazil**. World Soils Book Series. Springer, Cham, 2023. p. 129-173. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-031-19949-3_5. Disponível em: https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-031-19949-3_5#citeas. Acesso em: 13 abr. 2025.

DE SILVA, S.; KARIYAWASAM HETTI GAMAGE, L.; THAPA, V. R. Impact of drought on soil microbial communities. **Microorganisms**, v. 13, n. 7, 2025. DOI: <https://doi.org/10.3390/microorganisms13071625>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2076-2607/13/7/1625>. Acesso em: 21 fev. 2026.

DENG, L.; PENG, C.; KIM, D. G. *et al.* Drought effects on soil carbon and nitrogen dynamics in global natural ecosystems. **Earth-Science Reviews**, v. 214, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2020.103501>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S001282522030547X>. Acesso em: 19 fev. 2026.

DE FRANCISCO, M.; ROMEIRO, A.; DURÃES, L. *et al.* Environmental behaviour of synthesized and commercial agricultural zinc products: Leaching, migration, and availability in soils. **J. Soil Sci. Plant Nutr.**, v. 24, p. 5293-5308, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1007/s42729-024-01908-5>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s42729-024-01908-5>. Acesso em: 03 fev. 2026.

DEVNARAIN, N.; CRAMPTON, B. G.; CHIKWAMBA, R. *et al.* Physiological responses of selected African sorghum landraces to progressive water stress and re-watering. **South African Journal of Botany**, v. 103, p. 61-69, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2015.09.008>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0254629915004007>. Acesso em: 14 out. 2025.

EGGEN, M.; OZDOGAN, M.; ZAITCHIK, B. *et al.* Vulnerability of sorghum production to extreme, sub-seasonal weather under climate change. **Environ. Res. Lett.**, v. 14, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aafe19>. Disponível em: <https://iopscience.iop.org/article/10.1088/1748-9326/aafe19>. Acesso em: 14 out. 2025.

ENESI, R. O.; DYCK, M.; CHANG, S. *et al.* Liming remediates soil acidity and improves crop yield and profitability – a meta-analysis. **Front. Agron.**, v. 5, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3389/fagro.2023.1194896>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/agronomy/articles/10.3389/fagro.2023.1194896/full>. Acesso em: 14 dez. 2025.

ESPITIA-HERNÁNDEZ, P.; CHÁVEZ GONZÁLEZ, M. L.; ASCACIO-VALDÉS, J. Á. *et al.* Sorghum (*Sorghum bicolor* L.) as a potential source of bioactive substances and their biological properties. **Crit. Rev. Food Sci. Nutr.**, v. 62, n. 8, p. 2269-2280, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1080/10408398.2020.1852389>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/33280412/>. Acesso em: 29 abr. 2025.

FAGBEMI, F.; FUNMILOLA OKE, D.; FAJINGBESI, A. Climate-resilient development: An approach to sustainable food production in sub-Saharan Africa. **Future Foods**, v. 7, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fufo.2023.100216>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2666833523000023>. Acesso em: 08 abr. 2025.

FAGERIA, N. K.; BALIGAR, V. C.; CLARK, R. B. Micronutrients in crop production. **Advances in Agronomy**, v. 77, p. 185-268, 2002. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(02\)77015-6](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(02)77015-6). Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/chapter/bookseries/abs/pii/S0065211302770156>. Acesso em: 27 jan. 2026.

FAVARO, A.; SINGH, B.; WARREN, C. *et al.* Differences between priming and rhizosphere priming effects: Concepts and mechanisms. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 205, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2025.109769>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0038071725000628>. Acesso em: 19 fev. 2026.

FAVRE, F.; BOGDAL, C.; GAVILLET, S. *et al.* Changes in the CEC of a soil smectite-kaolinite clay fraction as induced by structural iron reduction and iron coatings dissolution. **Applied Clay Science**, v. 34, p. 95-104, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.clay.2006.04.010>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0169131706001220>. Acesso em: 15 out. 2025.

FERREIRA, A. S.; CAMARGO, F. A. O.; Vidor, C. Utilização de microondas na avaliação da biomassa microbiana do solo. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 23, n. 4, p. 991-996, 1999. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-06831999000400026>. Disponível em: <https://www.scielo.br/j/rbcs/a/rxFZGbfmkv3dmbY78GcVjQr/abstract/?lang=pt>. Acesso em: 21 jun. 2025.

FERREIRA, A. S.; ESPÍNDOLA, S. P.; CAMPOS, M. R. Assessment and kinetics of soil phosphatase in Brazilian Savanna systems. **An. Acad. Bras. Cienc.**, v. 88, n. 2, p. 1035-44, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1590/0001-3765201620140033>. Disponível em: <https://www.scielo.br/j/aabc/a/mpnGc9f9GbyBp3FmdVvfvVn/?lang=en>. Acesso em: 27 jun. 2025.

FORMENTINI, T. A.; BASILE-DOELSCH, I.; LEGROS, S. *et al.* Copper (Cu) speciation in organic-waste (OW) amended soil: Instability of OW-borne Cu(I) sulfide and role of clay and iron oxide minerals. **Science of The Total Environment**, v. 848, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.157779>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0048969722048781>. Acesso em: 07 dez. 2025.

GAHAN, J.; SCHMALENBERGER, A. The role of bacteria and mycorrhiza in plant sulfur supply. **Front. Plant Sci.**, v. 5, 2014. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00723>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2014.00723/full>. Acesso em: 19 dez. 2025.

GAO, Y.; ZHOU, J.; LIN, T.-C. *et al.* The dominance of K-strategy microbes enhances the potential of soil carbon decomposition under long-term warming. **Applied Soil Ecology**, v. 206, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2024.105854>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0929139324005857>. Acesso em: 18 fev. 2026.

GEREMU, T.; WOGI, L.; FEYISSA, S. Micronutrient status in soil and sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) tissues in Daro Labu district, west hararghe zone of Oromia region, eastern Ethiopia. **J. Chem., Env. and Biol. Eng.**, v. 5, n. 1, p. 23-36, 2021. DOI: <https://doi.org/10.11648/j.jcebe.20210501.14>. Disponível em: <https://www.sciencepublishinggroup.com/article/10.11648/j.jcebe.20210501.14>. Acesso em: 16 dez. 2025.

GOMES, L.; SIMÕES, S. J. C.; DALLA NORA, E. L. *et al.* Agricultural expansion in the Brazilian Cerrado: Increased soil and nutrient losses and decreased agricultural productivity. **Land**, v. 8, n. 1, 2019. DOI: <https://doi.org/10.3390/land8010012>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2073-445X/8/1/12>. Acesso em: 13 abr. 2025.

GOU, X.; REN, Y.; QIN, X. *et al.* Global patterns of soil phosphatase responses to nitrogen and phosphorus fertilization. **Pedosphere**, v. 34, p. 200-210, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pedsph.2023.06.011>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1002016023000735>. Acesso em: 13 fev. 2026.

GREEN, V. S.; STOTT, D. E.; DIACK, M. Assay for fluorescein diacetate hydrolytic activity: Optimization for soil samples. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 38, n. 4, p. 693-701, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.06.020>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0038071705002786>. Acesso em: 07 jul. 2025.

GRIEBEL, S.; WEBB, M. M.; CAMPANELLA, O. H. *et al.* The alkali spreading phenotype in *Sorghum bicolor* and its relationship to starch gelatinization. **J. Cereal Science**, v. 86, p. 41-47, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2019.01.002>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0733521018306842>. Acesso em: 02 maio 2025.

GU, X.; FANG, X.; XIANG, W. *et al.* Vegetation restoration stimulates soil carbon sequestration and stabilization in a subtropical area of southern China. **Catena**, v. 181, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.catena.2019.104098>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0341816219302322>. Acesso em: 14 jan. 2026.

GUNNARSSON, A.; BLOMQUIST, J.; PERSSON, L. *et al.* Liming alkaline clay soils: effects on soil structure, nutrients, barley growth and yield. **Acta Agriculturae Scandinavica, Section B – Soil & Plant Science**, v. 72, p. 803-817, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1080/09064710.2022.2089590>. Disponível em: <https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/09064710.2022.2089590>. Acesso em: 23 jan. 2026.

GUO, K.; YANG, J.; YU, N. *et al.* Biological nitrogen fixation in cereal crops: progress, strategies, and perspectives. **Plant Commun.**, v. 4, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.xplc.2022.100499>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2590346222003467>. Acesso em: 15 maio 2025.

GUREEVA, M. V.; GUREEV, A. P. Molecular mechanisms determining the role of bacteria from the genus *Azospirillum* in plant adaptation to damaging environmental factors. **Int. J. Mol. Sci.**, v. 24, n. 11, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms24119122>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/37298073/>. Acesso em: 14 maio 2025.

HAN, Z.; WU, X.; GAO, H. *et al.* Long-term conservation tillage increases soil organic carbon stability by modulating microbial nutrient limitations and aggregate protection. **Agronomy**, v. 15, n. 7, 2025. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy15071571>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2073-4395/15/7/1571>. Acesso em: 13 fev. 2026.

HASAN, M. M.; HASAN, M. M.; TEIXEIRA DA SILVA, J. A. *et al.* Regulation of phosphorus uptake and utilization: transitioning from current knowledge to practical strategies. **Cell. Mol. Biol. Lett.**, v. 21, n. 7, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1186/s11658-016-0008-y>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1186/s11658-016-0008-y>. Acesso em: 12 fev. 2026.

HASHEMINASAB, K. S.; SHAHBAZI, K.; MARZI, M. *et al.* A study on wheat grain zinc, iron, copper, and manganese concentrations and their relationship with grain yield in major

wheat production areas of Iran. **Journal of Agriculture and Food Research**, v. 14, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jafr.2023.100913>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2666154323004209>. Acesso em: 18 fev. 2026.

HEINZE, S.; HEMKEMEYER, M.; SCHWALB, S. A. *et al.* Microbial biomass sulphur – an important yet understudied pool in soil. **Agronomy**, v. 11, n. 8, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy11081606>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2073-4395/11/8/1606>. Acesso em: 10 jan. 2026.

HERNAÁNDEZ-ESQUIVEL, A. A.; CASTRO-MERCADO, E.; VALENCIA-CANTERO, E. *et al.* Application of *Azospirillum brasilense* Lipopolysaccharides to promote early wheat plant growth and analysis of related biochemical responses. **Front. Sustain. Food Syst.**, v. 4, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.579976>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/sustainable-food-systems/articles/10.3389/fsufs.2020.579976/full>. Acesso em: 22 maio 2025.

HOSSAIN, M. S.; ISLAM, M. N.; RAHMAN, M. M. *et al.* Sorghum: A prospective crop for climatic vulnerability, food and nutritional security. **Journal of Agriculture and Food Research**, v. 8, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jafr.2022.100300>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2666154322000333>. Acesso em: 30 abr. 2025.

HOUSH, A. B.; POWELL, G.; SCOTT, S. *et al.* Functional mutants of *Azospirillum brasilense* elicit beneficial physiological and metabolic responses in *Zea mays* contributing to increased host iron assimilation. **ISME J.**, v. 15, n. 5, p. 1505-1522, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41396-020-00866-x>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/33408368/>. Acesso em: 17 fev. 2026.

HUO, J.; Peng, C. Depletion of natural resources and environmental quality: Prospects of energy use, energy imports, and economic growth hindrances. **Resources Policy**, v. 86(Part A), 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.resourpol.2023.104049>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0301420723007602>. Acesso em: 09 abr. 2025.

INMET (Brasil). Tabela de dados das estações. Brasília, DF, 2025. Portal. Disponível em: <https://portal.inmet.gov.br/paginas/catalogoaut>. Acesso em: 21 jul. 2025.

JANES-BASSETT, V.; BLACKWELL, M. S. A.; BLAIR, G. *et al.* A meta-analysis of phosphatase activity in agricultural settings in response to phosphorus deficiency. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 165, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108537>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0038071721004119>. Acesso em: 09 jan. 2026.

JOLLIFFE, I. T.; CADIMA, J. Principal componente analysis: a review and recent developments. **Philos. Trans. A Math. Phys. Eng. Sci.**, v. 374, n. 2065, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1098/rsta.2015.0202>. Disponível em: <https://royalsocietypublishing.org/rsta/article/374/2065/20150202/115142/Principal-component-analysis-a-review-and-recent>. Acesso em: 13 jul. 2025.

JUNIOR, E. C.; GONÇALVES, A. C.; SEIDEL, E. P. *et al.* Effects of liming on soil physical attributes: a review. **J. Agric. Sci.**, v. 12, n. 10, 2020. DOI: <https://doi.org/10.5539/jas.v12n10p278>. Disponível em: <https://ccsenet.org/journal/index.php/jas/article/view/0/43680>. Acesso em: 14 dez. 2025.

KERTESZ, M. A.; MIRLEAU, P. The role of soil microbes in plant sulphur nutrition. **Journal of Experimental Botany**, v. 55, p. 1939-1945, 2004. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erh176>. Disponível em: <https://academic.oup.com/jxb/article/55/404/1939/772365?login=false>. Acesso em: 19 dez. 2025.

KETROT, D.; SUDDHIPRAKARN, A.; KHEORUENROMNE, I. *et al.* Interactive effects of iron oxides and organic matter on charge properties of red soils in Thailand. **Soil Research**, v. 51, n. 3, p. 222-231, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1071/SR13021>. Disponível em: <https://connectsci.au/sr/article-abstract/51/3/222/46527/Interactive-effects-of-iron-oxides-and-organic?redirectedFrom=fulltext>. Acesso em: 14 dez. 2025.

KHALIFA, M.; ELTAHIR, E. A. B. Assessment of global sorghum production, tolerance, and climate risk. **Front. Sustain. Food Syst.**, v. 7, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3389/fsufs.2023.1184373>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/sustainable-food-systems/articles/10.3389/fsufs.2023.1184373/full>. Acesso em: 29 abr. 2025.

KHAN, M. I.; HWANG, H. Y.; KIM, G. W. *et al.* Microbial responses to temperature sensitivity of soil respiration in a dry fallow cover cropping and submerged rice mono-cropping system. **Applied Soil Ecology**, v. 128, p. 98-108, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.04.002>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0929139317313082>. Acesso em: 21 fev. 2026.

KHATON, M. A.; SAGAR, A.; TAJKIA, J. E. *et al.* Effect of moisture stress on morphological and yield attributes of four sorghum varieties. **Progressive Agriculture**, v. 27, n. 3, p. 265-271, 2016. DOI: <https://doi.org/10.3329/pa.v27i3.30806>. Disponível em: <https://www.banglajol.info/index.php/PA/article/view/30806/20759>. Acesso em: 03 maio 2025.

KHOSO, M. A.; WAGAN, S.; ALAM, I. *et al.* Impact of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) on plant nutrition and root characteristics: Current perspective. **Plant Stress**, v. 11, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.stress.2023.100341>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2667064X23002087>. Acesso em: 18 abr. 2025.

KIPROTICH, K.; MUEMA, E.; WEKESA, C. *et al.* Unveiling the roles, mechanisms and prospects of soil microbial communities in sustainable agriculture. **Discov. Soil**, v. 2, n. 10, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1007/s44378-025-00037-4>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s44378-025-00037-4>. Acesso em: 08 maio 2025.

KIRSCHBAUM, M. U. F.; MOINET, G. Y. K.; HEDLEY, C. B. *et al.* A conceptual model of carbon stabilisation based on patterns observed in different soils. **Soil Biol. Biochem.**, v. 141, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107683>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0038071719303475>. Acesso em: 11 jan. 2026.

KOPITTKE, P. M.; MENZIES, N. W.; WANG, P. *et al.* Soil and the intensification of agriculture for global food security. **Environment International**, v. 132, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envint.2019.105078>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0160412019315855>. Acesso em: 08 abr. 2025.

KORZENIOWSKA, J.; STANISLAWSKA-GLUBIAK, E.; LIPINSKI, W. Determination of soil micronutrient critical values using Mehlich 3 extractant for principal field crops. **Agronomy**, v. 15, n. 11, 2025. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy15112661>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2073-4395/15/11/2661>. Acesso em: 22 jan. 2026.

KOTROCZÓ, Z.; VERES, Z.; FEKETE, I. *et al.* Soil enzyme activity in response to long-term organic matter manipulation. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 70, p. 237-243, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.12.028>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0038071713004720>. Acesso em: 20 fev. 2026.

KOZA, N. A.; ADEDAYO, A. A.; BABALOLA, O. O. *et al.* Microorganisms in plant growth and development: roles in abiotic stress tolerance and secondary metabolites secretion. **Microorganisms**, v. 10, n. 8, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3390/microorganisms10081528>. Disponível em: <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC9415082/>. Acesso em: 18 maio 2025.

KPEMOUA, T. P. I.; BARRÉ, P.; CHEVALLIER, T. *et al.* Drivers of the amount of organic carbon protected inside soil aggregates estimated by crushing: A meta-analysis. **Geoderma**, v. 427, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2022.116089>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0016706122003962>. Acesso em: 06 fev. 2026.

KULCZYCKI, G.; SACAŁA, E.; KOSZELNIK-LESZEK, A. *et al.* Perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) response to different forms of sulfur fertilizers. **Agriculture**, v. 13, n. 9, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/agriculture13091773>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2077-0472/13/9/1773>. Acesso em: 19 jan. 2026.

KUMAR, A.; CHOUDHARY, A. K.; POONIYA, V. *et al.* Soil factors associated with micronutrient acquisition in crops – biofortification perspective. In: Singh, U.; Praharaj, C.; Singh, S.; Singh, N. (eds). **Biofortification of food crops**. Springer, New Delhi, 2016. DOI: https://doi.org/10.1007/978-81-322-2716-8_13. Disponível em: https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-81-322-2716-8_13. Acesso em: 22 jan. 2026.

LANGRIDGE, P. Micronutrient toxicity and deficiency. In: Reynolds, M. P.; Braun, H. J. (eds). **Wheat improvement**. Springer, Cham, 2022. p. 433-449. DOI:

https://doi.org/10.1007/978-3-030-90673-3_24. Disponível em:
https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-030-90673-3_24. Acesso em: 22 jan. 2026.

LI, E.; DE JONGE, R.; LIU, C. *et al.* Rapid evolution of bacterial mutualism in the plant rhizosphere. **Nat. Commun.**, v. 12, 2021a. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-021-24005-y>. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/s41467-021-24005-y>. Acesso em: 11 maio 2025.

LI, Q.; HU, W.; LI, L. *et al.* Interactions between organic matter and Fe oxides at soil micro-interfaces: Quantification, associations, and influencing factors. **Science of the Total Environment**, v. 855, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.158710>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0048969722058090>. Acesso em: 07 dez. 2025.

LI, Q.; WANG, Y.; LI, Y. *et al.* Speciation of heavy metals in soils and their immobilization at micro-scale interfaces among diverse soil components. **Science of the Total Environment**, v. 825, 2022a. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.153862>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0048969722009548>. Acesso em: 28 jan. 2026.

LI, Y.; LI, Z.; CUI, S. *et al.* Microbial-derived carbon components are critical for enhancing soil organic carbon in no-tillage croplands: A global perspective. **Soil and Tillage Research**, v. 205, 2021b. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.still.2020.104758>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0167198720305407>. Acesso em: 15 jan. 2026.

LI, Y.; XIONG, K.; LIU, Z. *et al.* Distribution and influencing factors of soil organic carbon in a typical karst catchment undergoing natural restoration. **Catena**, v. 212, 2022b. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.catena.2022.106078>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0341816222000649>. Acesso em: 17 jan. 2026.

LIAQAT, W.; ALTAF, M. T.; BARUTÇULAR, C. *et al.* Sorghum: a star crop to combat abiotic stresses, food insecurity, and hunger under a changing climate: a review. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, v. 24, p. 74-101, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1007/s42729-023-01607-7>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s42729-023-01607-7>. Acesso em: 29 abr. 2025.

LIU, F.; WODAJO, B.; XIE, P. Decoding the genetic blueprint: regulation of key agricultural traits in sorghum. **Adv. Biotechnol.**, v. 2, n. 31, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1007/s44307-024-00039-3>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s44307-024-00039-3>. Acesso em: 05 maio 2025.

LOPEZ, D. C.; SWORD, G. A. The endophytic fungal entomopathogens *Beauveria bassiana* and *Purpureocillium lilacinum* enhance the growth of cultivated cotton (*Gossypium hirsutum*) and negatively affect survival of the cotton bollworm (*Helicoverpa zea*). **Biol. Control**, v. 89, p. 53-60, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2015.03.010>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1049964415001073>. Acesso em: 06 jun. 2025.

LÓPEZ-REYES, L.; CARCAÑO-MONTIEL, M. G.; LILIA, T.-L. *et al.* Antifungal and growth-promoting activity of *Azospirillum brasilense* in *Zea mays* L. ssp. *mexicana*. **Archives of Phytopathology and Plant Protection**, v. 50, p. 727-743, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1080/03235408.2017.1372247>. Disponível em: <https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/03235408.2017.1372247>. Acesso em: 09 fev. 2026.

LUO, C.; HE, Y.; CHEN, Y. Rhizosphere microbiome regulation: Unlocking the potential for plant growth. **Current Research in Microbial Sciences**, v. 8, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.crmicr.2024.100322>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2666517424001056>. Acesso em: 04 jan. 2026.

LYNCH, J. M. Interactions between biological processes, cultivation and soil structure. **Plant and Soil**, v. 76, p. 307-318, 1984. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02205589>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF02205589>. Acesso em: 18 fev. 2026.

MA, Q.; KUZUYAKOV, Y.; PAN, W. *et al.* Substrate control of sulphur utilisation and microbial stoichiometry in soil: results of ¹³C, ¹⁵N, ¹⁴C, and ³⁵S quad labelling. **ISME J.**, v. 15, p. 3148-3158, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41396-021-00999-7>. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/s41396-021-00999-7>. Acesso em: 20 jan. 2026.

MAKUCHETE, L.; HOVE, A.; NEZOMBA, H. *et al.* Productivity of sorghum and millets under different in-field rainwater management options on soils of varying fertility status in Zimbabwe. **Front. Agron.**, v. 6, 2024. DOI: <https://doi.org/10.3389/fagro.2024.1378339>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/agronomy/articles/10.3389/fagro.2024.1378339/full>. Acesso em: 14 out. 2025.

MANCILLA-ÁLVAREZ, E.; LÓPEZ-BUENFIL, J. A.; SERRANO-FUENTES, M. K. *et al.* *Azospirillum brasilense* affects survival, growth and nutrient status of micropropagated sugarcane (*Saccharum* spp.) plantlets during *ex vitro* conditions. **Discov. Plants**, v. 2, n. 274, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1007/s44372-025-00357-3>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s44372-025-00357-3>. Acesso em: 25 jan. 2026.

MARASTONI, L.; PII, Y.; MAVER, M. *et al.* Role of *Azospirillum brasilense* in triggering different Fe chelate reductase enzymes in cucumber plants subjected to both nutrient deficiency and toxicity. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 136, p. 118-126, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.01.013>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S098194281930021X>. Acesso em: 10 fev. 2019.

MAREYA, C. R.; TUGIZIMANA, F.; PIATER, L. A. *et al.* Untargeted metabolomics reveal defense-related metabolic reprogramming in *Sorghum bicolor* against infection by *Burkholderia andropogonis*. **Metabolites**, v. 9, n. 1, 2019. DOI: <https://doi.org/10.3390/metabo9010008>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/30609758/>. Acesso em: 30 abr. 2025.

MARGALEF, O.; SARDANS, J.; FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, M. *et al.* Global patterns of phosphatase activity in natural soils. **Sci. Rep.**, v. 7, n. 1337, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-017-01418-8>. Disponível em: . Acesso em: 05 jan. 2026.

MARGALEF, O.; SARDANS, J.; MASPONS, J. *et al.* The effect of global change on soil phosphatase activity. **Global Change Biology**, v. 27, p. 5989-6003, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.15832>. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/gcb.15832>. Acesso em: 09 jan. 2026.

MARTINEZ, H. E. P.; CARVALHO, J. G.; SOUZA, R. B. Diagnose foliar. *In*: Ribeiro, A. C.; Guimarães, P. T. G.; Alvarez, V. H. (eds). **Recomendação para o uso de corretivos e fertilizantes em Minas Gerais: 5ª aproximação**. Viçosa, MG: Comissão de Fertilidade do Solo do Estado de Minas Gerais, p. 143-168, 1999. Disponível em: . Acesso em: 19 ago. 2025.

MEIER, M. S.; STOESSEL, F.; JUNGBLUTH, N. *et al.* Environmental impacts of organic and conventional agricultural products – Are the differences captured by life cycle assessment? **Journal of Environmental Management**, v. 149, p. 193-208, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2014.10.006>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0301479714004964>. Acesso em: 07 maio 2025.

MÉTAYER, S.; SEILIEZ, I.; COLLIN, A. *et al.* Mechanisms through which sulfur amino acids control protein metabolism and oxidative status. **The Journal of Nutritional Biochemistry**, v. 19, n. 4, p. 207-215, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jnutbio.2007.05.006>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0955286307001386>. Acesso em: 18 jan. 2026.

MGELWA, A. S.; NGABA, M. J. Y.; HU, B. *et al.* Meta-analysis of 21st century studies shows that deforestation induces profound changes in soil characteristics, particularly soil organic carbon accumulation. **Forest Ecosystems**, v. 12, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2024.100257>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2197562024000939>. Acesso em: 16 out. 2025.

MIRZABAEV, A.; KERR, R. B.; HASEGAWA, T. *et al.* Severe climate change risks to food security and nutrition. **Climate Risk Management**, v. 39, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.crm.2022.100473>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2212096322000808?via%3Dihub>. Acesso em: 08 abr. 2025.

MOREIRA, S. G.; DE MORAES, F. A.; PEIXOTO, D. S. *et al.* Deep incorporation of high limestones rates affects the macro and micronutrients availability and the accumulated grain yield in three acidic sites in in Brazil. **European Journal of Agronomy**, v. 154, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.eja.2023.127074>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1161030123003428>. Acesso em: 19 dez. 2025.

MOREIRA, S. G.; PROCHNOW, L. I.; PAULETTI, V. *et al.* Effect of liming on micronutrient availability to soybean grown in soil under different lengths of time under no tillage. **Acta Scientiarum. Agronomy**, v. 39, n. 1, p. 89-97, 2017. DOI: <https://doi.org/10.4025/actasciagron.v39i1.30691>. Disponível em: <https://www.scielo.br/j/asagr/a/wv7Hh3wknbpkFnBdjZg5S5L/?lang=en>. Acesso em: 23 jan. 2026.

MORENO-JIMÉNEZ, E.; PLAZA, C.; SAIZ, H. *et al.* Aridity and reduced soil micronutrient availability in global drylands. **Nature Sustainability**, v. 2, p. 371-377, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41893-019-0262-x>. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/s41893-019-0262-x>. Acesso em: 22 jan. 2026.

MULLET, J.; MORISHIGE, D.; MCCORMICK, R. *et al.* Energy sorghum – a genetic model for the design of C₄ grass bioenergy crops. **J. Exp. Bot.**, v. 65, p. 3479-3489, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/eru229>. Disponível em: <https://academic.oup.com/jxb/article/65/13/3479/2877559?login=false>. Acesso em: 04 maio 2025.

MUNDIA, C. W.; SECCHI, S.; AKAMANI, K. *et al.* A regional comparison of factors affecting global sorghum production: The case of north America, Asia and Africa's Sahel. **Sustainability**, v. 11, n. 7, 2019. DOI: <https://doi.org/10.3390/su11072135>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2071-1050/11/7/2135>. Acesso em: 14 out. 2025.

MUSTAFA, A.; ATHAR, F.; KHAN, I. *et al.* Improving crop productivity and nitrogen use efficiency using sulfur and zinc-coated urea: A review. **Front. Plant Sci.**, v. 13, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.942384>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2022.942384/full>. Acesso em: 17 jan. 2026.

NAEEM, A.; DEPPERMAN, P.; MÜHLING, K. H. Ammonium fertilization enhances nutrient uptake, specifically manganese and zinc, and growth of maize in unlimed and limed acidic sandy soil. **Nitrogen**, v. 4, n. 2, p. 239-252, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/nitrogen4020017>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2504-3129/4/2/17>. Acesso em: 01 fev. 2026.

NATH, D.; MAURYA, B. R.; MEENA, V. S. Documentation of five potassium- and phosphorus-solubilizing bacteria for their K and P-solubilization ability from various minerals. **Biocatalysis and Agricultural Biotechnology**, v. 10, p. 174-181, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2017.03.007>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1878818117300919>. Acesso em: 17 maio 2025.

NOVAIS, G. T. Unidades climáticas do município de Uberlândia (MG). **Revista de Ciências Humanas**, v. 21, n. 1, 2021. Disponível em: https://www.researchgate.net/publication/352689926_UNIDADES_CLIMATICAS_DO_MUNICIPIO_DE_UBERLANDIA_MG_CLIMATE_UNITS_OF_THE_MUNICIPALITY_OF_UBERLANDIA_MG. Acesso em: 27 maio 2025.

PANCHAL, P.; PREECE, C.; PEÑUELAS, J. *et al.* Soil carbon sequestration by root exudates. **Trends in Plant Science**, v. 27, p. 749-757, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2022.04.009>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1360138522001303>. Acesso em: 19 fev. 2026.

PAPIN, M.; PHILIPPOT, L.; BREUIL, M. C. *et al.* Survival of a microbial inoculant in soil after recurrent inoculations. **Sci. Rep.**, v. 14, n. 4177, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-024-54069-x>. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/s41598-024-54069-x>. Acesso em: 22 maio 2025.

PATOINE, G.; EISENHAUER, N.; CESARZ, S. *et al.* Drivers and trends of global soil microbial carbon over two decades. **Nat. Commun.**, v. 13, n. 4195, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-022-31833-z>. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/s41467-022-31833-z>. Acesso em: 09 jan. 2026.

PEDRINHO, A.; MENDES, L. W.; BARROS, F. M. R. *et al.* The interplay between *Azospirillum brasilense* and the native bacterial communities in the soil and rhizosphere of maize (*Zea mays* L.). **Soil Biology and Biochemistry**, v. 189, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2023.109292>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0038071723003541>. Acesso em: 19 fev. 2026.

PÉREZ-DE-LUQUE, A.; TILLE, S.; JOHNSON, I. *et al.* The interactive effects of arbuscular mycorrhizal and plant growth-promoting rhizobacteria synergistically enhance host plant defences against pathogens. **Sci. Rep.**, v. 7, n. 16409, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-017-16697-4>. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/s41598-017-16697-4>. Acesso em: 11 maio 2025.

PII, Y.; MARASTONI, L.; SPRINGETH, C. *et al.* Modulation of Fe acquisition process by *Azospirillum brasilense* in cucumber plants. **Environmental and Experimental Botany**, v. 130, p. 216-225, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2016.06.011>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0098847216301253>. Acesso em: 10 fev. 2026.

PIOTROWSKA-DŁUGOSZ, A.; KOBIERSKI, M.; DŁUGOSZ, J. Enzymatic activity and physicochemical properties of soil profiles of luvisols. **Materials**, v. 14, n. 21, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3390/ma14216364>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/1996-1944/14/21/6364>. Acesso em: 20 fev. 2026.

RAIJ, B. VAN; QUAGGIO, J. A. **Métodos de análise de solo para fins de fertilidade**. Campinas, Instituto Agronômico de Campinas, 31p. (Boletim técnico, 81), 1983. Disponível em: . Acesso em: 17 jun. 2025.

RANADEV, P.; REVANNA, A.; BAGYARAJ, D. J. *et al.* Sulfur oxidizing bacteria in agro ecosystem and its role in plant productivity – a review. **Journal of Applied Microbiology**, v. 134, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1093/jambio/lxad161>. Disponível em: <https://academic.oup.com/jambio/article/134/8/lxad161/7231082?login=false>. Acesso em: 19 dez. 2025.

REGASA, A.; HAILE, W.; ABERA, G. Effects of lime and vermicompost application on soil physicochemical properties and phosphorus availability in acidic soils. **Sci. Rep.**, v. 15, n. 25544, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-025-02053-4>. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/s41598-025-02053-4>. Acesso em: 01 fev. 2026.

RODRIGUES, A. A.; MACEDO, M. N.; SILVÉRIO, D. V. *et al.* Cerrado deforestation threatens regional climate and water availability for agriculture and ecosystems. **Global Change Biology**, v. 28, p. 6807-6822, 2022. DOI: <https://doi-org.ez34.periodicos.capes.gov.br/10.1111/gcb.16386>. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/gcb.16386>. Acesso em: 13 abr. 2025.

RODRIGUES, M.; PAVINATO, P. S.; WITHERS, P. J. A. *et al.* Legacy phosphorus and no tillage agriculture in tropical oxisols of the Brazilian savanna. **Science of The Total Environment**, v. 542(Part B), p. 1050-1061, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.08.118>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0048969715306197>. Acesso em: 12 fev. 2026.

RODRÍGUEZ, M.; TORRES, M.; BLANCO, L. *et al.* Plant growth-promoting activity and quorum quenching-mediated biocontrol of bacterial phytopathogens by *Pseudomonas segetis* strain P6. **Sci. Rep.**, v. 10, n. 4121, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-020-61084-1>. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/s41598-020-61084-1>. Acesso em: 12 maio 2025.

ROJAS, R. V.; ACHOURI, M.; MAROULIS, J. *et al.* Healthy soils: a prerequisite for sustainable food security. *Environ. Earth Sci.*, v. 75, n. 180, 2016. DOI: <https://doi-org.ez34.periodicos.capes.gov.br/10.1007/s12665-015-5099-7>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s12665-015-5099-7>. Acesso em: 14 abr. 2025.

ROSOLEM, C. A.; CALONEGO, J. C. Phosphorus and potassium budget in the soil-plant system in crop rotations under no-till. **Soil and Tillage Research**, v. 126, p. 127-133, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.still.2012.08.003>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0167198712001638>. Acesso em: 16 dez. 2025.

SALATINO, A.; FARIA SALATINO, M. L. Agriculture in the Cerrado: a sleeping giant rose up. **MOJ Food Process. Technols.**, v. 11, n. 2, p. 111-114, 2023. DOI: <https://doi.org/10.15406/mojfpt.2023.11.00288>. Disponível em: <https://medcraveonline.com/MOJFPT/agriculture-in-the-cerrado-a-sleeping-giant-rose-up.html>. Acesso em: 12 abr. 2025.

SALEEM, A.; ZULFIQAR, A.; SALEEM, M. Z. *et al.* Alkaline and acidic soil constraints on iron accumulation by rice cultivars in relation to several physio-biochemical parameters. **BMC Plant Biol.**, v. 23, n. 397, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12870-023-04400-x>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1186/s12870-023-04400-x>. Acesso em: 04 fev. 2026.

SANTOS, H. G. *et al.* **Sistema brasileiro de classificação de solos**. 5. ed. Brasília, DF: Embrapa, 2018. Disponível em: <http://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/handle/doc/1094003>. Acesso em: 21 jul. 2025.

SCHÄRER, M.-L.; FUCHSLUEGER, L.; CANARINI, A. *et al.* Post-drought organic carbon mineralization leads to high productivity and nutrient uptake efficiency of perennial grassland after rewetting. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 204, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2025.109744>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0038071725000367>. Acesso em: 19 fev. 2026.

SCUDELETTI, D.; CRUSCIOL, C. A. C.; MOMESSO, L. *et al.* Inoculation with *Azospirillum brasilense* as a strategy to enhance sugarcane biomass production and bioenergy potential. **European Journal of Agronomy**, v. 144, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.eja.2023.126749>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1161030123000175>. Acesso em: 14 maio 2025.

SEDA, N. N.; KOENIGSMARK, F.; VADAS, T. M. Sorption and coprecipitation of copper to ferrihydrite and humic acid organomineral complexes and controls on copper availability. **Chemosphere**, v. 147, p. 272-278, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2015.12.106>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0045653515305610>. Acesso em: 07 dez. 2025.

SHAHSAVANI, S.; GHOLAMI, A. Study on the effect of sulphur, glucose, nitrogen and plant residues on the immobilization of sulphate-S in soil. **Pak. J. Biol. Sci.**, v. 12, n. 4, p. 388-392, 2009. DOI: <https://doi.org/10.3923/pjbs.2009.388.392>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19579975/>. Acesso em: 29 out. 2025.

SHARMA, P.; SHARMA, P.; THAKUR, N. Sustainable farming practices and soil health: a pathway to achieving SDGs and future prospects. **Discov. Sustain.**, v. 5, n. 250, 2024a. DOI: <https://doi.org/10.1007/s43621-024-00447-4>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s43621-024-00447-4>. Acesso em: 07 maio 2025.

SHARMA, R. K.; COX, M. S.; OGLESBY, C. *et al.* Revisiting the role of sulfur in crop production: A narrative review. **Journal of Agriculture and Food Research**, v. 15, 2024b. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jafr.2024.101013>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2666154324000504>. Acesso em: 10 jan. 2026.

SHIVANNA, K. R. Climate change and its impact on biodiversity and human welfare. **Proc. Indian Natl. Sci. Acad.**, v. 88, p. 160-171, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1007/s43538-022-00073-6>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s43538-022-00073-6>. Acesso em: 09 abr. 2025.

SIEGL, A.; AFJEHI-SADAT, L.; WIENKOOP, S. Systemic long-distance sulfur transport and its role in symbiotic root nodule protein turnover. **Journal of Plant Physiology**, v. 297,

2024. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2024.154260>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0176161724000919>. Acesso em: 17 jan. 2026.

SILVA, F. C. Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes. 2nd ed., Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 627p., 2009. Disponível em: <https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/handle/doc/330496>. Acesso em: 09 jun. 2025.

SILVA, P. S. T.; CASSIOLATO, A. M. R.; GALINDO, F. S. *et al.* *Azospirillum brasilense* and zinc rates effect on fungal root colonization and yield of wheat-maize in tropical Savannah conditions. **Plants**, v. 11, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants11223154>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2223-7747/11/22/3154>. Acesso em: 25 jan. 2026.

SINGH, D.; SHARMA, S. Soil factors affecting zinc availability for cereal crops. **Indian J. Sci. Res.**, v. 10, n. 1, p. 225-229, 2019. DOI: <https://doi.org/10.32606/IJSR.V10.I1.00036>. Disponível em: chrome-extension://efaidnbmnnnibpcajpcgclefindmkaj/https://ijsr.in/upload/1076513485Chapter_36.pdf. Acesso em: 03 fev. 2026.

SOUZA, A. A.; DE CARVALHO, A. J.; BASTOS, E. A. *et al.* Grain sorghum under pre- and post-flowering drought stress in a semiarid environment. **Australian Journal of Crop Science**, v. 15, n. 8, p. 1139-1145, 2021. DOI: <https://doi.org/10.21475/ajcs.21.15.08.p3162>. Disponível em: chrome-extension://efaidnbmnnnibpcajpcgclefindmkaj/<https://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/bits/tream/doc/1135760/1/Grain-sorghum-under.pdf>. Acesso em: 14 out. 2025.

SPRINGMANN, M.; CLARK, M.; MASON-D'CROZ, D. *et al.* Options for keeping the food system within environmental limits. **Nature**, v. 562, p. 519-525, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0594-0>. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/s41586-018-0594-0>. Acesso em: 08 abr. 2025.

SUN, K.; YANG, R.; CHE, Z. *et al.* Soil texture modulates microbial responses to irrigation: Implications for nutrient cycling in arid agroecosystem. **Soil and Tillage Research**, v. 256, 2026. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.still.2025.106838>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0167198725003927>. Acesso em: 25 abr. 2025.

TABATABAI, M. A.; BREMNER, J. M. Use of p-nitrophenyl phosphate for assay of soil phosphatase activity. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 1, n. 4, p. 301-307, 1969. DOI: [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(69\)90012-1](https://doi.org/10.1016/0038-0717(69)90012-1). Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/0038071769900121>. Acesso em: 27 jun. 2025.

TABATABAI, M. A. Soil Enzymes. In: Weaver, R. W. *et al.* (eds). **Methods of Soil Analysis: Part 2**. Microbiological and Biochemical Properties. SSSA Book Series. Madison, WI, USA. Soil Science Society of America, 1994. p. 775-833. ISBN: 9780891188650. DOI: <https://doi.org/10.2136/sssabookser5.2.c37>. Disponível em: <https://www.scirp.org/reference/referencespapers?referenceid=3311199>. Acesso em: 27 jun. 2025.

TABATABAI, M. A.; BREMNER, J. M. Arylsulfatase activity of soils. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, v. 34, n. 2, p. 225-229, 1970. Disponível em: <https://access.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.2136/sssaj1970.03615995003400020016x>. Acesso em: 27 jun. 2025.

TANG, C.; LI, S.; LI, M. *et al.* Bioethanol potential of energy sorghum grown on marginal and arable lands. *Front. Plant Sci.*, v. 9, 2018. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00440>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2018.00440/full>. Acesso em: 04 maio 2025.

TAO, F.; HUANG, Y.; HUNGATE, B. A. *et al.* Microbial carbon use efficiency promotes global soil carbon storage. *Nature*, v. 618, p. 981-985, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06042-3>. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/s41586-023-06042-3>. Acesso em: 14 fev. 2026.

TARDIN, F. D.; FILHO, J. E. A.; DE OLIVEIRA, C. M. *et al.* Avaliação agronômica de híbridos de sorgo granífero cultivados sob irrigação e estresse hídrico. *Revista Brasileira de Milho e Sorgo*, v. 12, n. 2, p. 102-117, 2013. DOI: <https://doi.org/10.18512/1980-6477/rbms.v12n2p102-117>. Disponível em: <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/pdf/10.5555/20143013066>. Acesso em: 08 jun. 2025.

TEIXEIRA, P. C.; DONAGEMMA, G. K.; FONTANA, A. *et al.* Manual de métodos de análise de solo. 3. ed. Brasília: Embrapa, 574p., 2017. Disponível em: <https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/bitstream/doc/1085209/1/ManualdeMetodosdeAnalisedeSolo2017.pdf>. Acesso em: 17 jun. 2025.

TIMOFEEVA, A. M.; GALYAMOVA, M. R.; SEDYKH, S. E. Bacterial siderophores: classification, biosynthesis, perspectives of use in agriculture. *Plants*, v. 11, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants11223065>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2223-7747/11/22/3065>. Acesso em: 08 fev. 2026.

ȚOPA, D. C.; CĂPȘUNĂ, S.; CALISTRU, A. E. *et al.* Sustainable practices for enhancing soil health and crop quality in modern agriculture: a review. *Agriculture*, v. 15, n. 9, 2025. DOI: <https://doi.org/10.3390/agriculture15090998>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2077-0472/15/9/998>. Acesso em: 17 abr. 2025.

TORTORA, M. L.; DÍAZ-RICCI, J. C.; PEDRAZA, R. O. *Azospirillum brasilense* siderophores with antifungal activity against *Colletotrichum acutatum*. *Arch. Microbiol.*, v. 193, p. 275-286, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00203-010-0672-7>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21234749/>. Acesso em: 08 fev. 2026.

TOVIGNAN, T. K.; BASHA, Y.; WINDPASSINGER, S. *et al.* Precision phenotyping of agrophysiological responses and water use of sorghum under different drought scenarios. *Agronomy*, v. 13, n. 3, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy13030722>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2073-4395/13/3/722>. Acesso em: 14 out. 2025.

TU, M.; DU, C.; YU, B. *et al.* Current advances in the molecular regulation of abiotic stress tolerance in sorghum via transcriptomic, proteomic, and metabolomic approaches. *Front.*

Plant Sci., v. 14, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1147328>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2023.1147328/full>. Acesso em: 03 maio 2025.

VINHAL-FREITAS, I. C.; CORRÊA, G. F.; WENDLING, B. *et al.* Soil textural class plays a major role in evaluating the effects of land use on soil quality indicators. **Ecological Indicators**, v. 74, p. 182-190, 2017. DOI: <https://doi-org.ez34.periodicos.capes.gov.br/10.1016/j.ecolind.2016.11.020>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1470160X16306574>. Acesso em: 08 jan. 2025.

WANG, S.; WANG, Y.; LI, Z. *et al.* Soil texture's hidden influence: decoding plant diversity patterns in arid ecosystems. **Soil Syst.**, v. 9, n. 3, 2025. DOI: <https://doi.org/10.3390/soilsystems9030084>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2571-8789/9/3/84>. Acesso em: 08 jan. 2026.

WARING, B. G.; WEINTRAUB, S. R.; SINSABAUGH, R. L. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial nutrient acquisition in tropical soils. **Biogeochemistry**, v. 117, p. 101-113, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10533-013-9849-x>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10533-013-9849-x>. Acesso em: 13 fev. 2026.

WU, H. W.; CUI, H.; FU, C. X. *et al.* Unveiling the crucial role of soil microorganisms in carbon cycling: A review. **Science of The Total Environment**, v. 909, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.168627>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0048969723072558>. Acesso em: 09 jan. 2026.

XUE, B.; HUANG, L.; LI, X. *et al.* Effect of clay mineralogy and soil organic carbon in aggregates under straw incorporation. **Agronomy**, v. 12, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy12020534>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2073-4395/12/2/534>. Acesso em: 11 jan. 2026.

YAGHOUBI KHANGHAHI, M.; SPAGNUOLO, M.; FILANNINO, P. *et al.* Genetic and ecological inheritance of plant growth-promoting rhizobacteria. **Plant Soil**, v. 509, p. 15-33, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-024-06852-y>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11104-024-06852-y>. Acesso em: 18 fev. 2026.

YANG, S.; WHITE, B.; REGAN, F. *et al.* Integrating soil phosphorus sorption capacity with agronomic indices to improve sustainable P use in agriculture. **J. Soils Sediments**, v. 24, p. 3396-3406, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11368-024-03900-z>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11368-024-03900-z>. Acesso em: 05 dez. 2025.

YU, Y.; GUI, Y.; LI, Z. *et al.* Induced Systemic Resistance for improving plant immunity by beneficial microbes. **Plants (Basel)**, v. 11, n. 3, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants11030386>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2223-7747/11/3/386>. Acesso em: 19 maio 2025.

ZACHÁRY, D.; FILEP, T.; JAKAB, G. *et al.* The effect of mineral composition on soil organic matter turnover in temperate forest soils. **J. Soils Sediments**, v. 23, p. 1389-1402,

2023. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11368-022-03393-8>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11368-022-03393-8>. Acesso em: 12 out. 2025.

ZHANG, D.; ZHANG, Y.; ZHAO, Z. *et al.* Carbon-phosphorus coupling governs microbial effects on nutrient acquisition strategies by four crops. **Front. Plant Sci.**, v. 13, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.924154>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2022.924154/full>. Acesso em: 14 fev. 2026.

ZHANG, R.; ZHANG, H.; YANG, C. *et al.* Effects of water stress on nutrients and enzyme activity in rhizosphere soils of greenhouse grape. **Front. Microbiol.**, v. 15, 2024. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1376849>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/microbiology/articles/10.3389/fmicb.2024.1376849/full>. Acesso em: 29 set. 2025.

ZHANG, W.; ZHANG, W.; WANG, X. *et al.* Quantitative evaluation of the grain zinc in cereal crops caused by phosphorus fertilization. A meta-analysis. **Agron. Sustain. Dev.**, v. 41, n. 6, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13593-020-00661-0>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s13593-020-00661-0>. Acesso em: 11 dez. 2025.

ZHAO, H.; SUN, N.; HUANG, L. *et al.* *Azospirillum brasilense* activates peroxidase-mediated cell wall modification to inhibit root cell elongation. **IScience**, v. 26, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.isci.2023.107144>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S258900422301221X>. Acesso em: 24 out. 2025.

ZHENG, H.; DANG, Y.; SUI, N. Sorghum: A multipurpose crop. **J. Agric. Food Chem.**, v. 71, n. 46, p. 17570-17583, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.3c04942>. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/37933850/>. Acesso em: 02 maio 2025.

ZORNOZA, R.; GUERRERO, C.; MATAIX-SOLERA, J. *et al.* Changes in soil microbial community structure following the abandonment of agricultural terraces in mountainous areas of eastern Spain. **Applied Soil Ecology**, v. 42, n. 3, p. 315-323, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2009.05.011>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0929139309001073>. Acesso em: 11 out. 2025.

APÊNDICE