



UNIVERSIDADE
ESTADUAL DE LONDRINA

ANTONI WALLACE MARCOS

**AVALIAÇÃO DE CEPAS MICROBIANAS COM APTIDÃO À
PROMOÇÃO DE CRESCIMENTO VEGETAL E MITIGAÇÃO
DOS EFEITOS DO DÉFICIT HÍDRICO**

Londrina

2025

ANTONI WALLACE MARCOS

**AVALIAÇÃO DE CEPAS MICROBIANAS COM APTIDÃO À
PROMOÇÃO DE CRESCIMENTO VEGETAL E MITIGAÇÃO
DOS EFEITOS DO DÉFICIT HÍDRICO**

Dissertação apresentada à Universidade Estadual de Londrina - UEL, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Agronomia.

Orientador: Prof. Dr. Leandro Simões Azeredo Gonçalves

Coorientador: Dr. Juarez Pires Tomaz.

Londrina
2025

M321

Marcos, Antoni Wallace.

AVALIAÇÃO DE CEPAS MICROBIANAS COM APTIDÃO À PROMOÇÃO DE CRESCIMENTO VEGETAL E MITIGAÇÃO DOS EFEITOS DO DÉFICIT HÍDRICO / Antoni Wallace Marcos. - Londrina, 2025.
70 f.

Orientador: Leandro Simões Azeredo Gonçalves.

Coorientador: Juarez Pires Tomaz.

Dissertação (Mestrado em Agronomia) - Universidade Estadual de Londrina, Centro de Ciências Agrárias, Programa de Pós-Graduação em Agronomia, 2025.

Inclui bibliografia.

1. Mudanças Climáticas - Tese. 2. *Bacillus velezensis* - Tese. 3. *Arabidopsis thaliana* - Tese. 4. Estresses Abióticos - Tese. I. Gonçalves, Leandro Simões Azeredo. II. Tomaz, Juarez Pires. III. Universidade Estadual de Londrina. Centro de Ciências Agrárias. Programa de Pós-Graduação em Agronomia. IV. Título.

CDU 63

ANTONI WALLACE MARCOS

**AVALIAÇÃO DE CEPAS MICROBIANAS COM APTIDÃO À
PROMOÇÃO DE CRESCIMENTO VEGETAL E MITIGAÇÃO DOS
EFEITOS DO DÉFICIT HÍDRICO**

Dissertação apresentada à Universidade Estadual de Londrina - UEL, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Agronomia.

BANCA EXAMINADORA

Orientador: Prof. Dr. Leandro Simões Azeredo Gonçalves

Coorientador Dr. Juarez Pires Tomaz.

Instituto de Desenvolvimento Rural do Paraná – IDR Paraná

Prof. Dr. Daniel Alves Soares

Centro Universitário Filadélfia - UniFil

Dr. Marco Antônio Nogueira

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - Embrapa

Londrina, ____ de _____ de ____.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente a minha família, exclusivamente a minha avó Angelina, mãe Márcia e minha irmã Jaqueline que sempre me apoiaram e ajudaram nos momentos mais difíceis. A minha namorada Letícia que sempre me apoiou nessa jornada nos experimentos e na vida pessoal.

Ao Prof. Dr. Leandro Simões Azeredo Gonçalves, meu orientador e amigo, que acompanhou minha formação desde a graduação sempre auxiliando em todos os momentos necessários e sendo um grande exemplo de profissional e pessoa.

Um agradecimento muito especial aos doutores Juarez Tomaz, Daniel Alves e Jose Neto, por todo apoio no desenvolvimento dos experimentos no IDR e UNIFIL e disponibilização dos materiais utilizados.

Aos colegas e amigos de laboratório que contribuíram muito ao desenvolvimento deste trabalho, frisando Alison Nogueira, Daniel Fernando, Mirela Mosela e Renato Lima que exclusivamente deram um suporte muito especial ao desenvolvimento de todo o projeto. Também a todos os estagiários que sempre estiveram nos apoiando a campo e casa de vegetação. E não menos importante todos os meus amigos que vem me acompanhando em todo o decorrer da vida.

A todo time BIOINPUT e BRANDT do Brasil, por me fornecerem o apoio para a realização do presente trabalho, com uma maior ênfase ao meu gestor Henrique Placido.

A CAPES e a Universidade Estadual de Londrina pela disponibilização da estrutura e pelo fornecimento da bolsa de estudos de mestrado.

“Não existe triunfo sem perda, não há vitória sem sofrimento, não há liberdade sem sacrifício.”

J. R. R. Tolkien

RESUMO

MARCOS, Antoni Wallace. **Avaliação de cepas microbianas com aptidão à promoção de crescimento vegetal e mitigação dos efeitos do déficit hídrico**. 2025. 70f. Dissertação – Programa de Pós-graduação em Agronomia, Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2025.

O déficit hídrico representa um dos principais desafios para a estabilidade produtiva de sistemas agrícolas tropicais. Sendo assim, este estudo objetivou identificar cepas bacterianas com capacidade de promover o crescimento vegetal e mitigar os efeitos da seca em diferentes espécies cultivadas. Para tanto, inicialmente foram avaliadas oito cepas de *Bacillus* em condições de déficit hídrico em câmara de crescimento (*Arabidopsis thaliana*) e casa de vegetação (feijão, soja e milho). Com base nas características agronômicas (massa seca de parte aérea e raiz, número de vagens por planta e peso de grãos por planta), foram selecionadas duas cepas, denominadas de Ag129 e Ag132, com desempenho agronômico superior às demais cepas. Essas cepas foram avaliadas em condições de campo em diferentes ambientes, sendo verificada ampla estabilidade de produção e incremento produtivo de 10.01 e 8.79%, respectivamente, em relação ao controle (não inoculado) para cultura do milho; enquanto para soja os incrementos médios foram de 10.82 e 15.20%, respectivamente. Com base no sequenciamento genômico, essas cepas foram identificadas como pertencentes à espécie *Bacillus velezensis*. A anotação funcional dessas cepas revelou ampla diversidade de genes associados a características promotoras de crescimento vegetal, produção de fitohormônios e sideróforos, atributos importantes para o desempenho sob condições de estresse como o déficit hídrico. Esses resultados corroboram com as análises *in vitro*, indicando que essas cepas possuem alta capacidade de produção de exopolissacarídeos e biofilme. Além disso, possuem a capacidade de produção de ácido-indol-acético e compatibilidade com *Bradyrhizobium japonicum* e *Azospirillum brasilense*, aliada à atividade antagônica frente a fitopatógenos do solo, como a *Rhizoctonia solani* e *Macrophomina phaseolina* a evidenciando o potencial biotecnológicos dessas cepas para o desenvolvimento de inoculantes biotecnológicos.

Palavras-chave: Mudanças Climáticas; *Bacillus velezensis*; *Arabidopsis thaliana*; Soja; Milho.

ABSTRACT

MARCOS, Antoni Wallace. **Evaluation of microbial strains with potential for plant growth promotion and mitigation of water deficit effects.** 2025. 70f. Dissertation – Postgraduate Program in Agronomy, Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2025.

Water deficit represents one of the main challenges to the productive stability of tropical agricultural systems. Therefore, this study aimed to identify bacterial strains capable of promoting plant growth and mitigating drought effects in different cultivated species. Initially, eight *Bacillus* strains were evaluated under water deficit conditions in a growth chamber (using *Arabidopsis thaliana*) and a greenhouse (using common bean, soybean, and maize). Based on agronomic traits (shoot and root dry mass, number of pods per plant, and grain weight per plant), two strains—designated Ag129 and Ag132—were selected due to their superior performance. Field trials across different environments confirmed their broad production stability, with yield increases of 10.01% and 8.79%, respectively, compared to the non-inoculated control in maize. For soybean, the average yield increases were 10.82% and 15.20%, respectively. Genomic sequencing identified these strains as *Bacillus velezensis*. Functional annotation revealed a wide diversity of genes associated with plant growth promotion, phytohormone production, and siderophore synthesis—key traits for stress tolerance under water deficit. These findings align with in vitro analyses, demonstrating the strains' high exopolysaccharide and biofilm production, as well as indole-3-acetic acid (IAA) synthesis. Additionally, the strains showed compatibility with *Bradyrhizobium japonicum* and *Azospirillum brasilense*, along with antagonistic activity against soil pathogens such as *Rhizoctonia solani* and *Macrophomina phaseolina*. These results highlight the biotechnological potential of these strains for developing next-generation microbial inoculants.

Key-words: Climate Change; *Bacillus Velezensis*; *Arabidopsis thaliana*; Soybean; Maize

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** – Experimento de *Arabidopsis thaliana* inoculadas com *Bacillus* sp. em experimentos de déficit hídrico 42
- Figura 2** – (A) Análise de componentes principais e (B) heatmap para avaliação de características agronômicas de tratamentos inoculados com *Bacillus* sp. em experimentos de déficit hídrico nas espécies *Arabidopsis thaliana* (At), feijão (B), soja (S) e milho (M). 48
- Figura 3** – Teste de comparação de médias de Tukey ($p < 0.05$) de tratamentos inoculados com *Bacillus* sp. e *Ascophyllum nodosum* em experimentos de déficit hídrico na cultura do milho em condições de casa de vegetação. 49
- Figura 4** – Representação genômica e identificação filogenômica das cepas de *Bacillus velezensis* Ag129 e Ag132. (A) Representação circular GenoVi dos genomas das cepas de *Bacillus velezensis* Ag129 e Ag132. O genoma de *Bacillus velezensis* consiste em um cromossomo circular e os *reads* não ancorados agrupados no cromossomo 0. Rotulagem de fora para dentro: *Contigs*, COGs, CDS na fita direta, CDS na fita reversa, tRNAs e rRNAs, conteúdo de GC, e GC skew. (B) Dendrograma filogenético baseado na análise de máxima verossimilhança utilizando dez montagens genômicas disponíveis de *B. velezensis*, *B. amyloliquefaciens*, *B. cereus* e *B. thuringiensis*, com anotações em um mapa de calor. Os valores de identidade média do nucleotídeo (ANI, %) são exibidos no *heatmap*, variando da menor identidade de sequência (violeta) para a maior (verde–amarelo), agrupados de acordo com a árvore filogenética. O *heatmap* foi anotado com um gráfico de barras que mostra os diferentes tamanhos (Mb) das dez montagens (na parte superior) e seus respectivos teores de GC (%) (no lado direito). 53
- Figura 5** – *Heatmap* da distribuição dos genes relacionados às características promotoras do crescimento de plantas (PGPT) nas sequências genômicas dos *Bacillus velezensis* Ag129 e Ag132. 55
- Figura 6** – Balanço hídrico de todos os ambientes realizados experimentos a campo, soja e milho. 70

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Teste de comparação de médias de Tukey e análise de significância de tratamentos inoculados com <i>Bacillus</i> sp. em experimentos de déficit hídrico em <i>Arabidopsis thaliana</i> em câmara de crescimento.	41
Tabela 2 – Teste de comparação de médias de Tukey e análise de significância de tratamentos inoculados com <i>Bacillus</i> sp. em experimentos de déficit hídrico nas culturas do feijão, soja e milho em condições de casa de vegetação.	43
Tabela 3 – Análise de variância para produtividade em experimentos de milho e soja com inoculação de <i>Bacillus</i> sp. para promoção de crescimento, em experimento em campo.	50
Tabela 4 – Teste de comparação de médias para produtividade e análise de estabilidade de Lin e Binns, em experimento de milho com inoculação de <i>Bacillus</i> sp. aplicando no tratamento de semente.	51
Tabela 5 – Teste de comparação de médias para produtividade e análise de estabilidade de Lin e Binns, em experimento de soja com inoculação de <i>Bacillus</i> sp. aplicando no tratamento de semente.	52
Tabela 6 – Características de promoção de crescimento e de antagonismo para fungos fitopatogênicos das cepas de <i>Bacillus simplex</i> SYM00260, <i>B. aryabattai</i> CMAA 1363, <i>B. velezensis</i> Ag129 e <i>B. velezensis</i> Ag132.	56

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

RPM	Rotações Por Minuto
UEL	Universidade Estadual De Londrina
LSD	Diferença Mínima Significante
PCA	Análise De Componentes Principais
CRAS	Capacidade De Retenção De Água Do Substrato.
TDR	Reflectometria No Domínio Do Tempo
AIA	Ácido Indol-3-Acético
ABA	Ácido Abscísico
ACC	1-Aminociclopropano-1-Carboxilato
EROs	Espécies Reativas De Oxigênio
FBN	Fixação Biológica De Nitrogênio
ISR	Resistência Sistêmica Induzida
EPS	Exopolissacarídeos
APX	Ascorbato Peroxidase
CAT	Catalase
GPX	Glutationaperoxidase
SOD	Superóxido Dismutase
RDM	Massa Seca De Raiz
SDM	Massa Seca Da Parte Aérea
NPP	Número De Vagens Por Planta
GDM	Massa Seca De Grãos Por Planta
PCA	Análise De Componentes Principais
T	Tratamentos
A	Interação
CV	Coeficiente De Variação

PGPT	Promotoras Do Crescimento De Plantas
Pi _a	Ambiente Amplo
Pi _f	Superioridade Em Ambientes Favoráveis
Pi _u	Ambientes Desfavoráveis
BDA	Batata Dextrose Ágar

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	14
2	DESENVOLVIMENTO	17
2.1	Culturas Agrícolas	17
2.2	Estresses Abióticos	18
2.2.1	Déficit Hídrico	20
2.2.1.1	Práticas agronômicas	21
2.2.1.2	Melhoramento Genético	22
2.3	Uso de microrganismos para mitigação do déficit hídrico	25
2.3.1	Modulação Hormonal	26
2.3.2	Redução dos níveis etileno	27
2.3.3	Síntese de osmoprotetores e exopolissacarídeos	28
2.3.4	Solubilização de nutrientes	28
2.3.5	Efeitos indiretos	29
2.4	Gênero Bacillus	30
3	MATÉRIAS E MÉTODOS	32
3.1	Cepas Bacterianas	32
3.2	Preparo das cepas bacterianas	32
3.3	Experimento em câmara de crescimento	32
3.4	Experimento casa de vegetação	33
3.5	Experimento de campo	35
3.6	Sequenciamento genômico e predição de genes	36
3.7	Análise in vitro das cepas selecionadas	37
3.7.1	Tolerância ao estresse osmótico	37
3.7.2	Produção de exopolissacarídeos (EPS)	37
3.7.3	Formação de biofilme	38
3.7.4	Produção de sideróforos	38
3.7.5	Produção de ácido indol-acético (AIA)	38
3.7.6	Teste de compatibilidade entre cepas bacterianas	39
3.7.7	Antagonismo direto por cultura dupla	39
3.8	Análise dos dados	40

4	RESULTADOS	41
4.1	Experimento em câmara de crescimento com <i>Arabidopsis thaliana</i>	41
4.2	Experimento em casa de vegetação com soja, milho e feijão.....	42
4.3	Experimento de campo com milho e soja	50
4.4	Análise genômica - cepas Ag129 e Ag132	53
4.5	Análise <i>in vitro</i>	56
5	DISCUSSÃO	58
6	CONCLUSÃO	61
7	REFERÊNCIAS	62
8	ANEXOS	70

1 INTRODUÇÃO

As mudanças climáticas vêm remodelando os padrões de precipitação e temperatura, impactando drasticamente a agricultura tropical (REZAEI et al., 2023). Diversos estudos vêm indicar uma redução na frequência de dias chuvosos, acompanhada por eventos de precipitação mais intensa e concentradas, resultando em veranicos mais longos e recorrentes (FELDMAN et al., 2024; MEDEIROS; OLIVEIRA; AVILA-DIAZ, 2022; REBOITA et al., 2022). Essa alternância de extremos reduz a estabilidade hídrica do solo, limitando a resiliência dos sistemas agrícolas tropicais.

O Brasil é reconhecido como uma potência agrícola global, figurando entre os principais produtores de diversas *commodities* e desempenhando importante papel estratégico na segurança alimentar mundial (USDA, 2022). No entanto, séries históricas e projeções climáticas apontam para expansão das áreas áridas e semiáridas no país, concomitante à retração de zonas de clima temperado e úmido, alterações que impactam diretamente a distribuição geográfica das atividades agrícolas (DUBREUIL et al., 2019; LIMA et al., 2023). Estimativas indicam que, até 2050, as perdas na produção de soja no Brasil podem variar entre 6 a 37% devido aos efeitos das mudanças climáticas, enquanto para milho essas perdas podem oscilar entre 13 a 29% (ZILLI et al., 2020).

Uma abordagem integrada, que combina práticas agronômicas, melhoramento genético e engenharia do microbioma, é considerado importante para aumentar a resiliência das culturas e mitigar os impactos da seca na agricultura. Do ponto de vista agronômico, técnicas conservacionistas como plantio direto, rotação de culturas, uso de culturas de cobertura, retenção de resíduos vegetais e ajuste da época de semeadura têm demonstrado eficácia em melhorar a estrutura física do solo e aumentar a sua capacidade de retenção hídrica (HERMANS et al., 2021; NOURI et al., 2021; MUHAMMAD et al., 2024). Em relação ao melhoramento de plantas, avanços na fenotipagem de alta precisão aliados à genotipagem têm acelerado o desenvolvimento de cultivares com sistemas radiculares mais profundos, maior capacidade de ajuste osmótico e maior eficiência fotossintética sob condições de baixa

disponibilidade hídrica, resultando maior estabilidade produtiva durante períodos de seca (XIONG et al., 2022; GUADARRAMA-ESCOBAR et al., 2024; HE et al., 2024). Além disso, técnicas de edição gênica vêm possibilitando ajustes na introdução ou ativação direcionada de genes relacionados à tolerância à seca (SHELAKÉ et al., 2022).

Microrganismos associados às plantas também têm sido considerados importante estratégia para mitigar o déficit hídrico (PHOUR; SINDHU, 2022; ALI et al., 2023; EL-SAADONY et al., 2024). Esses microrganismos atuam por meio de múltiplos mecanismos, incluindo a modulação de fitormônios, como o ácido indol-3-acético (AIA), que estimula o crescimento radicular, e o ácido abscísico (ABA), que promove o fechamento estomático e reduz a perda de água por transpiração (EL-SAADONY et al., 2024). Alguns microrganismos também produzem a enzima 1-aminociclopropano-1-carboxilato desaminase (ACC deaminase), que diminuem os níveis de etileno nas raízes, atenuando o estresse (SINGH et al., 2023). Adicionalmente, a síntese de osmoprotetores, compostos orgânicos voláteis e exopolissacarídeos contribui para o ajuste osmótico, preserva a integridade das membranas celulares e aumenta a retenção de água na rizosfera, sustentando a funcionalidade fisiológica das plantas sob condições de seca (NASEEM et al., 2018; EL-SAADONY et al., 2024; GHOLIZADEH et al., 2024).

A composição da comunidade microbiana associada às plantas é dinâmica, variando ao longo do desenvolvimento vegetal e sendo modulada por fatores ambientais como a disponibilidade de água e nutrientes (KNIGHT et al., 2024). Em condições de déficit hídrico, observa-se maior predominância de bactérias gram-positivas, como *Bacillus* e *Streptomyces*, que apresentam maior tolerância à dessecação e mecanismos fisiológicos adaptativos (KÖBERL et al., 2013; ETESAMI et al., 2023; GHOLIZADEH et al., 2024; LIU et al., 2024). Nesse contexto, a bioprospecção e seleção de isolados de *Bacillus* pode ser considerada uma estratégia para o desenvolvimento de inoculantes voltados à mitigação do déficit hídrico, devido à sua versatilidade metabólica, resiliência ambiental e capacidade de promover o crescimento vegetal (LIU et al., 2025). Além disso, alguns isolados desse gênero também exibem propriedades relevantes à solubilização de nutrientes e ao biocontrole de fitopatógenos, por

meio da competição por nichos e recursos, síntese de metabolitos antimicrobianos e indução de resistência sistêmica em plantas (FIRA et al., 2018; MOSELA et al., 2022; PONTES et al., 2024), evidenciando a multifuncionalidade ecológica desse gênero bacteriano.

O presente trabalho teve como objetivo bioprospectar e selecionar cepas de *Bacillus* sp. com capacidade de mitigar os efeitos do déficit hídrico e promover o crescimento das culturas de milho e soja, visando o desenvolvimento de um inoculante microbiano. Para isso, o trabalho foi estruturado em três etapas, sendo i) avaliar o potencial de múltiplas cepas de *Bacillus* na mitigação do déficit hídrico sob condições controladas (câmara de crescimento e casa de vegetação) e em diferentes espécies vegetais, ii) avaliar o desempenho das cepas selecionadas na promoção de crescimento do milho e soja em diferentes condições edafoclimáticas, e iii) realizar análise genômica, que envolve a identificação genética e de regiões genômicas relacionados à promoção de crescimento e à mitigação do déficit hídrico das cepas selecionados.

2 DESENVOLVIMENTO

2.1 CULTURAS AGRÍCOLAS

O agronegócio é um dos principais setores da economia brasileira, representando $\frac{1}{4}$ do produto interno bruto (PIB) do país e 49,3% (US\$ 165,55 bilhões) das exportações em 2023. Aproximadamente 40,4% da receita externa desse setor provém da soja (*Glycine max* (L.) Merrill) e de seus derivados (grão, farelo e óleo). Além de ser o maior exportador e produtor de soja do mundo, o Brasil é também considerado um dos principais produtores globais de outras culturas economicamente importantes, como cana-de-açúcar (*Sacharum* spp.), milho (*Zea mays* L.), café (*Coffea* spp.), algodão (*Gossypium* spp.), feijão (*Phaseolus vulgaris* L.), laranja (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck) e banana (*Musa* spp.) (<http://www.ibge.gov.br>).

A soja possui como centro de origem o leste asiático, tendo sido domesticada há aproximadamente 4.000 anos. A relevância comercial da soja teve início com sua introdução nos Estados Unidos, onde foi inicialmente utilizada como cultura forrageira e planta de cobertura (HYMOWITZ; HARLAN, 1983). No entanto, a partir de 1941, a área destinada à produção de grãos superou a utilizada para fins forrageiros (EMBRAPA, 2004). No Brasil, as pesquisas com a soja começaram na década de 1930, no Rio Grande do Sul, e, em 1947, foram realizadas as primeiras seleções com o objetivo de desenvolver novas cultivares (SEDIYAMA T; TEIXEIRA; REIS, 1999).

O avanço da sojicultura impulsionou o país a se consolidar como um dos principais produtores mundiais. Nos últimos dez anos, o crescimento da produção de grãos foi de aproximadamente de seis milhões ton ano⁻¹, com uma produção de 147,7 milhões de toneladas na safra 2023/2024 (CONAB, 2024). Os principais estados produtores são Mato Grosso, Rio Grande do Sul, Paraná e Goiás, com 26,6, 13,3, 12,4 e 11,4% da produção nacional, respectivamente.

O milho é uma das principais culturas agrícolas do mundo, desempenhando um importante papel na alimentação humana e animal, além

de ser amplamente utilizado na produção de biocombustíveis e como matéria-prima para diversos produtos industriais (TANUMIHARDJO et al., 2020). Anualmente, cerca de 1,123 bilhão de toneladas de grãos de milho são produzidas globalmente, com o Brasil ocupando a terceira posição entre os maiores produtores, atrás apenas dos Estados Unidos e da China. Para o ano agrícola de 2023/2024, a produção brasileira foi estimada em 115,7 milhões de toneladas, cultivadas em uma área de 20,8 milhões de hectares (CONAB, 2024).

No Brasil, o milho é cultivado ao longo de todo o ano, sendo classificado conforme a época de plantio: (i) milho “safra” ou primeira época, com semeaduras realizadas entre setembro e dezembro; (ii) milho “safrinha” ou segunda época, semeado entre janeiro e março. Além dessas, a terceira safra tem se destacado, especialmente nos estados do Nordeste, como Bahia, Sergipe, Alagoas, Pernambuco e Roraima, com plantios ocorrendo entre abril e junho.

Na safra 2023/2024, a primeira safra de milho no Brasil resultou em uma produção de 23,36 milhões de toneladas (~20,3% da produção total), com produtividade média de 5.692 kg ha⁻¹. A segunda safra, por sua vez, alcançou 90,28 milhões de toneladas (~78,4% da produção total), com produtividade média de 4.048 kg ha⁻¹. Já a terceira safra, embora menos expressiva, contribuiu com 1,54 milhão de toneladas (~1,3% da produção total) e produtividade média de 2.626 kg ha⁻¹ (CONAB, 2024).

2.2 ESTRESSES ABIÓTICOS

São muitos os tipos de estresses que as plantas podem passar durante seu desenvolvimento, os quais são divididos em bióticos e abióticos. Os bióticos estão ligados ao sistema de defesa das plantas contra o ataque de pragas e patógenos. Os abióticos referem-se a fatores ambientais adversos que afetam o crescimento e desenvolvimento das plantas, reduzindo o potencial produtivo da cultura agrícola. Os principais estresses abióticos incluem seca, temperaturas extremas (calor e frio), salinidade do solo,

alagamento e deficiência de nutrientes (TAIZ; ZEIGER; MURPHY, 2017). Esses fatores impõem desafios à agricultura, pois impactam processos fisiológicos das plantas, como a fotossíntese, a absorção de água e nutrientes, e a resistência a pragas e doenças (ZILLI et al., 2020).

As mudanças climáticas agravam os estresses abióticos por meio do aumento da frequência e intensidade de eventos climáticos extremos, como ondas de calor, secas prolongadas e chuvas irregulares. Diversos estudos indicam que a redução na frequência de precipitação, combinada com o aumento da evapotranspiração devido ao aquecimento global, intensifica o estresse hídrico nas plantas, levando à senescência precoce das folhas e reduzindo a eficiência da fotossíntese (MEDEIROS; OLIVEIRA; AVILA-DIAZ, 2022; REBOITA et al., 2022; FELDMAN et al., 2024; ZHANG et al., 2025).

Além disso, a interação entre múltiplos estresses abióticos impõe importantes desafios para a agricultura. Por exemplo, a combinação de seca e calor intensifica a desidratação celular e aumenta a demanda evaporativa da atmosfera. Esse estresse hídrico e térmico compromete a homeostase osmótica e induz o fechamento estomático, limitando a difusão de CO₂ para o mesófilo e reduzindo a taxa de assimilação fotossintética e, consequentemente, o acúmulo de espécies reativas de oxigênio (EROs) causando dano à maquinaria fotossintética (MITTLER, 2006). Outro exemplo crítico, é a coexistência de salinidade e déficit hídrico que agrava a toxicidade iônica e reduz a capacidade de absorção de nutrientes, impactando o desenvolvimento radicular e eficiência no uso da água (CHAUDHRY; SIDHU, 2022).

As plantas desenvolveram mecanismos coordenados para tolerar estresses abióticos, envolvendo redes de percepção, sinalização e respostas adaptativas que minimizam os danos celulares e garantem a homeostase fisiológica. A sinalização por cálcio (Ca²⁺), EROS e hormônios como ácido abscísico (ABA) desempenha importante papel na resposta ao estresse hídrico e térmico, regulando a abertura estomática e a expressão de genes de defesa (ZHU, 2016; TAIZ; ZEIGER; MURPHY, 2017). Além disso, proteínas quinases (MAPKs) e quinases dependentes de cálcio (CDPKs) integram sinais ambientais e desencadeiam modificações pós-traducionais em

fatores de transcrição que controlam a biossíntese de osmólitos, como prolina e açúcares solúveis, protegendo as células contra desidratação e estresse oxidativo (ZHANG et al., 2022).

Em resposta à salinidade e toxicidade iônica, as plantas ativam transportadores específicos, como SOS1 (SALT OVERLY SENSITIVE 1), que medeia a exclusão de Na^+ na rizosfera, e NHX1, que sequestra Na^+ no vacúolo, reduzindo seus efeitos tóxicos no citoplasma (MITTLER, 2006). O ajuste da arquitetura radicular, por meio da modulação de fitormônios como auxinas e citocininas, também otimiza a captação de água e nutrientes em ambientes adversos (CHAUDHRY; SIDHU, 2022). Além disso, mecanismos epigenéticos, como a metilação do DNA e modificações em histonas, conferem memória de estresse, permitindo respostas mais eficientes em exposições subsequentes a condições adversas (ZHANG et al., 2022).

2.2.1 Déficit Hídrico

As mudanças climáticas têm impactado a agricultura brasileira. O déficit hídrico é considerado um dos principais desafios para a produção agrícola nacional. Estudos indicam que a elevação das temperaturas médias e a mudança nos padrões de precipitação reduzirão a disponibilidade hídrica em muitas regiões agrícolas brasileiras, afetando a produtividade das culturas e aumentando os riscos de perdas econômicas (ZILLI et al., 2020). Projeções baseadas no modelo BCC-CSM1-1 apontam que, até 2060, haverá aumento de até 5,42 °C na temperatura média mundial, acompanhado pela redução da área de clima temperado e expansão de zonas áridas e semiáridas (DE LIMA et al., 2023).

O déficit hídrico compromete diversos processos fisiológicos, bioquímicos e agrônômicos para o crescimento e desenvolvimento das plantas. Um dos principais impactos ocorre na fotossíntese, pois a seca induz o fechamento estomático, reduzindo a absorção de CO_2 e limitando a produção de carboidratos essenciais para o desenvolvimento da planta. Além disso, há aumento do estresse oxidativo, resultando na degradação de pigmentos fotossintéticos e danos às membranas celulares (KULUNDŽIĆ et al., 2022). A

redução da eficiência fotossintética compromete o acúmulo de biomassa e a formação de grãos, impactando diretamente a produtividade da cultura.

Para cultura da soja, um fator importante está relacionado ao processo de fixação biológica de nitrogênio (FBN). A nodulação e a atividade do *Bradyrhizobium* são severamente reduzidas, afetando a assimilação de nitrogênio e limitando o crescimento da planta (KUNERT et al., 2016; FREITAS et al., 2022). Na cultura do milho, por sua vez, o déficit hídrico afeta drasticamente a fase reprodutiva, que é o estágio mais sensível à falta de água. A desregulação do período entre a antese e a emissão dos estigmas sob seca reduz o número de grãos formados, resultando em menor produtividade. Além disso, a desidratação das flores masculinas e femininas compromete a fertilização e pode levar à esterilidade do pólen. Estudos indicam que a seca durante o florescimento pode reduzir em até 90% a produção de grãos se ocorrer alguns dias antes da emergência das espigas (SHEORAN, 2022; SINGH et al., 2023). Sendo assim, uma abordagem integrada, envolvendo práticas agronômicas, melhoramento genético e engenharia do microbioma, é considerada estratégica para reduzir os impactos da seca na agricultura.

2.2.1.1 Práticas agronômicas

A adoção de práticas agronômicas para mitigar os impactos do déficit hídrico nas culturas agrícolas é de elevada importância visando garantir estabilidade produtiva em cenários de mudanças climáticas (MUHAMMAD et al., 2024). O sistema de plantio direto e a rotação de culturas são estratégias para melhorar a retenção de água no solo, reduzir a erosão e promover a estruturação do perfil do solo, tornando-o mais resiliente à períodos de déficit hídrico. Além disso, o uso de culturas de cobertura, como leguminosas e gramíneas, contribui para aumentar o teor de matéria orgânica do solo, melhorando sua capacidade de retenção de água e reduzindo a compactação. Estudos demonstram que essas práticas conservacionistas não apenas minimizam os impactos do estresse hídrico, mas também promovem ganhos de produtividade ao longo do tempo, pois favorecem a infiltração e o

armazenamento de água no perfil do solo (HERMANS et al., 2021; NOURI et al., 2021).

Outra abordagem envolve o ajuste da época de semeadura e o uso de variedades adaptadas às condições climáticas locais. O escalonamento da semeadura permite sincronizar o ciclo das culturas com períodos de maior disponibilidade hídrica, reduzindo a exposição a estágios críticos de desenvolvimento durante períodos de estiagem severa (MUHAMMAD et al., 2024). Para culturas como soja e milho, por exemplo, evitar a floração e o enchimento de grãos durante os períodos de maior déficit hídrico pode resultar em maior estabilidade produtiva (HE et al., 2024). A definição da melhor janela de plantio pode ser realizada com o auxílio de modelos agroclimáticos, que integram dados históricos de precipitação, temperatura e umidade do solo para prever cenários de risco climático e otimizar a tomada de decisão (PHIRI et al., 2025).

A irrigação é também considerada uma importante estratégia para mitigar os efeitos do déficit hídrico na agricultura, garantindo a disponibilidade de água durante períodos críticos do ciclo das culturas. No entanto, sua eficiência depende de planejamento adequado e do uso de tecnologias para otimizar a aplicação da água (MUHAMMAD et al., 2024). Métodos como irrigação por gotejamento e pivô central, quando combinados com sensores de umidade do solo, permitem aplicação mais precisa, reduzindo perdas por evaporação e lixiviação de nutrientes. Além disso, estratégias como a irrigação deficitária controlada, que consiste em aplicar água apenas durante estágios fenológicos mais sensíveis, como floração e enchimento de grãos, têm se mostrado eficazes para maximizar a eficiência do uso da água (MUHAMMAD et al., 2024; PHIRI et al., 2025).

2.2.1.2 Melhoramento Genético

O melhoramento genético é considerado uma das principais estratégias para aumentar a tolerância das culturas agrícolas ao déficit hídrico (HE et al., 2024). A integração da fenotipagem de alta precisão com técnicas

de genotipagem tem permitido seleção mais eficiente de genótipos com características favoráveis de tolerância à seca (XIONG; REYNOLDS; XU, 2022; GUADARRAMA-ESCOBAR et al., 2024; HE et al., 2024). A fenotipagem baseada em sensores remotos e imagens hiperespectrais tem possibilitado a identificação de plantas com maior eficiência no uso da água, ajuste osmótico e capacidade fotossintética sob condições de déficit hídrico, acelerando o processo de seleção (BRAGA et al., 2021). Além disso, a seleção de variedades com sistemas radiculares mais profundos tem sido considerada uma importante estratégia para mitigar os impactos da seca (COOPER; MESSINA, 2023).

A abordagem combinada de *Genome-Wide Association Studies* (GWAS) e transcriptômica vem sendo implementada visando compreensão mais detalhada dos mecanismos moleculares envolvidos na resposta das plantas à seca (GUO et al., 2020; WU et al., 2022; SU et al., 2025;). No milho, Guo et al. (2020) identificaram 62 *loci* associados ao comprimento da raiz seminal submetida ao déficit hídrico, dos quais foram identificados sete genes envolvidos na modulação do desenvolvimento radicular. Wu et al. (2022) realizando um estudo combinado de GWAS e RNA-seq, identificaram 14 genes candidatos relacionados à resposta ao déficit hídrico, incluindo genes que codificam proteínas quinases e fatores de transcrição ligados à via de sinalização do ABA. A análise demonstrou que genes diferencialmente expressos sob estresse estavam correlacionados com os *loci* identificados no GWAS, confirmando a importância dessas regiões genômicas na adaptação das plantas a ambientes com déficit hídrico.

Plantas geneticamente modificadas também vêm sendo estudadas na busca de culturas mais tolerantes ao déficit hídrico. A superexpressão de genes relacionados ao metabolismo do ABA, à regulação estomática e à manutenção da homeostase celular sob estresse têm sido exploradas (SHEORAN, 2022). Em 2011 (EUA) e 2016 (Brasil), o primeiro milho transgênico tolerante à seca foi aprovado para comercialização, o MON 87460, desenvolvido pela Monsanto/BAYER. Esse milho expressa a proteína bacteriana COLD SHOCK PROTEIN B (CSPB), conferindo maior estabilidade ao metabolismo celular durante períodos de baixa disponibilidade hídrica e

resultando em um ganho de 6% na produtividade em condições de estresse hídrico (SHEORAN, 2022).

Além do milho, a soja transgênica HB4, que expressa o gene *HaHB4* (*Helianthus annuus* Homeobox-4) de girassol, tem demonstrado aumento na produtividade em ambientes áridos e já foi aprovada para comercialização em países como Argentina, Brasil e Canadá (JAN et al., 2025). O gene *HaHB4* codifica para um fator de transcrição pertencente à família HD-Zip I, que desempenha papel na regulação da resposta das plantas ao estresse hídrico. Esse gene é regulado pela disponibilidade de água, luz e ABA, sendo ativado sob condições de déficit hídrico. Sua função primária envolve a ligação a sequências regulatórias no genoma da planta, promovendo a expressão de genes envolvidos na adaptação ao estresse, como aqueles relacionados à manutenção da homeostase celular e ao controle da transpiração (GUPTA, 2024).

A edição gênica tem sido considerada uma importante ferramenta para o desenvolvimento de cultivares tolerantes ao déficit hídrico, permitindo modificações precisas no genoma das plantas (GUPTA, 2024; JAN et al., 2025). Tecnologias como CRISPR-Cas9, TALENs e *base editing*, possibilitam a edição direcionada de genes envolvidos na regulação do fechamento estomático, ajuste osmótico e controle da expressão de fatores de transcrição relacionados à seca.

Uma das principais vantagens da tecnologia de edição gênica é a possibilidade de acelerar o melhoramento genético sem a necessidade de inserção de DNA exógeno, evitando as barreiras regulatórias associadas aos organismos geneticamente modificados (OGMs) tradicionais (HAFEEZ et al., 2023). Enquanto OGMs podem levar mais de uma década para serem aprovados devido às exigências regulatórias, cultivares desenvolvidas por edição gênica podem ser liberadas de forma mais rápida, pois, em muitos casos, não são classificadas como transgênicas (HAFEEZ et al., 2023; JAN et al., 2025). Isso se reflete diretamente nos custos de desenvolvimento, uma vez que a obtenção de uma variedade transgênica pode superar US\$ 100 milhões, enquanto a edição gênica reduz significativamente esse investimento, devido à sua precisão e eficiência (SHEORAN, 2022; GUPTA, 2024).

2.3 USO DE MICRORGANISMOS PARA MITIGAÇÃO DO DÉFICIT HÍDRICO

Os microrganismos associados às plantas desempenham importante papel no crescimento, desenvolvimento e adaptação ao ambiente, sendo frequentemente referidos como o segundo genoma das plantas. O microbioma das plantas, composto principalmente por bactérias, fungos e arqueias, interage dinamicamente com a planta hospedeira, desempenhando funções importantes, como mobilização de nutrientes, proteção contra estresses abióticos e bióticos, indução de resistência e regulação do metabolismo da planta (ALI et al., 2022; PHOUR; SINDHU, 2022; NORTHEN et al., 2024). Além disso, os microrganismos influenciam diretamente a arquitetura radicular e a eficiência na absorção de água e nutrientes, tornando-se fundamentais para a sustentabilidade agrícola (LI et al., 2024; XUN et al., 2024).

A composição e a estrutura do microbioma das plantas são dinâmicas e moduladas por fatores ambientais e genéticos, influenciando diretamente a capacidade de adaptação das culturas agrícolas ao estresse hídrico. O genótipo da planta determina parcialmente a seleção das comunidades microbianas associadas à rizosfera, influenciando quais grupos de microrganismos são recrutados ou suprimidos ao longo do ciclo de vida da planta (GHOLIZADEH et al., 2024).

Em condições de déficit hídrico, diversos artigos demonstram aumento da prevalência de bactérias gram-positivas, como *Bacillus* e *Streptomyces*, devido à sua capacidade de formar biofilmes, sintetizar osmólitos compatíveis e exopolissacarídeos (EPSs), além de apresentarem estruturas celulares mais resistentes à dessecação (LIU; LI; SINGH, 2024). Por outro lado, grupos de bactérias gram-negativas, como *Flavobacterium*, *Burkholderia* e algumas *Proteobacteria*, tendem a ser reduzidos, pois dependem de umidade e exsudatos radiculares ricos em carbono assimilável para sua sobrevivência (EL-SAADONY et al., 2024). Dessa forma, o microbioma rizosférico sofre uma reorganização funcional sob condições de

seca, favorecendo comunidades bacterianas mais resistentes e eficientes na manutenção da homeostase da planta.

Diversos mecanismos têm sido relacionados aos microrganismos visando mitigar o efeito do déficit hídrico nas plantas (ALI et al., 2022; PHOUR; SINDHU, 2022; EL-SAADONY et al., 2024). Esses mecanismos incluem a modulação hormonal, redução dos níveis de etileno, síntese de osmoprotetores e EPSs, e solubilização de nutrientes (NASEEM et al., 2018; SINGH; MA; SHADAN, 2022; EL-SAADONY et al., 2024; GHOLIZADEH et al., 2024).

2.3.1 Modulação Hormonal

A produção de fitormônios por microrganismos rizosféricos é considerada uma importante característica que influencia o crescimento e a adaptação das plantas ao estresse hídrico. Entre os principais hormônios sintetizados pelos microrganismos, destacam-se o ácido indol-3-acético (AIA) e o ABA, que atuam na arquitetura radicular e na regulação do balanço hídrico das plantas (EL-SAADONY et al., 2024).

O AIA é um fitormônio da classe das auxinas, sintetizado por microrganismos benéficos como, *Bacillus* e *Pseudomonas* (UZMA; IQBAL; HASNAIN, 2022; ABO ELSOUD; HASAN; ELHATEIR, 2023). Esse hormônio estimula o crescimento radicular, promovendo maior ramificação e alongamento das raízes, permitindo que as plantas explorem reservas de água em camadas inferiores (ALI et al., 2022), pois aumentar a densidade e o comprimento das raízes auxilia na absorção de nutrientes, o que melhora o desempenho fisiológico das plantas sob estresse hídrico.

O ABA é hormônio central na resposta das plantas à seca. Alguns microrganismos do solo influenciam sua síntese e regulação, aumentando sua produção nas plantas sob condições de déficit hídrico. O ABA controla o fechamento estomático, reduzindo a perda de água por transpiração e ajudando a planta a manter sua homeostase hídrica (PHOUR; SINDHU, 2022).

2.3.2 Redução dos níveis etileno

O etileno é um fitormônio associado ao envelhecimento e à resposta ao estresse em plantas. Em condições de déficit hídrico, sua produção é aumentada como mecanismo de defesa, mas esse excesso pode levar à inibição do crescimento radicular, aceleração da senescência e impactos negativos na fisiologia da planta (SINGH; MA; SHADAN, 2022).

A biossíntese do etileno é iniciada a partir da conversão da S-adenosil metionina (SAM) em 1-aminociclopropano-1-carboxilato (ACC) pela enzima ACC sintetase, sendo posteriormente convertida em etileno pela ACC oxidase (KUMAR et al., 2024). No entanto, algumas bactérias rizosféricas mitigam esses efeitos negativos ao produzir 1-aminociclopropano-1-carboxilato desaminase (ACC deaminase), uma enzima que degrada o ACC antes que ele seja convertido em etileno. Esse mecanismo reduz a biossíntese de etileno nas células vegetais, permitindo que a planta mantenha seu crescimento radicular mesmo sob condições adversas (SINGH; MA; SHADAN, 2022; KOUR et al., 2024).

A regulação dos níveis de etileno por bactérias produtoras de ACC deaminase é importante em solos sujeitos à seca, nos quais a inibição do crescimento radicular causada pelo acúmulo excessivo de etileno pode comprometer a capacidade da planta de acessar reservas hídricas profundas. Além disso, a ação dessas bactérias pode retardar a senescência foliar e melhorar a eficiência fotossintética, prolongando o ciclo produtivo da planta em condições adversas (EL-SAADONY et al., 2024).

Dentre os principais gêneros bacterianos produtores de ACC deaminase, destacam-se *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Rhizobium* e *Variovorax*, que atuam na promoção do crescimento vegetal e na mitigação do déficit hídrico (GHOLIZADEH et al., 2024). A aplicação de inoculantes contendo esses microrganismos tem sido amplamente estudada como estratégia biotecnológica para melhorar a produtividade agrícola em condições de déficit hídrico.

2.3.3 Síntese de osmoprotetores e exopolissacarídeos

A produção de osmoprotetores e EPSs por microrganismos também tem sido considerada importante mecanismo na adaptação ao déficit hídrico. Osmoprotetores, como prolina, glicina betaína, poliaminas e açúcares compatíveis (trealose e rafinose), são compostos que ajudam as células vegetais a manterem a homeostase osmótica, evitando a perda excessiva de água e protegendo proteínas e membranas celulares contra a dessecação (KUMAR et al., 2024).

Além dos osmoprotetores, a síntese de EPSs permite maior retenção de umidade no solo e na formação de biofilmes ao redor das raízes. EPSs são polímeros de carboidratos secretados por bactérias rizosféricas, formando uma matriz protetora que melhora a agregação do solo e retém água em microambientes ao redor das raízes, reduzindo os impactos da seca (SAHA et al., 2020). Essa matriz também protege as raízes contra patógenos e promove interações benéficas entre a planta e a microbiota associada.

2.3.4 Solubilização de nutrientes

A solubilização microbiana de nutrientes é importante para mitigar os impactos do déficit hídrico, promovendo a resiliência das plantas por meio da melhoria na assimilação de nutrientes, como fósforo (EL-SAADONY et al., 2024). A disponibilidade de nutrientes no solo está associada à presença de água, pois a difusão e o transporte iônico são dependentes da umidade.

Microrganismos do gênero *Bacillus*, *Pseudomonas* e *Streptomyces* são reconhecidos por sua capacidade de solubilizar e mineralizar o fósforo inorgânico e orgânico para as plantas. Os principais mecanismos usados por esses microrganismos para solubilizar e mineralizar o fósforo incluem a produção e excreção de ácidos orgânicos e a ação de enzimas hidrolíticas, como fitases e fosfatases. Os ácidos orgânicos, como cítrico, oxálico e málico, são excretados pelos microrganismos e acidificam o ambiente rizosférico, que promove a liberação do fósforo por meio da substituição de

prótons e da complexação de íons metálicos (PANCHAL; MILLER; GIRI, 2021; PANG et al., 2024). Por sua vez, as fitases e fosfatases são importantes no processo de mineralização do fósforo orgânico nos solos. A fitase catalisa a degradação do ácido fítico, em fosfato livre e mio-inositois menos fosforilados. De forma semelhante, as fosfatases ácidas e alcalinas complementam essa ação ao hidrolisar outros compostos orgânicos de fosfato, maximizando a PUE (RIZWANUDDIN et al., 2023; VASHISHTH et al., 2023).

2.3.5 Efeitos indiretos

Diversos efeitos indiretos dos microrganismos contribuem para a resiliência das plantas ao estresse hídrico, incluindo a modulação do microbioma do solo, a indução de respostas sistêmicas na planta e a melhoria da estrutura do solo. A colonização radicular por microrganismos pode ativar mecanismos de defesa sistêmica induzida (ISR), tornando a planta mais resistente a estresses abióticos (EL-SAADONY et al., 2024). Esse efeito de *priming* (preparo) acelera a resposta da planta a futuras exposições à seca, permitindo que mecanismos antioxidantes e osmoprotetores sejam ativados mais rapidamente (ALI et al., 2023). Essa memória adaptativa da planta, mediada pelo microbioma, pode resultar em maior eficiência na alocação de recursos metabólicos para defesa e crescimento em períodos de seca (ALI et al., 2022, 2023).

A atividade microbiana influencia diretamente a estruturação do solo e sua capacidade de retenção de água. A secreção de EPSs por bactérias do solo promove a formação de agregados estáveis, reduzindo a compactação e aumentando a porosidade do solo (BENMRID et al., 2024). Esse processo facilita a infiltração e retenção de água, reduzindo o impacto do déficit hídrico sobre as raízes das plantas (EL-SAADONY et al., 2024). Além disso, os fungos micorrízicos formam redes de hifas que melhoram a exploração do solo e aumentam a absorção de água pelas plantas (ALI et al., 2023).

2.4 GÊNERO BACILLUS

O gênero *Bacillus* foi descrito pela primeira vez por Cohn em 1872 como um grupo de bactérias formadoras de endósporos e resistentes ao calor. Antes da reclassificação taxonômica de Gupta et al. (2020), o gênero *Bacillus* possuía mais de 280 espécies descritas. No entanto, devido à polifilia desse grupo, a maioria dessas espécies foi redistribuída em 17 novos gêneros, além de algumas transferências para gêneros existentes dentro da família *Bacillaceae*. Após essa reorganização, apenas as espécies pertencentes aos clados *Subtilis* e *Cereus* permaneceram dentro do gênero *Bacillus* (GUPTA, 2024). As espécies desse gênero são compostas por bactérias em forma de bastonetes, gram-positivas, catalase-positivas e aeróbicas, capazes de formar endósporos (GRAUMANN, 2017).

O grupo *Bacillus cereus* representa espécies com diferentes funções na agricultura, saúde humana, deterioração de alimentos e meio ambiente. Nesse clado inclui espécies patogênicas como *B. anthracis*, agente etiológico do antraz; *B. cereus*, causador de intoxicações alimentares; e *B. thuringiensis*, utilizado como biopesticida na agricultura (XU; KOVÁCS, 2024). O grupo *subtilis*, representa espécies que são geneticamente próximas e dificilmente distinguíveis fenotipicamente. A maioria das células vegetativas tem menos de 1 µm e são geralmente mesófilas e neutrófilas, embora algumas tolerem pH elevado. Esse grupo é conhecido por sua alta produção de metabólitos secundários, com cerca de 4% a 5% de seu genoma dedicado à síntese desses compostos, que possuem atividades antifúngicas, antibacterianas e de indução de resistência sistêmica em plantas, sendo amplamente utilizados na formulação de biofertilizantes e biofungicidas (CAULIER et al., 2019; STEINKE et al., 2021).

As espécies de *Bacillus* são predominantes no solo e na rizosfera, representando até 95% das populações bacterianas Gram-positivas nesses ambientes, onde atuam na mineralização da matéria orgânica e na promoção do crescimento vegetal (ETESAMI; JEONG; GLICK, 2023). Devido à sua ampla versatilidade funcional e capacidade de adaptação, *Bacillus* spp. são amplamente utilizadas em formulações comerciais, incluindo bioinoculantes e

agentes de biocontrole (BUQORI et al., 2025). Produtos contendo *B. subtilis*, *B. amyloliquefaciens*, *B. pumilus*, *B. licheniformis* e *B. velezensis* são amplamente utilizados como produtos biológicos na agricultura.

Diversas cepas e espécies de *Bacillus* vêm sendo identificadas como PGPR capazes de mitigar os efeitos do déficit hídrico em diversas culturas agrícolas. Entre essas espécies destacam *B. subtilis*, *B. amyloliquefaciens*, *B. licheniformis*, *B. aryabhattai*, *B. megaterium*, *B. thuringiensis*, *B. pumilus* e *B. velezensis* (AZZEM et al., 2023). Essas espécies apresentam ampla gama de características que as tornam adequadas para uso como inoculantes, incluindo a produção de fitormônios, ACC deaminase, solubilização de nutrientes e síntese de EPSs (ETESAMI; JEONG; GLICK, 2023).

Para *Bacillus velezensis*, Park et al. (2024) avaliaram o efeito da inoculação da cepa GH1-13 na tolerância ao estresse hídrico em arroz. Os resultados demonstraram que a inoculação proporcionou maior taxa de sobrevivência e redução significativa no acúmulo de EROs em plantas sob déficit hídrico, em comparação com aquelas não inoculadas. Essa diminuição foi associada à maior atividade de enzimas antioxidantes, incluindo ascorbato peroxidase (APX), catalase (CAT), glutatona peroxidase (GPX) e superóxido dismutase (SOD). Além disso, a inoculação estimulou a ativação da via do ácido jasmônico, um fitormônio essencial para a tolerância ao estresse abiótico, contribuindo para a adaptação da planta às condições de seca.

Xu et al. (2025) avaliaram o efeito da inoculação de *B. velezensis* G138 e *B. tequilensis* G128 na tolerância à seca em *Arabidopsis thaliana* e alfafa. Os resultados indicaram que a inoculação com *B. velezensis* promoveu aumento significativo na biomassa da parte aérea e do sistema radicular em condições de déficit hídrico. Além disso, a inoculação estimulou maior atividade de enzimas antioxidantes, reduzindo os marcadores de estresse oxidativo, sugerindo que essa cepa possui grande potencial para uso como inoculante na mitigação dos impactos da seca em plantas.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 CEPAS BACTERIANAS

Foram utilizadas oito cepas de *Bacillus* sp. (BAC-01 a BAC-08) do banco de microrganismos da empresa BIOINPUT, pré-selecionadas com base em um *screening in vitro* de 102 isolados avaliados para produção de ácido-indol-acético (AIA), produção de biofilme, atividade de ACC deaminase e atividade antifúngica contra *Rhizoctonia solani*, *Macrophomina phaseolina* e *Fusarium solani* (fitopatógenos do solo). Esses isolados utilizados no presente trabalho são provenientes das amostras rizosfericas de raízes de milho e soja.

3.2 PREPARO DAS CEPAS BACTERIANAS

As cepas armazenadas a -80 °C em criotubos contendo TSB líquido e glicerol (2:1) foram ativadas em placas de Petri contendo meio de cultura LBA (Luria Bertani Agar, Neogen Corporation, Estados Unidos) a 28 °C por 24 horas. Um pré-inóculo de cada cepa foi preparado a partir de colônias puras suspensas em solução salina (0,85% de cloreto de sódio). A turbidez foi ajustada para 0,5 na escala nefelométrica de McFarland ($1,5 \times 10^8$ UFC mL⁻¹).

Trinta microlitros das suspensões bacterianas foram transferidos para 30 mL de meio de cultura AgO2 e incubados a 30 °C por 18–20 horas a 200 rpm, para a produção do inóculo. Em seguida, 400 mL do mesmo meio foram inoculados com 4 mL do inóculo e submetidos à fermentação por 72 horas a 30 °C e 200 rpm. Ao final do processo, a suspensão bacteriana foi padronizada para concentração de $1,0 \times 10^9$ UFC mL⁻¹.

3.3 EXPERIMENTO EM CÂMARA DE CRESCIMENTO

Sementes de *Arabidopsis thaliana*, ecótipo Col-0 foram desinfetadas em solução de etanol a 75% com Triton X-100 a 0,1% por 5

minutos, lavadas dez vezes com água estéril e posteriormente mantidas no escuro a 4 °C por três dias. Em seguida, as sementes foram semeadas em vasos (80 mL), contendo substrato Carolina Soil® e vermiculita (3:1, v/v). As plântulas foram cultivadas por 10 dias em câmara de crescimento sob fotoperíodo de 16 h luz/8 h escuro, a 22 °C. Após esse período, foi realizado o desbaste, mantendo cinco plantas por vaso. A inoculação foi realizada aos 13 dias após a semeadura, aplicando-se 1 mL da suspensão bacteriana, na concentração de 1×10^9 UFC mL⁻¹ no solo próximo às raízes.

Os tratamentos consistiram nas oito cepas de *Bacillus* sp. selecionadas anteriormente, uma cepa de *B. aryabhattai* (CMAA 1363; 1×10^8 UFC mL⁻¹; empresa NOOA) e dois controles não inoculados (irrigado e não irrigado). O delineamento experimental adotado foi inteiramente ao acaso, com dez repetições, sendo cada vaso considerado uma unidade experimental.

Para o ensaio de déficit hídrico, a irrigação foi suspensa no início da fase de florescimento, exceto para o controle irrigado. As plantas permaneceram sem irrigação por 12 dias, seguidos por três dias de reidratação. Após esse período, foram determinadas a massa seca da parte aérea e do sistema radicular. O experimento foi repetido duas vezes de forma independente.

3.4 EXPERIMENTO CASA DE VEGETAÇÃO

Os experimentos em casa de vegetação foram conduzidos no Centro Universitário Filadélfia (UNIFIL), em Londrina, Paraná, com as culturas de soja (*Glycine max* L.), feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) e milho (*Zea mays* L.). Os tratamentos foram os mesmos utilizados nos ensaios em câmara de crescimento com *A. thaliana*, organizados em delineamento inteiramente casualizado, com seis repetições, sendo cada vaso uma unidade experimental.

Para soja e feijão, foram utilizadas as cultivares DM 66i68 IPRO e IPR Sabiá, respectivamente, enquanto para o milho foi utilizada a cultivar Dekalb 360 PRO3. A inoculação das sementes foi realizada na dose de 100 mL da suspensão bacteriana, em uma concentração 1×10^9 UFC mL⁻¹,

para cada 50 kg de sementes. As sementes de soja e feijão foram semeadas em vasos de 5 L contendo solo e areia (3:1, v/v). A adubação consistiu na aplicação de 3 g de Osmocote® (15% N, 9% P₂O₅, 12% K₂O, 1% Mg, 2,3% S, 0,05% Cu, 0,45% Fe, 0,06% Mn, 0,02% Mo) no momento da semeadura e 30 dias após a emergência. As plantas foram mantidas sob irrigação até o estágio fenológico V4, mantendo-se 80% da capacidade de retenção de água do substrato (CRAS). Nos tratamentos com déficit hídrico, a irrigação foi reduzida para 30% da CRAS por 15 dias, iniciando-se nos estádios R1 (soja) e R5 (feijão), seguidos por reidratação a 80% da CRAS até a maturação fisiológica. Foram avaliados número de vagens por planta, massa seca de raízes e peso de grãos por planta.

Para o milho, as sementes foram semeadas em vasos de 10 L contendo solo e areia (3:1, v/v), com adubação de 3 g de Osmocote® no momento da semeadura e aplicação de 100 kg ha⁻¹ de sulfato de amônio aos 20 dias após a emergência. O regime hídrico foi mantido em 80% da CRAS até o estágio V4. A partir desse ponto, nos tratamentos com déficit hídrico, reduziu-se a irrigação para 30% da CRAS por 15 dias, seguida de reidratação a 80% da CRAS por 12 dias. Foram avaliadas a massa seca da parte aérea e das raízes.

O monitoramento da umidade do solo foi realizado com sondas TDR (Time Domain Reflectometry, modelo CS560). A calibração das sondas foi conduzida por 25 dias em laboratório, utilizando tubos de PVC (30 cm de altura × 10 cm de diâmetro) com fundo vedado por tela de sombreamento e fita isolante para permitir drenagem sem perda de substrato.

Adicionalmente, foi conduzido um segundo experimento com milho, avaliando os seguintes tratamentos: i) controle irrigado, ii) controle não irrigado, iii) *Ascophyllum nodosum* (Stingray®, Koppert), iv) *Bacillus aryabhattai* cepa CMAA 1363 (1 × 10⁸ UFC mL⁻¹, NOOA), v) *Bacillus simplex* cepa SYM00260 (1 × 10⁷ UFC mL⁻¹, Indigo), vi) *Bacillus* sp. Ag129 (1 × 10⁹ UFC mL⁻¹, BIOINPUT) e vii) *Bacillus* sp. Ag132 (1 × 10⁹ UFC mL⁻¹, BIOINPUT). As condições de cultivo, irrigação e delineamento experimental foram idênticas às descritas anteriormente para o primeiro experimento com milho.

3.5 EXPERIMENTO DE CAMPO

Ensaio de campo foram conduzidos para avaliar a eficiência dos tratamentos biológicos aplicados via tratamento de sementes em milho (*Zea mays*, híbrido Pioneer P3310VYHR) e soja (*Glycine max*, cultivar DM66I68IPRO). Os tratamentos consistiram em: i) controle (sem inoculação), ii) *A. nodosum* (Stingray®, Koppert), iii) *B. aryabhattai* cepa CMAA 1363 (1×10^8 UFC mL⁻¹, NOOA), iv) *B. simplex* cepa SYM00260 (1×10^7 UFC mL⁻¹, Indigo), v) *Bacillus* sp. Ag129 (1×10^9 UFC mL⁻¹, BIOINPUT) e vi) *Bacillus* sp. Ag132 (1×10^9 UFC mL⁻¹, BIOINPUT).

O tratamento de sementes foi realizado com as seguintes doses: 100 mL por 60.000 sementes de milho e 100 mL por 50 kg de sementes de soja, na concentração de 1×10^9 UFC mL⁻¹ para ambos os casos, exceto para *B. simplex*, cuja dose foi de 10 mL por 60.000 sementes de milho e 10 mL por 50 kg de sementes de soja, na concentração de 1×10^7 UFC mL⁻¹. Em todos os ensaios com soja, as sementes foram previamente inoculadas com *Bradyrhizobium japonicum* (cepas SEMIA 5079 e 5080) na dose padrão de 100 mL por 50 kg de sementes.

Os experimentos foram conduzidos em delineamento em blocos casualizados completos, com quatro repetições. Cada parcela experimental consistiu em oito linhas de 7 metros de comprimento, espaçadas em 0,45 m. Antes da semeadura, todas as áreas foram fertilizadas com 100 kg ha⁻¹ de KCl e 20 kg ha⁻¹ de nitrogênio (ureia). No milho, foi aplicada adubação de cobertura com 138 kg ha⁻¹ de nitrogênio no estádio V6. Foram conduzidos seis ensaios de campo com milho nas seguintes localidades e épocas: (1) Londrina-PR (safra 2023/2024), (2) Mauá da Serra-PR (2023/2024), (3) Guarapuava-PR (2023/2024), (4) Dourados-MS (2023/2024) e (5) Rio Verde-GO (2024/2024). Para a soja, os cinco ensaios foram realizados em: (1) Londrina-PR, (2) Mauá da Serra-PR, (3) Guarapuava-PR, (4) Rio Verde-GO e (5) Barretos-SP, todos conduzidos na safra 2023/2024, de todas as áreas que foram localizadas fontes de dados foi realizado o balanço hídrico, pelo método de Thornthwaite, (1948).

A produtividade de grãos ($t\ ha^{-1}$) foi determinada após a colheita das seis linhas centrais de cada parcela. Informações detalhadas sobre as características físico-químicas do solo e condições edafoclimáticas das áreas experimentais estão apresentadas na Tabela S1.

3.6 SEQUENCIAMENTO GENÔMICO E PREDIÇÃO DE GENES

O DNA genômico foi extraído a partir de 50 mg de biomassa bacteriana utilizando o kit *Wizard® gDNA Purification* (Promega, EUA). Uma alíquota de 1 ng de DNA foi utilizada para a construção da biblioteca genômica com o kit *Nextera XT* (Illumina, EUA). O sequenciamento foi realizado em plataforma *Illumina NextSeq*, com leitura pareada (paired-end) de 2×300 bp (GoGenetic, Curitiba, Brasil).

A qualidade dos reads brutos foi avaliada com *FastQC* (Andrews, 2010), e o pré-processamento foi conduzido com *Trimmomatic* (BOLGER et al., 2014), aplicando filtros de qualidade e remoção de adaptadores. A seguir, os reads filtrados foram reavaliados com *FastQC* para assegurar a integridade e a qualidade das sequências processadas. A montagem de novo do genoma foi realizada com *MaSuRCA* (ZIMIN et al., 2013), e os *contigs* gerados foram ordenados com *RagTag* (ALONGE et al., 2022), utilizando como genoma de referência *Bacillus velezensis* cepa MH25 (GenBank: CP034176).

A escolha do genoma de referência foi baseada na anotação preliminar dos *contigs* com *Prokka* (SEEMANN, 2014) e na análise de similaridade dos genes 16S rRNA, *gryB* e *citA*, por meio de buscas no *BLASTn* (NCBI), a fim de identificar a espécie mais próxima. A análise de similaridade genômica com outras cepas foi conduzida com *OrthoANI* (LEE et al., 2016), incluindo a construção de dendrograma UPGMA e o cálculo do índice GGDC. Os resultados foram utilizados para gerar um heatmap no software *R*, utilizando o pacote *ggplot2* com script personalizado.

A visualização do genoma circular foi realizada no programa *GenoVi* (CUMSILLE et al., 2023), com parâmetros padrão e o modo -s *draft*. A predição de genes relacionados à promoção de crescimento vegetal foi

conduzida com o programa *PGPg_Finder* (PELLEGRINETTI et al., 2024), também com parâmetros padrão.

3.7 ANÁLISE IN VITRO DAS CEPAS SELECIONADAS

Quatro cepas bacterianas foram avaliadas: *B. simplex* SYM00260, *B. aryabhatai* CMAA 1363 e *B. velezensis* Ag129 e Ag132. Os ensaios foram realizados sob condições controladas para caracterizar o potencial de tolerância ao estresse osmótico, promoção do crescimento vegetal e atividade antagônica contra fitopatógenos.

3.7.1 Tolerância ao estresse osmótico

A tolerância ao estresse osmótico foi avaliada em meio Tryptone Soy Agar (TSA) a 10% (p/v), suplementado com 405 g L⁻¹ de sorbitol (atividade de água: 0,919 Aw), conforme descrito por VIEIRA VELLOSO et al., 2020. As cepas foram inoculadas por estriamento e incubadas a 30 °C por 72 h.

3.7.2 Produção de exopolissacarídeos (EPS)

A produção de EPS foi determinada conforme PAULO et al. (2012). Suspensões bacterianas padronizadas (0,5 na escala de McFarland) foram aplicadas (5 µL) sobre discos estéreis de papel filtro (5 mm de diâmetro) em meio LBA. Após incubação noturna, colônias mucoides foram transferidas para 2 mL de etanol absoluto. A presença de precipitado indicou produção positiva. As cepas foram classificadas como (-) ausência e (+, ++, +++) baixa, moderada e alta produção de EPS, respectivamente.

3.7.3 Formação de biofilme

A capacidade de formação de biofilme foi avaliada em placas de 96 poços, conforme STEPANOVIĆ et al. (2007), com adaptações. Culturas crescidas por 24 h em caldo BHI (37 °C, 100 rpm) foram inoculadas (200 µL) em triplicata. Após incubação, os poços foram lavados (NaCl 0,85%), fixados com metanol (200 µL, 15 min), corados com cristal violeta (200 µL, 5 min), e destituídos do corante excedente. A quantificação foi realizada com etanol (200 µL), medindo-se a absorbância a 570 nm. A classificação foi baseada na relação entre a densidade óptica do isolado (DO_i) e do controle negativo (DO_c), categorizando as cepas como (-), +, ++ ou +++.

3.7.4 Produção de sideróforos

A produção de sideróforos foi avaliada pelo ensaio CAS (Chrome Azurol S), conforme Schwyn e Neilands, (1987), com modificações de Hu e Xu (2011). As cepas foram cultivadas em TSB 10% por 72 h, e os sobrenadantes livres de células (SLC) foram misturados (1:1) com reagente CAS. Após 20 min, a absorbância foi lida a 630 nm. A produção foi expressa em unidades percentuais de sideróforo (psu), conforme Arora e Verma (2017).

3.7.5 Produção de ácido indol-acético (AIA)

Para quantificação de AIA, as cepas foram cultivadas em TSB suplementado com 1 mg mL⁻¹ de triptofano, por 5 dias, a 100 rpm, em ausência de luz. Os sobrenadantes (1 mL) foram reagidos com 1 mL do reagente de Salkowski por 20 min no escuro, e a absorbância foi medida a 540 nm, com base em curva padrão de AIA (Sousa et al., 2021).

3.7.6 Teste de compatibilidade entre cepas bacterianas

As bactérias foram avaliadas quanto à compatibilidade com três cepas comerciais utilizadas como inoculantes no Brasil: *Bradyrhizobium japonicum* Semia 5079, e *Azospirillum brasilense* Ab-V5 e Ab-V6. O teste de compatibilidade foi realizado utilizando um método adaptado de "cross-streak", no qual as cepas foram avaliadas por estriamento cruzado em placas de meio de cultura específico (YMA ou RC), conforme o crescimento de cada cepa, que variou de 1 a 4 dias. Inicialmente, cada cepa foi cultivada separadamente e, em seguida, uma foi semeada verticalmente e a outra horizontalmente na mesma placa. Após a incubação, foi analisada a presença de uma zona de inibição na interseção das estrias, indicando incompatibilidade entre as cepas.

3.7.7 Antagonismo direto por cultura dupla

Para avaliar o potencial antagônico das cepas bacterianas, foram utilizados dois fungos fitopatogênicos: *Macrophomina phaseolina* e *Sclerotinea sclerotiorum*. Os fungos foram previamente ativados em meio Batata Dextrose Ágar (BDA) e incubados em câmara de crescimento (B.O.D.) a 25°C, com fotoperíodo de 12h luz/12h escuro, por 72 horas. No ensaio de antagonismo, placas de BDA foram marcadas com dois pontos equidistantes, a 1 cm da borda. As cepas bacterianas foram inoculadas nesses pontos usando uma alça bacteriológica, enquanto os fungos foram inoculados a partir de um disco de micélio no centro da placa, entre os pontos bacterianos. As placas foram incubadas novamente a 25°C, com fotoperíodo de 12h luz/12h escuro, por 3 a 5 dias, de acordo com a taxa de crescimento de cada patógeno. Placas contendo apenas o fungo serviram como controle. A presença de zona de inibição de crescimento ao redor das cepas bacterianas foi utilizada como critério para determinar o antagonismo.

3.8 ANÁLISE DOS DADOS

Os dados agronômicos foram submetidos à análise de variância e, caso os pressupostos fossem atendidos, foram submetidos à ao teste de comparação de médias de Tukey. Os dados dos experimentos de câmara de crescimento e de casa de vegetação foram submetidos análise de componentes principais (PCA) e análise de agrupamento hierárquico Ward com base na distância euclidiana média padronizada. Para os dados de campo (produtividade), foi calculado o índice de estabilidade de Lin e Binns (1988):

$$P_{i_a} = \left[\frac{\sum_{j=1}^n (Y_{ij} - Y_{gi})^2}{2n} \right] \frac{CV_j}{CV_T}$$
$$P_{i_f} = \left[\frac{\sum_{j=1}^f (Y_{ij} - Y_{gi})^2}{2f} \right] \frac{CV_j}{CV_T}$$
$$P_{i_u} = \left[\frac{\sum_{j=1}^u (Y_{ij} - Y_{gi})^2}{2u} \right] \frac{CV_j}{CV_T}$$

Em que: P_{i_a} é a estatística que descreve a estabilidade, definida por Lin e Binns (1988), P_{i_f} e P_{i_u} são estatísticas definidas por Cruz (2003), “f” e “u” são os números de ambientes favoráveis (índice ambiental positivo, incluindo o valor zero, definido conforme Eberhart e Russell (1966) e desfavoráveis (índice ambiental negativo), respectivamente. $n=f+u$, Y_{ij} é o valor fenotípico do genótipo i no ambiente j , Y_{gi} é a resposta ideal do genótipo hipotético no ambiente j estimada pelo modelo bi-segmentado de Cruz et al. (1989), CV_j e CV_T correspondem ao coeficiente de variação residual do ambiente j e à soma dos coeficientes de variação de todos os ambientes, respectivamente. Todas as análises foram realizadas por meio do software R utilizando os pacotes Metan (Olivoto e Lúcio, 2020), AgroR (Shimizu et al., 2025) e Factominer (Le et al., 2008).

4 RESULTADOS

4.1 EXPERIMENTO EM CÂMARA DE CRESCIMENTO COM *ARABIDOPSIS THALIANA*

Tabela 1. Teste de comparação de médias de Tukey e análise de significância de tratamentos inoculados com *Bacillus* sp. em experimentos de déficit hídrico em *Arabidopsis thaliana* em câmara de crescimento.

Tratamentos	Experimento 01		Experimento 02	
	RDM ^{1/}	SDM	RDM	SDM
Controle (Irrig)	0.092 a	0.371 a	0.038 a	0.421 a
Controle (DH)	0.052 c	0.271 b-d	0.034 a	0.279 b
<i>B. aryabhatai</i>	0.075 a-c	0.205 d	0.042 a	0.269 b
BAC-01	0.065 bc	0.259 cd	0.040 a	0.259 b
BAC-02	0.082 ab	0.296 bc	0.034 a	0.296 b
BAC-03	0.054 c	0.257 cd	0.032 a	0.272 b
BAC-04	0.085 ab	0.316 a-c	0.025 a	0.320 ab
BAC-05	0.062 bc	0.271 b-d	0.033 a	0.280 b
BAC-06	0.074 a-c	0.294 bc	0.032 a	0.295 b
BAC-07	0.068 a-c	0.254 cd	0.030 a	0.265 b
BAC-08	0.077 a-c	0.331 ab	0.038 a	0.298 b
p-valor (tratamentos) ^{2/}	0.04	0.002	0.48	<0.001

^{1/}RDM: massa seca de raiz (g), e SDM: massa seca da parte aérea (g).

^{2/}Letras iguais na mesma coluna não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey à 5% de probabilidade.

A análise de variância indicou efeito significativo dos tratamentos para massa seca da raiz (RDM) e da parte aérea (SDM) no experimento I com *A. thaliana*, enquanto no experimento II o efeito foi observado apenas para SDM (Tabela 1). Para RDM, foi observado uma redução de 44% entre os controles irrigado e sob déficit hídrico, evidenciado o efeito do déficit hídrico no crescimento radicular. No experimento I as cepas CMAA 1363, BAC-02, BAC-04, BAC-06, BAC-07 e BAC-08 não diferiram do controle irrigado para RDM. Em relação à SDM, foi observada redução de 27 e 34% nos experimentos I e II, respectivamente, ao comparar os controles (irrigado e sob déficit hídrico). No experimento I, os tratamentos que se

destacaram foram BAC-04 e BAC-08, enquanto para experimento II foi a cepa BAC-04 que manteve desempenho superior ao controle sob déficit hídrico (Figura 1).



Figura 1. Experimento de *Arabidopsis thaliana* inoculadas com *Bacillus* sp. em experimentos de déficit hídrico

4.2 EXPERIMENTO EM CASA DE VEGETAÇÃO COM SOJA, MILHO E FEIJÃO

Tabela 2. Teste de comparação de médias de Tukey e análise de significância de tratamentos inoculados com *Bacillus* sp. em experimentos de déficit hídrico nas culturas do feijão, soja e milho em condições de casa de vegetação.

Tratamentos	Feijão			Soja			Milho	
	RDM ^{1/}	NPP	GDM	RDM	NPP	GDM	RDM	SDM
Controle (Irrig)	3.89 a	33.17 a	48.83 a	12.69 a-c	62.17 a	37.84 a	26.56 a	58.03 a
Controle (DH)	2.91 b-d	22.71 b	25.57 c	9.51 d	26.40 de	26.48 c	12.75 c	43.61 b
<i>B. aryabhattai</i>	2.63 b-d	23.50 b	25.58 c	11.70 b-d	41.33 bc	28.67 bc	12.82 c	47.61 ab
BAC-01	3.10 bc	23.40 b	26.64 bc	13.30 ab	36.20 b-d	26.84 c	12.79 c	43.42 b
BAC-02	2.81 b-d	21.83 b	28.08 bc	13.60 ab	36.83 b-d	32.2 b	13.45 c	42.88 b
BAC-03	2.56 cd	18.33 b	24.79 c	12.31 ab	44.83 b	36.96 ab	14.33 bc	46.59 ab
BAC-04	2.82 b-d	25.75 ab	30.13 b	14.79 a	44.67 b	33.37 bc	19.91 b	49.62 ab
BAC-05	2.92 b-d	21.67 b	29.35 b	10.21 cd	39.75 bc	21.52 d	16.79 bc	49.10 ab
BAC-06	3.29 ab	25.17 ab	26.90 bc	12.49 a-c	19.84 e	24.97 cd	16.72 bc	45.84 ab
BAC-07	2.28 d	25.83 ab	26.78 bc	12.71 a-c	41.50 bc	31.17 bc	16.99 bc	46.11 ab
BAC-08	2.82 b-d	24.17 ab	26.68 bc	11.79 b-d	33.80 cd	27.74 c	11.98 c	43.76 b
p-valor (tratamentos) ^{2/}	<0.001	<0.001	<0.001	0.04	<0.001	0.03	<0.001	0.03

^{1/}RDM: massa seca de grãos (g), NPP: número de vagens por planta, GDM: massa seca de grãos por planta (g), e SDM: massa seca da parte aérea.

^{2/}Letras iguais na mesma coluna não difere estatisticamente pelo teste de Tukey à 5% de probabilidade.

No experimento conduzido com feijão sob condições de casa de vegetação, o déficit hídrico provocou reduções de 25, 32 e 48% na RDM, número de vagens por planta (NPP) e massa seca de grãos por planta (GDM), respectivamente, quando comparado ao controle irrigado (Tabela 2). Para RDM, o tratamento com a cepa BAC-06 apresentou desempenho estatisticamente igual ao controle irrigado, enquanto para NPP foram com as cepas BAC-04, BAC-06, BAC-07 e BAC-08. Para GDM, os tratamentos com BAC-04 e BAC-05 apresentaram os maiores valores sob déficit hídrico, superando o controle não irrigado em 17.8 e 14.8%, respectivamente. Além disso, as cepas BAC-01, BAC-02, BAC-06, BAC-07 e BAC-08 apresentaram desempenho estatisticamente semelhante ao de BAC-04 e BAC-05.

Na cultura da soja, o déficit hídrico reduziu significativamente a RDM, NPP e GDM em 25, 58 e 30%, respectivamente, em comparação ao controle irrigado. Para RDM, os tratamentos com as cepas BAC-01, BAC-02, BAC-03, BAC-04, BAC-06 e BAC-07 não diferiram estatisticamente do controle irrigado e apresentaram incrementos em relação ao controle sob déficit hídrico de 39.9, 43.0, 29.4, 55.4, 31.3 e 33.6%, respectivamente. Para NPP, os tratamentos com as cepas CMAA 1363, BAC-03, BAC-04, BAC-05 e BAC-07 apresentaram aumentos expressivos em relação ao controle sob estresse hídrico, com incrementos de 56.5, 69.8, 69.2, 50.6 e 57.2%, respectivamente. Em relação a GDM, as cepas BAC-02 e BAC-03 apresentaram os maiores valores sob déficit hídrico, sem diferenças estatísticas em relação às cepas CMAA 1363, BAC-04 e BAC-07.

Na cultura do milho, o déficit hídrico reduziu significativamente a RDM e SDM em 52 e 25%, respectivamente, em comparação ao controle irrigado. O tratamento com a cepa BAC-04 apresentou o maior valor de RDM sob estresse, com incremento de 56.2% em relação ao controle não irrigado. No entanto, esse tratamento não diferiu estatisticamente das cepas BAC-03, BAC-05, BAC-06 e BAC-07. Para SDM, os tratamentos com as cepas CMAA 1363, BAC-03, BAC-04, BAC-05, BAC-06 e BAC-07, não diferiram estatisticamente do controle irrigado.

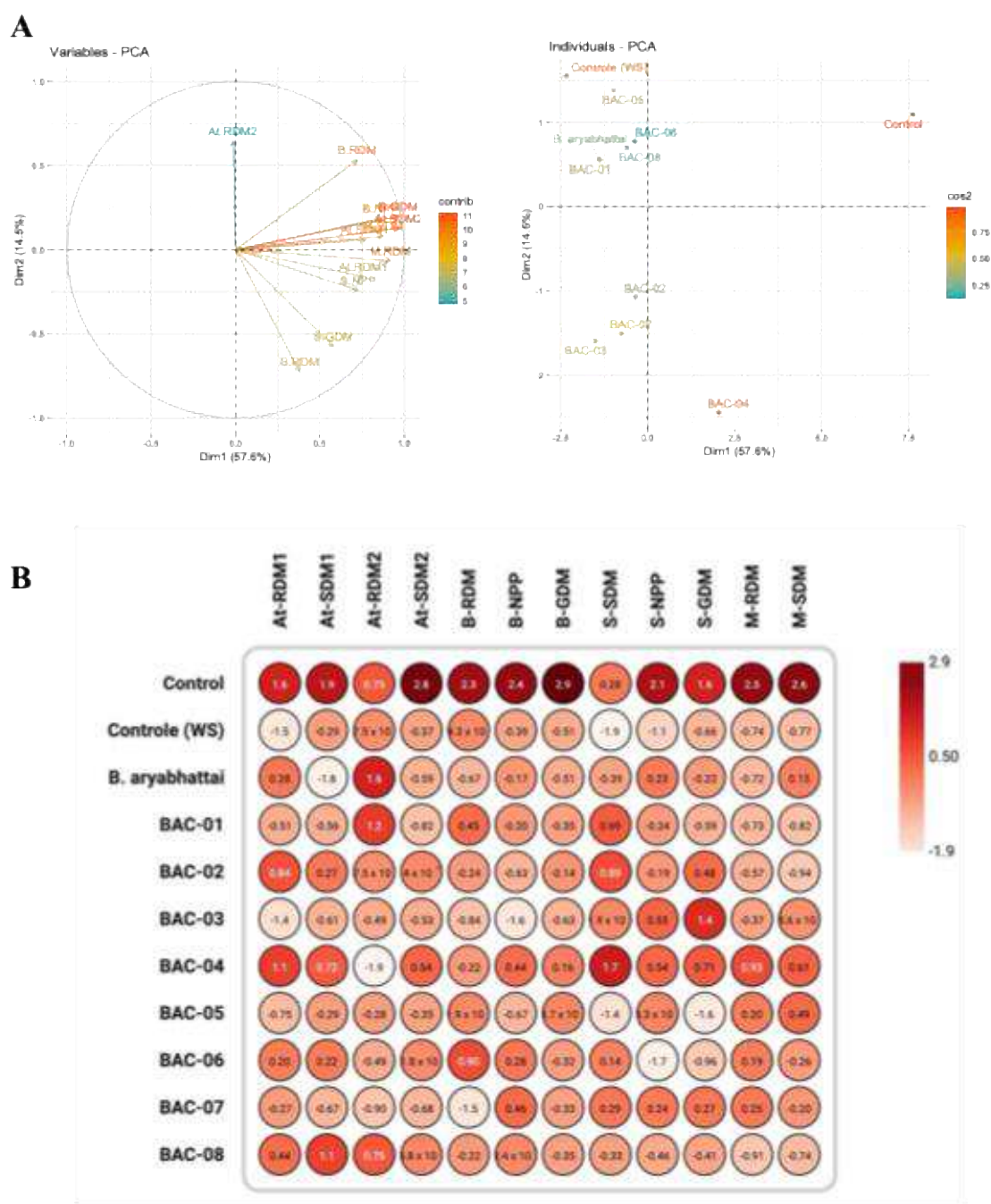


Figura 2. (A) Análise de componentes principais e (B) heatmap para avaliação de características agrônômicas de tratamentos inoculados com *Bacillus* sp. em experimentos de déficit hídrico nas espécies *Arabidopsis thaliana* (At), feijão (B), soja (S) e milho (M). RDM: massa seca de raiz, SDM: massa seca da parte aérea, NPP: número de vagens por planta, e GDM: massa seca de grãos por planta.

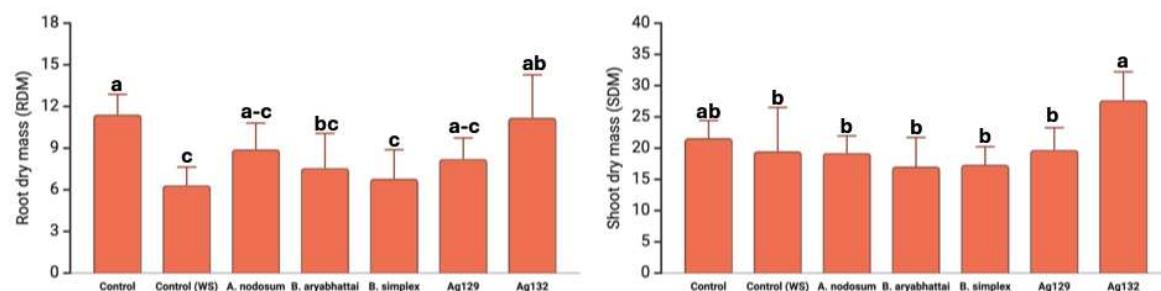


Figura 3. Teste de comparação de médias de Tukey ($p < 0.05$) de tratamentos inoculados com *Bacillus* sp. e tratados com *Ascophyllum nodosum* em experimentos de déficit hídrico na cultura do milho em condições de casa de vegetação.

A análise de componentes principais (PCA), indicou que os dois primeiros componentes explicaram 72.1% da variação total (PCA 1 e PCA 2 com 57.6 e 14.5%, respectivamente) (Figura 2A). A características RDM, SDM, NPP e GDM apresentaram altas cargas positivas no PCA1 configurando-se como os principais fatores de discriminação entre os tratamentos. A distribuição dos tratamentos no *biplot* indicou padrões distintos de agrupamento: a cepa BAC-04 e o controle irrigado apresentaram separação clara dos demais tratamentos, ambos localizados próximos às direções dos vetores das variáveis, refletindo desempenho agrônomo superior. Os tratamentos BAC-02, BAC-03 e BAC-07 posicionaram-se em região intermediária da PCA, enquanto os demais tratamentos apresentaram dispersão maior e tendência a valores negativos para as variáveis avaliadas. Esses padrões foram corroborados pelo *heatmap* (Figura 2B), que evidenciou o perfil multivariado positivo das cepas BAC-04 e BAC-07. Ambas foram selecionadas para as próximas etapas e foram identificadas no banco de cepas, como Ag129 e Ag132, respectivamente.

No segundo experimento com milho, foi observado efeito significativo dos tratamentos para RDM e SDM. Em relação à RDM, o déficit hídrico resultou em redução de 50% quando comparado com o controle irrigado (Figura 3). Os tratamentos *A. nodosum*, Ag129 e Ag132 apresentaram valores de RDM estatisticamente semelhantes ao controle irrigado. Para SDM, o maior valor foi obtido no tratamento com a cepa Ag132, que apresentou incremento de 41.9% em relação ao controle sob déficit hídrico, não diferindo estatisticamente do controle irrigado.

4.3 EXPERIMENTO DE CAMPO COM MILHO E SOJA

Tabela 3. Análise de variância para produtividade em experimentos de milho e soja com inoculação de *Bacillus* sp. para promoção de crescimento, em experimento em campo.

Fonte	de	Milho	Soja
Variação		GL Quadrado médio	GL Quadrado médio
Bloco/Amb	18	0.610	15 0.117
Tratamentos (T)	5	485.18 (p<0.001)	4 42.140 (p<0.001)
Ambientes (A)	5	3.81 (p<0.001)	5 1.036 (p<0.001)
T x A	25	1.06 (p<0.011)	20 0.331 (p<0.003)
Erro	90	0.57	75 0.14
CV (%)	10.52		10.26
Média			
Controle		6.75	3.42
<i>Ascophyllum nodosum</i>		7.22 (6.91%)	3.45 (0.88%)
<i>B. aryabattai</i> CMAA 1363		6.71 (-0.71%)	3.75 (9.65%)
<i>B. simplex</i> SYM00260		7.72 (14.38%)	3.41 (-0.29%)
<i>B. velezensis</i> Ag129		7.43 (10.01%)	3.79 (10.82%)
<i>B. velezensis</i> Ag132		7.35 (8.79%)	3.94 (15.20%)

Nos experimentos de milho, a análise de variância indicou efeito significativo da produtividade para todas as fontes de variação, incluindo tratamentos (T), ambientes (A) e interação TxA (Tabela 3). O coeficiente de variação (CV) foi de 10.52%, indicando boa precisão dos dados. Com base nas médias gerais, a maioria dos tratamentos resultou em incremento de produtividade em relação ao controle não tratado, exceto com a aplicação da cepa CMMA 1363. O maior ganho médio foi observado com a cepa SYM00260 (14.38%), seguido pelas cepas Ag129 e Ag132 (10.01 e 8.79%, respectivamente) e pelo extrato *A. nodosum* (6.91%).

Tabela 4. Teste de comparação de médias para produtividade e análise de estabilidade de Lin e Binns, em experimento de milho com inoculação de *Bacillus* sp. aplicando no tratamento de semente.

Tratamentos	Produtividade (t ha ⁻¹) ^{1/}						Lin e Binns' superiority index ^{3/}		
	Env1 ^{2/}	Env2	Env3	Env4	Env5	Env6	Pi_a	Pi_f	Pi_u
Controle	14.97 bc	4.97 a	8.97 b	5.05 b	2.54 b	4.00 c	0.85	1.12	0.71
<i>Ascophyllum nodosum</i>	13.91 c	4.48 a	10.66 a	5.84 ab	3.40 a	5.01 a	0.49	1.10	0.19
<i>B. aryabatthai</i> CMAA 1363	14.10 bc	4.19 a	9.88 ab	5.07 b	2.59 b	4.40 b	0.84	1.13	0.70
<i>B. simplex</i> SYM00260	16.01 a	5.19 a	10.82 a	5.89 ab	3.08 a	5.34 a	0.08	0.00	0.12
<i>B. velezensis</i> Ag129	15.57 a	4.36 a	9.74 ab	6.56 a	3.40 a	4.94 ab	0.19	0.34	0.11
<i>B. velezensis</i> Ag132	15.10 ab	4.70 a	10.33 ab	6.81 a	2.25 b	4.87 ab	0.23	0.26	0.22

^{1/}Env1: Londrina (23/24), Env2: Mauá da Serra (23/24), Env3: Guarapuava (23/24), Env4: Dourados (23/24), Env5: Barretos (23/24) e Env6: Rio Verde (24/24).

^{2/}Letras iguais na coluna não diferem estatisticamente pelo método de Tukey (p < 0,10);

^{3/}Pi_a: Índice de superioridade para ambiente amplo, Pi_f: Índice de superioridade para ambientes favoráveis, Pi_u: Índice de superioridade para ambientes desfavoráveis.

A avaliação da produtividade por ambientes revelou que na maioria dos locais o uso dos produtos biológicos resultou em incrementos produtivos em relação ao controle (Tabela 4). A exceção foi o ambiente de Mauá da Serra (safra 2023/2024), onde não foram observadas diferenças significativas entre os tratamentos. Os tratamentos com SYM00260, Ag129, Ag132 e com o extrato de *A. nodosum* promoveram aumentos de produtividade na maioria dos ambientes, o que se refletiu em baixos valores do índice de superioridade de Lin e Binns para ambiente amplo (Pi_a), com destaque para SYM00260, Ag129 e Ag132. Para o índice de superioridade em ambientes favoráveis (Pi_f), o menor valor foi observado no tratamento SYM00260, seguido por Ag132 e Ag129, indicando elevada performance nessas condições. Por sua vez, em ambientes desfavoráveis (Pi_u), o tratamento com Ag129 apresentou o melhor desempenho, seguido por SYM00260, *A. nodosum* e Ag132, evidenciando a estabilidade desses tratamentos sob diferentes condições edafoclimáticas.

Nos experimentos de soja também foi observado efeito significativo da produtividade para todas as fontes de variação, com CV de 10.26% (Tabela 3). Com base nas médias gerais, a maioria dos tratamentos resultou em incremento de

produtividade em relação ao controle não tratado, exceto com a aplicação da cepa SYM00260 e do extrato *A. nodosum*. O maior ganho médio foi observado com a cepa Ag132 (15.32%), seguido pelas cepas Ag129 e CMAA1363 (10.82 e 9.65%, respectivamente).

Tabela 5. Teste de comparação de médias para produtividade e análise de estabilidade de Lin e Binns, em experimento de soja com inoculação de *Bacillus* sp. aplicando no tratamento de semente.

Tratamentos	Produtividade (t ha ⁻¹) ^{1/}					Lin e Binns' superiority Index ^{3/}		
	Env1 ^{2/}	Env2	Env3	Env4	Env5	Pi_a	Pi_f	Pi_u
Control	3.98 bc	5.29 bc	3.18 bc	2.82 b	1.80 a	0.23	0.37	0.14
<i>Ascophyllum nodosum</i>	3.90 c	4.72 c	3.66 a	3.30 a	1.67 a	0.31	0.74	0.02
<i>B. aryabattai</i> CMAA 1363	4.52 a	5.24 bc	3.90 a	3.22 a	1.88 a	0.10	0.24	0.00
<i>B. simplex</i> SYM00260	4.47 ab	4.98 c	3.01 c	2.69 b	1.91 a	0.28	0.38	0.21
<i>B. velezensis</i> Ag129	4.43 ab	5.72 ab	3.60 ab	3.38 a	1.80 a	0.05	0.09	0.02
<i>B. velezensis</i> Ag132	4.84 a	6.16 a	3.50 ab	3.27 a	1.90 a	0.02	0.00	0.03

^{1/}Env1: Londrina (23/24), Env2: Mauá da Serra (23/24), Env3: Guarapuava (23/24), Env4: Rio Verde (23/24), e Env5: Barretos (23/24).

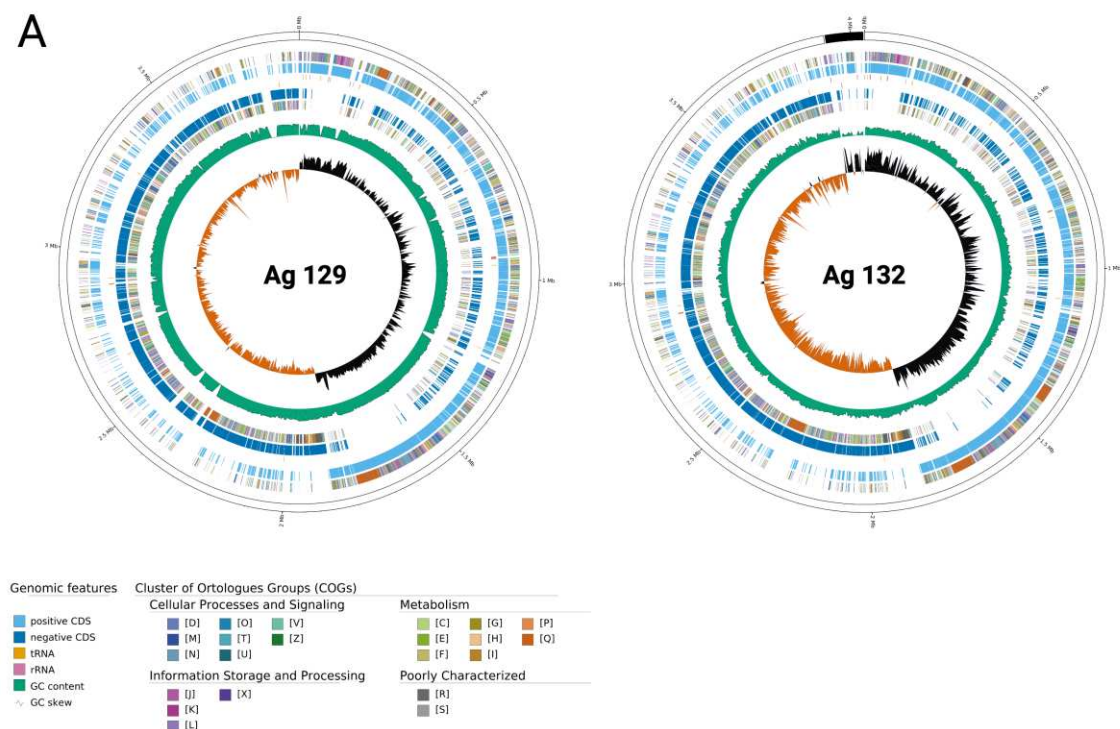
^{2/}Letras iguais na coluna não diferem estatisticamente pelo método de Tukey (p < 0,10).

^{3/}Pi_a: Índice de superioridade para ambiente amplo, Pi_f: Índice de superioridade para ambientes favoráveis, Pi_u: Índice de superioridade para ambientes desfavoráveis.

A análise da produtividade por ambientes na cultura da soja demonstrou que, na maioria dos locais, os tratamentos biológicos com as cepas CMAA 1363, Ag129 e Ag132 proporcionaram aumentos de produtividade em relação ao controle (Tabela 5). A única exceção foi observada no ambiente de Barretos (safra 2023/2024), onde não foram detectadas diferenças significativas entre os tratamentos. Com base no Pi_a e Pi_f, a cepa Ag132 apresentou os menores valores, indicando o desempenho mais estável e produtivo nessas condições. Em seguida, destacaram-se as cepas Ag129 e CMAA 1363. Para o Pi_u, o menor valor foi observado para CMAA 1363, seguido por *A. nodosum*, Ag129 e Ag132, sugerindo maior eficiência desses tratamentos sob condições adversas de cultivo.

4.4 ANÁLISE GENÔMICA - CEPAS AG129 E AG132

A



B

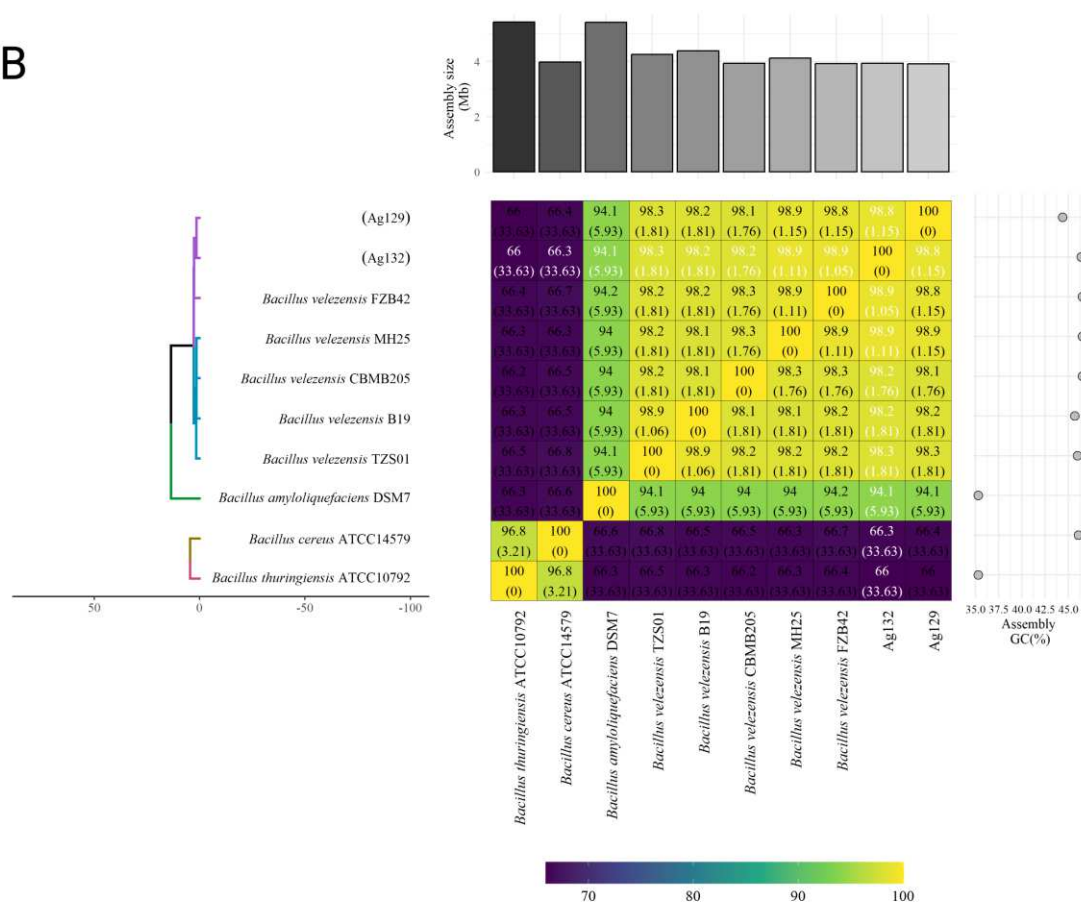


Figura 4. Representação genômica e identificação filogenômica das cepas de *Bacillus velezensis* Ag129 e Ag132. **(A)** Representação circular GenoVi dos genomas das cepas de *Bacillus velezensis* Ag129 e Ag132. O genoma de *Bacillus velezensis* consiste em um cromossomo circular e os *reads* não ancorados agrupados no cromossomo 0. Rotulagem de fora para dentro: *Contigs*, COGs, CDS na fita direta, CDS na fita reversa, tRNAs e rRNAs, conteúdo de GC, e GC skew. **(B)** Dendrograma filogenético baseado na análise de máxima verossimilhança utilizando dez montagens genômicas disponíveis de *B. velezensis*, *B. amyloliquefaciens*, *B. cereus* e *B. thuringiensis*, com anotações em um mapa de calor. Os valores de identidade média do nucleotídeo (ANI, %) são exibidos no *heatmap*, variando da menor identidade de sequência (violeta) para a maior (verde–amarelo), agrupados de acordo com a árvore filogenética. O *heatmap* foi anotado com um gráfico de barras que mostra os diferentes tamanhos (Mb) das dez montagens (na parte superior) e seus respectivos teores de GC (%) (no lado direito).

Com base na montagem genômica, as cepas Ag129 e Ag132 foram identificadas como pertencentes à espécie *B. velezensis*. Os genomas montados apresentaram tamanhos de 4.046.556 pb e 4.039.722 pb, com taxas de alinhamento de 98.20 e 98.14%, respectivamente. A representação circular dos genomas das cepas *B. velezensis* Ag129 e Ag132 evidenciou estruturas organizadas (Figura 4A). A anotação funcional revelou um elevado número de regiões codificantes (CDSs) distribuídas de forma densa nas fitas direta e reversa, com predominância de genes classificados em categorias funcionais amplas segundo os COGs, incluindo metabolismo primário, defesa e adaptação ambiental. Ambas as cepas apresentaram conteúdo de GC (Ag129 e Ag132 de 46.14 e 46.22%, respectivamente) uniforme ao longo do genoma. A presença e distribuição dos RNAs estruturais (tRNAs e rRNAs) reforçam a integridade genômica e a capacidade biossintética dessas cepas. A visualização gerada também permitiu a identificação de regiões genômicas densamente povoadas por genes funcionalmente associados à promoção de crescimento vegetal e adaptação a condições de estresse.

A análise de similaridade genômica baseada no índice OrthoANI revelou elevada identidade nucleotídica entre as cepas Ag129 e Ag132 e outras cepas de referência de *B. velezensis* (Figura 4B). Ambas apresentaram valores de

ANI superiores a 98%, confirmando sua classificação taxonômica dentro da espécie *B. velezensis*. O dendrograma construído com base no agrupamento UPGMA demonstrou alta proximidade filogenômica entre as cepas Ag129 e Ag132, que formaram um clado monofilético com cepas de *B. velezensis* previamente descritas como promotoras de crescimento vegetal e agentes de biocontrole.

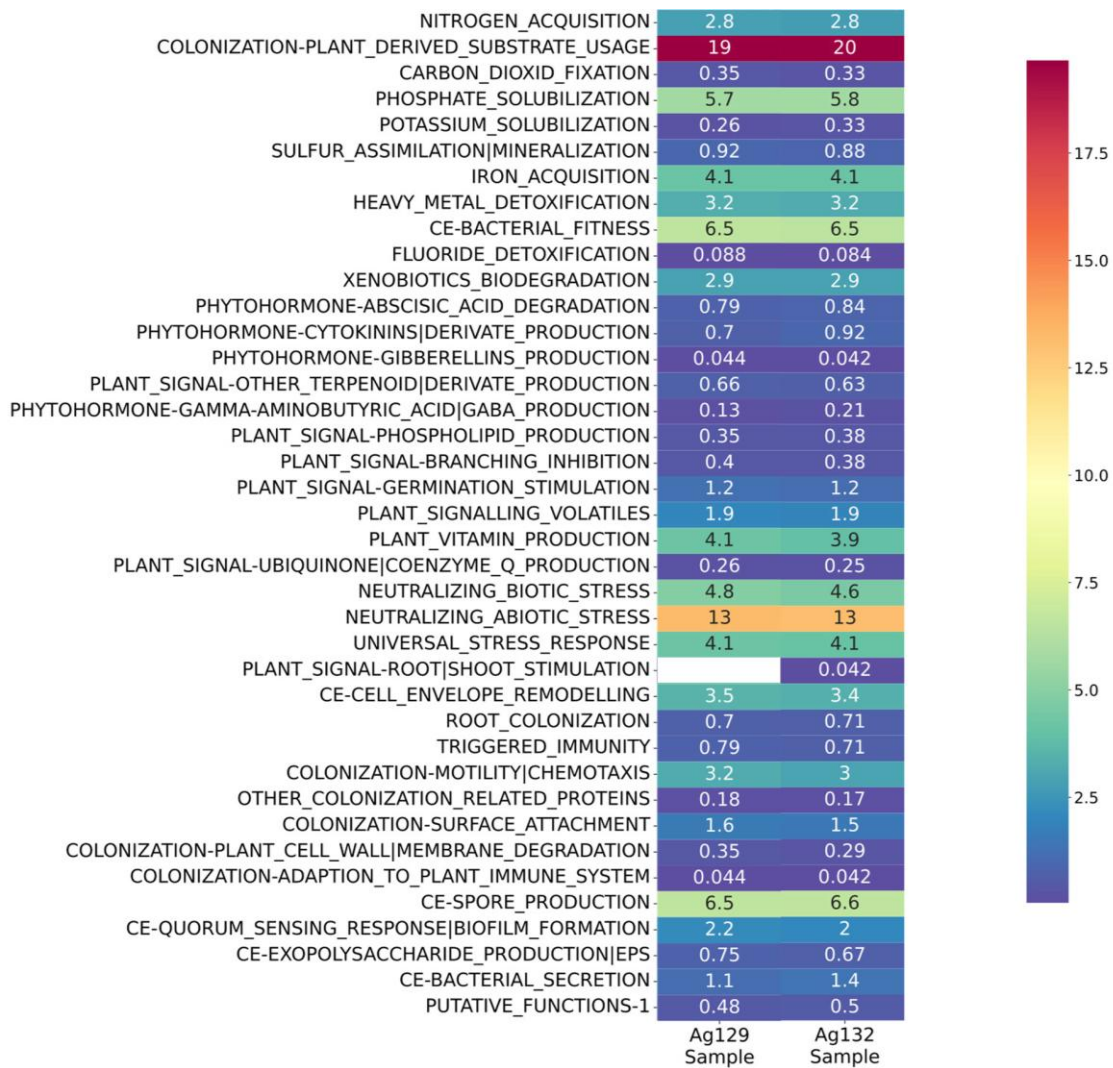


Figura 5. Heatmap da distribuição dos genes relacionados às características promotoras do crescimento de plantas (PGPT) nas sequências genômicas dos *Bacillus velezensis* Ag129 e Ag132.

A anotação funcional dos genomas das cepas Ag129 e Ag132 revelaram uma ampla diversidade de genes associados a características promotoras de crescimento vegetal (PGPTs) (Figura 5). Ambas as cepas apresentaram genes relacionados à mitigação de estresses abióticos, produção de fitormônios,

solubilização de fosfato, aquisição de ferro e formação de biofilme, atributos importantes para o desempenho sob condições de déficit hídrico. A cepa Ag129 apresentou maior representação relativa de genes vinculados à resposta universal ao estresse, colonização da rizosfera e metabolismo de compostos orgânicos. Por outro lado, Ag132 destacou-se por conter um conjunto funcional enriquecido em genes associados à síntese de exopolissacarídeos, produção de citocininas e mecanismos antioxidantes, sugerindo perfis funcionais complementares entre as cepas.

4.5 ANÁLISE *IN VITRO*

Tabela 6. Características de promoção de crescimento e de antagonismo para fungos fitopatogênicos das cepas de *Bacillus simplex* SYM00260, *B. aryabattai* CMAA 1363, *B. velezensis* Ag129 e *B. velezensis* Ag132.

Características	<i>Bacillus</i>			
	<i>SYM00260</i>	CMAA 1363	Ag129	Ag132
Tolerância ao estresse hídrico	-	+	+	+
Produção de EPS	+	++	+++	+++
Produção de Biofilme	+	+	+++	+++
Produção de sideróforos 72h (psu)	29.1	42.3	17.2	27.1
Produção de AIA ($\mu\text{g mL}^{-1}$)	25.04	34.93	11.09	8.57
Compatibilidade Abv-5	+	+	+	+
Compatibilidade SEMIA 5079	+	+	+	+
Antagonismo x <i>Rhizoctonia solani</i>	-	-	+	+
Antagonismo x <i>Macrophomina phaseolina</i>	-	-	+	+

(+) e (-) significam positivo e negativo para as características avaliadas, respectivamente; quanto a produção de EPS e biofilme, (+) significa fraco produtor, (++) produtor moderado e (+++) forte produtor.

A análise *in vitro* demonstrou que as cepas CMAA1363, Ag129 e Ag132 apresentaram capacidade de crescimento sob estresse osmótico, indicando tolerância a condições de déficit hídrico (Tabela 6). Na avaliação da produção de

EPSs) e biofilme, as cepas Ag129 e Ag132 foram classificadas como forte produtor (++++), enquanto SYM00260 e CMAA 1363 apresentaram produção de nível fraco a moderado (+/++), sugerindo menor capacidade de agregação e adesão. Em relação à produção de sideróforos e ácido indol-3-acético (AIA), a cepa CMAA 1363 obteve os maiores valores, seguida por SYM00260, e pelas cepas Ag129 e Ag132. Todas as cepas testadas demonstraram compatibilidade *in vitro* com as estirpes comerciais *A. brasilense* AbV-5 e *B. japonicum* SEMIA 5079, indicando viabilidade para aplicação em co-inoculação. No ensaio de antagonismo contra fitopatógenos, as cepas Ag129 e Ag132 inibiram o crescimento de *R. solani* e *M. phaseolina*, evidenciando potencial adicional para uso em estratégias de biocontrole.

5 DISCUSSÃO

A utilização de cepas do gênero *Bacillus* tem se consolidado como importante estratégia no desenvolvimento de inoculantes voltados à mitigação dos efeitos do déficit hídrico em diferentes culturas (RASHID et al., 2022; LIU et al., 2023; RAJKUMAR et al., 2024). No presente estudo, as cepas *B. velezensis* Ag129 e Ag132 demonstraram ser efetivas em promover o crescimento vegetal sob déficit hídrico em múltiplos hospedeiros, incluindo *A. thaliana*, feijão, milho e soja, reforçando sua funcionalidade abrangente. A capacidade de atuar positivamente em diferentes espécies vegetais demonstra a versatilidade das cepas e seus potenciais como produtos biológicos aplicáveis à agricultura, considerando que a efetividade de microrganismos promotores de crescimento pode ser influenciada por fatores como a espécie da planta hospedeira, o estágio fenológico da cultura e as condições ambientais (DROGUE et al., 2012; STOLL et al., 2021; KALEH et al., 2025; TAHERI et al., 2025). Diversos estudos têm indicado o potencial do *B. velezensis* em condições de déficit hídrico, destacando sua eficácia em culturas como soja (Kondo et al., 2025), feijão (ZAMANI et al., 2024), arroz (PARK et al., 2024) e alfafa (YIN et al., 2025).

B. velezensis apresenta diversos mecanismos que modulam a expressão gênica em plantas sob condições de déficit hídrico, atuando principalmente por meio da regulação hormonal, do ajuste osmótico, da indução de enzimas antioxidantes, e da melhoria na aquisição de água. Park et al. (2024) demonstraram que a inoculação da cepa GH1-13 em arroz aumentou a tolerância à seca, por meio da ativação de genes associados à resposta antioxidante e à sinalização via ácido jasmônico. De forma semelhante, a cepa G138, isolada de solos áridos, promoveu a tolerância ao estresse hídrico em alfafa e *A. thaliana*, estimulando o acúmulo de osmólitos como prolina e açúcares solúveis, além de induzir a expressão de genes relacionados à resposta ao estresse hídrico (YIN et al., 2025). Em soja, a cepa S141 foi capaz de promover aumento significativo da massa seca das raízes sob condições de seca, possivelmente via mecanismos mediados por fitormônios associados à estimulação do crescimento radicular (KONDO et al., 2025).

A inoculação com produtos biológicos contribuiu, de modo geral, para maior estabilidade produtiva nas culturas do milho e soja em campo. No milho,

as cepas de *B. simplex* (SYM00260) e *B. velezensis* (Ag129 e Ag132) destacaram-se por apresentar maiores estabilidades e produtividades. Nawaz et al. (2024) demonstraram que a inoculação com *B. simplex* promoveu aumento na RDM, SDM e eficiência de uso da água sob condições de déficit hídrico, evidenciando o potencial dessa espécie para mitigar os efeitos do déficit hídrico. No Brasil, Senger et al. (2022) relataram incrementos de 24% na produtividade do milho após a inoculação com *B. simplex*.

Para soja, os melhores desempenhos em termos de estabilidade produtiva e incremento de produtividade em campo foram observados para as cepas *B. aryabattai* (CMAA 1363) e *B. velezensis* (Ag129 e Ag132), corroborando a capacidade de colonização da rizosfera e promoção de crescimento associadas às cepas *B. velezensis*. Por outro lado, a inconsistência do desempenho de *B. simplex* em soja pode estar relacionada a interações específicas entre a cepa bacteriana e a planta hospedeira, além da influência de fatores ambientais.

A cepa *B. aryabattai* CMAA 1363 tem sido amplamente investigada e utilizada no Brasil como inoculante com potencial para mitigar os efeitos do déficit no milho (FUGA et al., 2023; SOUZA et al., 2025). Contudo, neste estudo, a cepa não promoveu incremento de produtividade na cultura do milho, o que pode estar relacionado a interações genótipo-dependente ou a influência de condições ambientais específicas sobre a efetividade do inoculante. Zeffa et al. (2020) verificaram resposta diferenciada de diferentes genótipos de milho à inoculação com *A. brasilense*, indicando uma resposta genótipo-dependente.

A efetividade das cepas do *B. velezensis* (Ag129 e Ag132) na promoção de crescimento do milho e soja pode estar relacionado à sua composição genética em relação a genes de crescimento vegetal. A presença de genes envolvidos na síntese de fitormônios (AIA e ABA), solubilização de fosfato, aquisição de ferro e formação de biofilme são considerados mecanismos importantes no estímulo do crescimento radicular e na adaptação e persistência do microrganismo na rizosfera (EL-SAADONY et al., 2024). Esses resultados são corroborados com a análise *in vitro*, sendo verificada a capacidade dessas cepas de crescimento sob estresse osmótico, além de alta produção de EPSs e biofilme. Por outro lado, essas cepas obtiveram os menores valores de AIA e produção de sideróforos, com destaque para cepa CMAA1363.

A compatibilidade das cepas Ag129 e Ag132 com estirpes comerciais de *B. japonicum* e *A. brasilense* permite explorar efeitos sinérgicos entre microrganismos com funções complementares, ampliando os benefícios fisiológicos e bioquímicos à planta hospedeira (BARGAZ et al., 2021; WANG et al., 2022). Essa compatibilidade é estratégica para o desenvolvimento de consórcios microbianos eficientes, especialmente em culturas como milho e soja. Além disso, ambas as cepas exibiram atividade antagônica contra importantes fungos fitopatogênicos do solo, evidenciando seu potencial multifuncional. Esses resultados destacam o potencial biotecnológico de Ag129 e Ag132 como inoculantes voltados à promoção de crescimento vegetal e mitigação dos efeitos do déficit hídrico em sistemas agrícolas tropicais.

6 CONCLUSÃO

A partir de uma abordagem integrada envolvendo triagem funcional, validação fenotípica em diferentes sistemas experimentais e análise genômica, este estudo identificou duas cepas de *B. velezensis* (Ag129 e Ag132) com potencial biológico para uso como inoculantes em culturas sob déficit hídrico. Ambas as cepas demonstraram capacidade de promover o crescimento de diferentes espécies vegetais, inclusive sob condições de estresse hídrico, além de apresentarem estabilidade agronômica em diversos ambientes para as culturas do milho e soja. Adicionalmente, a compatibilidade com *B. japonicum* e *A. brasilense*, aliada à atividade antagônica frente a fitopatógenos do solo, evidencia o potencial dessas cepas para formulações multifuncionais e consórcios microbianos.

7 REFERÊNCIAS

- ABO ELSOUD, M. M.; HASAN, S. F.; ELHATEIR, M. M. Optimization of indole-3-acetic acid production by *Bacillus velezensis* isolated from *Pyrus* rhizosphere and its effect on plant growth. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, v. 50, 01 jul. 2023.
- ALI, S. et al. Deciphering the plant microbiome to improve drought tolerance: mechanisms and perspectives. *Environmental and Experimental Botany*, Elsevier B.V., 01 set. 2022.
- ALI, S. et al. Plant beneficial microbiome: a boon for improving multiple stress tolerance in plants. *Frontiers in Plant Science*, 2023. Disponível em: <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1266182>. Acesso em: 02 jun. 2025.
- ALONGE, M. et al. Automated assembly scaffolding using RagTag elevates a new tomato system for high-throughput genome editing. *Genome Biology*, v. 23, p. 258, 2022. Disponível em: <https://doi.org/10.1186/s13059-022-02823-7>. Acesso em: 02 jun. 2025.
- ANDREWS, S. FastQC: a quality control tool for high throughput sequence data. [S.l.]: [s.n.], [s.d.]. Disponível em: <http://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc/>. Acesso em: 02 jun. 2025.
- ARORA, N. K.; VERMA, M. Modified microplate method for rapid and efficient estimation of siderophore produced by bacteria. *3 Biotech*, v. 7, p. 381, 2017. <https://doi.org/10.1007/s13205-017-1008-y>.
- BARGAZ, A. et al. Benefits of phosphate solubilizing bacteria on belowground crop performance for improved crop acquisition of phosphorus. *Microbiological Research*, v. 252, p. 126842, 2021. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2021.126842>.
- BOLGER, A. M.; LOHSE, M.; USADEL, B. Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data. *Bioinformatics*, v. 30, p. 2114–2120, 2014. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu170>.
- BRAGA, P. et al. Vegetation indices and NIR-SWIR spectral bands as a phenotyping tool for water status determination in soybean. *Precision Agriculture*, v. 22, n. 1, p. 249–266, 01 fev. 2021.
- CRUZ, C. D.; REGHIN, R. A.; TORGA, R. V. A. An alternative approach to the stability analysis proposed by Silva and Barreto. *Revista Brasileira de Genética*, p. 567–580, 1989.
- CAULIER, S. et al. Overview of the antimicrobial compounds produced by members of the *Bacillus subtilis* group. *Frontiers in Microbiology*, Frontiers Media S.A., 2019.
- CHAUDHRY, S.; SIDHU, G. P. S. Climate change regulated abiotic stress mechanisms in plants: a comprehensive review. *Plant Cell Reports*, Springer Science and Business Media Deutschland GmbH, 01 jan. 2022.
- FUGA, C. A. G. et al. Growth promotion in maize (*Zea mays* L.) by *Bacillus aryabhattai* strain CMAA 1363. *Revista Brasileira de Ciências Agrárias*, 2023. e3340.
- COOPER, M.; MESSINA, C. D. Breeding crops for drought-affected environments and improved climate resilience. *Plant Cell*, American Society of Plant Biologists, 01 jan. 2023.
- CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P. C. S. Modelos biométricos aplicados ao

melhoramento genético. 3. ed. Viçosa: UFV, 2003.

CUMSILLE, A. et al. GenoVi, an open-source automated circular genome visualizer for bacteria and archaea. *PLoS Computational Biology*, v. 19, e1010998, 2023. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1010998>.

DE LIMA, R. F. et al. Climate change assessment in Brazil: utilizing the Köppen-Geiger (1936) climate classification. *Revista Brasileira de Meteorologia*, v. 38, 2023.

DE SOUSA, S. M. et al. Tropical *Bacillus* strains inoculation enhances maize root surface area, dry weight, nutrient uptake and grain yield. *Journal of Plant Growth Regulation*, v. 40, p. 867–877, 2021. <https://doi.org/10.1007/s00344-020-10146-9>.

DROGUE, B. et al. Which specificity in cooperation between phytostimulating rhizobacteria and plants? *Research in Microbiology*, v. 163, p. 500–510, 2012. <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2012.08.006>.

DUBREUIL, V. et al. Climate change evidence in Brazil from Köppen's climate annual types frequency. *International Journal of Climatology*, v. 39, n. 3, p. 1446–1456, 15 mar. 2019. <https://doi.org/10.1002/joc.5893>.

EBERHART, S. A.; RUSSELL, W. A. Stability parameters for comparing varieties 1. *Crop Science*, v. 6, p. 36–40, 1966. <https://doi.org/10.2135/cropsci1966.0011183X000600010011x>.

EL-SAADONY, M. T. et al. Drought-tolerant plant growth-promoting rhizobacteria alleviate drought stress and enhance soil health for sustainable agriculture: a comprehensive review. *Plant Stress*, Elsevier B.V., 01 dez. 2024. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2024.100632>.

EMBRAPA. Recomendações técnicas para cultura da soja na região central do Brasil 2003/04. Londrina: [s.n.], 2003.

ETESAMI, H.; JEONG, B. R.; GLICK, B. R. Potential use of *Bacillus* spp. as an effective biostimulant against abiotic stresses in crops — a review. *Current Research in Biotechnology*, Elsevier B.V., 01 jan. 2023. <https://doi.org/10.1016/j.crbiot.2023.100128>.

FELDMAN, A. F. et al. Plant responses to changing rainfall frequency and intensity. *Nature Reviews Earth and Environment*, v. 5, p. 276–294, 01 abr. 2024. <https://doi.org/10.1038/s43017-024-00534-0>.

FIRA, D. et al. Biological control of plant pathogens by *Bacillus* species. *Journal of Biotechnology*, v. 285, 2018. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2018.07.044>.

FREITAS, V. F. de et al. Strategies to deal with drought-stress in biological nitrogen fixation in soybean. *Applied Soil Ecology*, Elsevier B.V., 01 abr. 2022.

SHIMIZU, G. D.; MARUBAYASHI, R. Y. P.; GONÇALVES, L. S. A. AgroR: an R package and a Shiny interface for agricultural experiment analysis. *Acta Scientiarum. Agronomy*, v. 47, 73889, 2025.

GHOLIZADEH, S. et al. Harnessing root-soil-microbiota interactions for drought-resilient cereals. *Microbiological Research*, 2024. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2024.127698>.

GRAUMANN, P. *Bacillus: cellular and molecular biology*. 3. ed. Norfolk, UK: [s.n.], 2017.

GUADARRAMA-ESCOBAR, L. M. et al. Back to the future for drought tolerance. *New Phytologist*, 2024. <https://doi.org/10.1111/nph.19619>.

GUO, J. et al. Transcriptome and GWAS analyses reveal candidate gene for seminal root length of maize seedlings under drought stress. *Plant Science*, v. 292, 01 mar. 2020.

GUPTA, P. K. Drought-tolerant transgenic wheat HB4®: a hope for the future. *Trends in Biotechnology*, Elsevier Ltd., 01 jul. 2024.

HAFAEEZ, A. et al. Plant breeding for harmony between sustainable agriculture, the environment, and global food security: an era of genomics-assisted breeding. *Plant, Springer Science and Business Media Deutschland GmbH*, 01 nov. 2023.

HE, Z. et al. Regulatory mechanisms and breeding strategies for crop drought resistance. *New Crops*, v. 1, p. 100029, dez. 2024. <https://doi.org/10.1016/j.ncrops.2024.100029>.

HERMANS, T. D. G. et al. Combining local knowledge and soil science for integrated soil health assessments in conservation agriculture systems. *Journal of Environmental Management*, v. 286, 15 maio 2021. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.112192>.

HYMOWITZ, T.; HARLAN, J. R. Introduction of soybean to North America by Samuel Bowen in 1765. *Economic Botany*, v. 37, n. 4, p. 371–379, 1983.

SOUZA, I. S. R. de; AGUIAR, L. de A.; REZENDE, C. F. A. Inoculation of *Bacillus aryabhattai* and its effects on corn productivity. *Research, Society and Development*, 2025. Artigo 48266.

JAN, M. F. et al. Approaches for the amelioration of adverse effects of drought stress on soybean plants: from physiological responses to agronomical, molecular, and cutting-edge technologies. *Plant and Soil*, Springer Science and Business Media Deutschland GmbH, 2025.

MEDEIROS, F. J. de; OLIVEIRA, C. P. de; AVILA-DIAZ, A. Evaluation of extreme precipitation climate indices and their projected changes for Brazil: from CMIP3 to CMIP6. *Weather and Climate Extremes*, v. 38, 01 dez. 2022.

JUNIOR, C. F. G.; SIMONETTI, A. P. M. M.; VALLE, K. J. S. do. Tratamento de sementes com a utilização de *Bacillus aryabhattai* em diferentes doses na cultura da soja. In: *CIÊNCIAS AGRÁRIAS: práticas e inovações*. Atena Editora, 2024. p. 91–102. <https://doi.org/10.22533/at.ed.6492413046>.

KALEH, A. M. et al. Modulation of plant transcription factors and priming of stress tolerance by plant growth-promoting bacteria: a systematic review. *Annals of Botany*, v. 135, p. 387–402, 2025. <https://doi.org/10.1093/aob/mcae166>.

KNIGHT, C. G. et al. Soil microbiomes show consistent and predictable responses to extreme events. *Nature*, 19 dez. 2024. <https://doi.org/10.1038/s41586-024-08185-3>.

KÖBERL, M. et al. *Bacillus* and *Streptomyces* were selected as broad-spectrum antagonists against soilborne pathogens from arid areas in Egypt. *FEMS Microbiology Letters*, v. 342, p. 168–178, 2013. <https://doi.org/10.1111/1574-6968.12089>.

KONDO, T. et al. *Bacillus velezensis* S141 improves the root growth of soybean under drought conditions. *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry*, v. 89, p. 304–312, 2025. <https://doi.org/10.1093/bbb/zbae168>.

KOUR, D. et al. ACC deaminase producing phytomicrobiomes for amelioration of abiotic stresses in plants for agricultural sustainability. *Journal of Plant Growth Regulation*, Springer, 01 abr. 2024.

KULUNDŽIĆ, A. et al. Physiological insights on soybean response to drought. *Agricultural Water Management*, v. 268, 30 jun. 2022.

KUMAR, A. et al. The role of drought response genes and plant growth promoting bacteria on plant growth promotion under sustainable agriculture: a review. *Microbiological Research*, Elsevier GmbH, 01 set. 2024.

KUNERT, K. J. et al. Drought stress responses in soybean roots and nodules. *Frontiers in Plant Science*, Frontiers Research Foundation, 12 jul. 2016.

LANGRIDGE, P.; REYNOLDS, M. P. Genomic tools to assist breeding for drought tolerance. *Current Opinion in Biotechnology*, Elsevier Ltd., 01 abr. 2015.

LÊ, S.; JOSSE, J.; HUSSON, F. FactoMineR: an R package for multivariate analysis. *Journal of Statistical Software*, v. 25, 2008. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>.

LEE, I. et al. OrthoANI: an improved algorithm and software for calculating average nucleotide identity. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, v. 66, p. 1100–1103, 2016. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.000760>.

LI, X. et al. Rational management of the plant microbiome for the Second Green Revolution. *Plant Communications*, Cell Press, 08 abr. 2024.

LIMA, R. F. de et al. Climate change assessment in Brazil: utilizing the Köppen-Geiger (1936) climate classification. *Revista Brasileira de Meteorologia*, v. 38, 2023. <https://doi.org/10.1590/0102-77863810001>.

LIN, C. S.; BINNS, M. R. A superiority measure of cultivar performance for cultivar × location data. *Canadian Journal of Plant Science*, v. 68, p. 193–198, 1988. <https://doi.org/10.4141/cjps88-018>.

LIU, H.; LI, J.; SINGH, B. K. Harnessing co-evolutionary interactions between plants and *Streptomyces* to combat drought stress. *Nature Plants*, v. 10, n. 8, p. 1159–1171, 01 ago. 2024. <https://doi.org/10.1038/s41477-024-01749-1>.

LIU, J. et al. Effect of *Bacillus paralicheniformis* on soybean (*Glycine max*) roots colonization, nutrient uptake and water use efficiency under drought stress. *Journal of Agronomy and Crop Science*, v. 209, p. 547–565, 2023. <https://doi.org/10.1111/jac.12639>.

LIU, K. et al. Plant growth-promoting rhizobacteria improve drought tolerance of crops: a review. *Plant Growth Regulation*, 03 mar. 2025. <https://doi.org/10.1007/s10725-025-01300-y>.

MEDEIROS, F. J. de; OLIVEIRA, C. P. de; AVILA-DIAZ, A. Evaluation of extreme precipitation climate indices and their projected changes for Brazil: from CMIP3 to CMIP6. *Weather and Climate Extremes*, v. 38, 01 dez. 2022.

MITTLER, R. Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends in Plant Science*, v. 11, n. 1, p. 15–19, 2006.

MOSELA, M. et al. *Bacillus velezensis* strain Ag75 as a new multifunctional agent for

biocontrol, phosphate solubilization and growth promotion in maize and soybean crops. *Scientific Reports*, v. 12, 15284, 2022. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-19515-8>.

MUHAMMAD, M. et al. Soil salinity and drought tolerance: an evaluation of plant growth, productivity, microbial diversity, and amelioration strategies. *Plant Stress*, Elsevier B.V., 01 mar. 2024. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2023.100319>.

NASEEM, H. et al. Exopolysaccharides producing rhizobacteria and their role in plant growth and drought tolerance. *Journal of Basic Microbiology*, Wiley-VCH Verlag, 01 dez. 2018. <https://doi.org/10.1002/jobm.201800309>.

NAWAZ, H.; AKGÜN, İ.; ŞENYİĞİT, U. Effect of deficit irrigation combined with *Bacillus simplex* on water use efficiency and growth parameters of maize during vegetative stage. *BMC Plant Biology*, v. 24, 135, 2024. <https://doi.org/10.1186/s12870-024-04772-8>.

NORTHEN, T. R. et al. Community standards and future opportunities for synthetic communities in plant-microbiota research. *Nature Microbiology*, 01 nov. 2024.

NOURI, A. et al. Conservation agriculture increases the soil resilience and cotton yield stability in climate extremes of the southeast US. *Communications Earth & Environment*, v. 2, n. 1, 01 dez, 2021. <https://doi.org/10.1038/s43247-021-00223-6>.

OLIVOTO, T.; LÚCIO, A. D. metan: An R package for multi-environment trial analysis. *Methods in Ecology and Evolution*, v. 11, p. 783–789, 2020. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13384>.

PANCHAL, P.; MILLER, A. J.; GIRI, J. Organic acids: versatile stress-response roles in plants. *Journal of Experimental Botany*, v. 72, n. 11, p. 4038–4052, 18 maio 2021.

PANG, F. et al. Soil phosphorus transformation and plant uptake driven by phosphate-solubilizing microorganisms. *Frontiers in Microbiology*, v. 15, 27 mar. 2024.

PARK, D. et al. *Bacillus velezensis* GH1-13 enhances drought tolerance in rice by reducing the accumulation of reactive oxygen species. *Frontiers in Plant Science*, v. 15, 2024. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1432494>.

PAULO, E. M. et al. An alternative method for screening lactic acid bacteria for the production of exopolysaccharides with rapid confirmation. *Food Science and Technology*, v. 32, p. 710–714, 2012. <https://doi.org/10.1590/S0101-20612012005000094>.

PELLEGRINETTI, T. A. et al. PGPg_finder: a comprehensive and user-friendly pipeline for identifying plant growth-promoting genes in genomic and metagenomic data. *Rhizosphere*, v. 30, p. 100905, 2024. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2024.100905>.

PETROVA, I. Y. et al. Observation-constrained projections reveal longer-than-expected dry spells. *Nature*, v. 633, p. 594–600, 2024. <https://doi.org/10.1038/s41586-024-07887-y>.

PHIRI, M. et al. Enhancing yields and climate resilience through conservation agriculture: multi-year regional on-farm trials in Zambia. *Plant and Soil*, 2025.

PHOUR, M.; SINDHU, S. S. Mitigating abiotic stress: microbiome engineering for improving agricultural production and environmental sustainability. *Plant*, Springer Science and Business Media Deutschland GmbH, 01 nov. 2022. <https://doi.org/10.1007/s00425-022-03997-x>.

PONTES, K. B. et al. Efficacy of microbiological nematicides in controlling root-knot nematodes in tomato. *Frontiers in Agronomy*, v. 6, 2024. <https://doi.org/10.3389/fagro.2024.1462323>.

HU, Q.-P. A simple double-layered chrome azurol S agar (SD-CASA) plate assay to optimize the production of siderophores by a potential biocontrol agent *Bacillus*. *African Journal of Microbiology Research*, v. 5, 2011. <https://doi.org/10.5897/AJMR11.238>.

RAJKUMAR, M.; NARAYANASAMY, S.; UTHANDI, S. A root-associated *Bacillus albus* LRS2 and its metabolites for plant growth promotion and drought stress tolerance in little millet (*Panicum sumatrense* L.). *Plant Stress*, v. 12, p. 100446, 2024. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2024.100446>.

RASHID, U. et al. Drought-tolerant *Bacillus megaterium* isolated from semi-arid conditions induces systemic tolerance of wheat under drought conditions. *Plant Cell Reports*, v. 41, p. 549–569, 2022. <https://doi.org/10.1007/s00299-020-02640-x>.

REBOITA, M. S. et al. South America climate change revealed through climate indices projected by GCMs and Eta-RCM ensembles. *Climate Dynamics*, v. 58, n. 1–2, p. 459–485, 01 jan. 2022.

REZAEI, E. E. et al. Climate change impacts on crop yields. *Nature Reviews Earth and Environment*, Springer Nature, 01 dez. 2023. <https://doi.org/10.1038/s43017-023-00491-0>.

RIZWANUDDIN, S. et al. Insight into phytase-producing microorganisms for phytate solubilization and soil sustainability. *Frontiers in Microbiology*, v. 14, 11 abr. 2023.

SCHWYN, B.; NEILANDS, J. B. Universal chemical assay for the detection and determination of siderophores. *Analytical Biochemistry*, v. 160, p. 47–56, 1987. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(87\)90612-9](https://doi.org/10.1016/0003-2697(87)90612-9).

SEDIYAMA, T.; TEIXEIRA, R. C.; REIS, M. S. Melhoramento da soja. In: BORÉM, A. (org.). *Melhoramento de espécies cultivadas*. Viçosa: UFV, 1999.
SEEMANN, T. Prokka: rapid prokaryotic genome annotation. *Bioinformatics*, v. 30, p. 2068–2069, 2014. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu153>.

SENGER, M. et al. Methods to quantify *Bacillus simplex*-based inoculant and its effect as a seed treatment on field-grown corn and soybean in Brazil. *Journal of Seed Science*, v. 44, 2022. <https://doi.org/10.1590/2317-1545v44263329>.

SHELAKE, R. M. et al. Engineering drought and salinity tolerance traits in crops through CRISPR-mediated genome editing: targets, tools, challenges, and perspectives. *Plant Communications*, v. 3, p. 100417, 2022. <https://doi.org/10.1016/j.xplc.2022.100417>.

SHEORAN, S. Recent advances for drought stress tolerance in maize (*Zea mays* L.): present status and future prospects. *Frontiers in Plant Science*, Frontiers Media S.A., 30 maio 2022.

SINGH, A. et al. Drought stress in maize: stress perception to molecular response and strategies for its improvement. *Functional and Integrative Genomics*, Institute for Ionics, 01 dez. 2023. <https://doi.org/10.1007/s10142-023-01226-6>.

SINGH, R. P.; MA, Y.; SHADAN, A. Perspective of ACC-deaminase producing bacteria in stress agriculture. *Journal of Biotechnology*, Elsevier B.V., 20 jun. 2022.

STEINKE, K. et al. Phylogenetic distribution of secondary metabolites in the *Bacillus subtilis* species complex. *mSystems*, v. 6, n. 2, 27 abr. 2021.

STEPANOVIĆ, S. et al. Quantification of biofilm in microtiter plates: overview of testing conditions and practical recommendations for assessment of biofilm production by staphylococci. *APMIS*, v. 115, p. 891–899, 2007. https://doi.org/10.1111/j.1600-0463.2007.apm_630.x.

STOLL, A. et al. Importance of crop phenological stages for the efficient use of PGPR inoculants. *Scientific Reports*, v. 11, 19548, 2021. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-98914-9>.

SU, Y. et al. Characterization of shade tolerance gene network in soybean revealed by forward integrated reverse genetic studies. *Horticulture Research*, v. 12, n. 3, 28 fev. 2025.

TAHERI, P.; PUOPOLO, G.; SANTOYO, G. Plant growth-promoting microorganisms: new insights and the way forward. *Microbiological Research*, v. 297, p. 128168, 2025. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2025.128168>.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MURPHY, A. *Fisiologia e desenvolvimento vegetal*. 6. ed. v. 6. Porto Alegre: Artmed, [s.d.].

TANUMIHARDJO, S. A. et al. Maize agro-food systems to ensure food and nutrition security in reference to the Sustainable Development Goals. *Global Food Security*, Elsevier B.V., 01 jun. 2020.

USDA. Brazil's momentum as a global agricultural supplier faces headwinds. 2022. Disponível em: <https://www.ers.usda.gov/amber-waves/2022/september/brazil-s-momentum-as-a-global-agricultural-supplier-faces-headwinds>. Acesso em: 02 jun. 2025.

UZMA, M.; IQBAL, A.; HASNAIN, S. Drought tolerance induction and growth promotion by indole acetic acid producing *Pseudomonas aeruginosa* in *Vigna radiata*. *PLoS ONE*, v. 17, n. 2, 01 fev. 2022.

VASHISHTH, A. et al. Unraveling the potential of bacterial phytases for sustainable management of phosphorous. *Biotechnology and Applied Biochemistry*, v. 70, n. 5, p. 1690–1706, 18 out. 2023.

VIEIRA VELLOSO, C. C. et al. Genome-guided insights of tropical *Bacillus* strains efficient in maize growth promotion. *FEMS Microbiology Ecology*, v. 96, 2020. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiaa157>.

WANG, S. et al. Systemically engineering *Bacillus amyloliquefaciens* for increasing its antifungal activity and green antifungal lipopeptides production. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, v. 10, 2022. <https://doi.org/10.3389/fbioe.2022.961535>.

WU, Y. et al. Combined GWAS and transcriptome analyses provide new insights into the response mechanisms of sunflower against drought stress. *Frontiers in Plant Science*, v. 13, 03 maio 2022.

XIONG, W.; REYNOLDS, M.; XU, Y. Climate change challenges plant breeding. *Current Opinion in Plant Biology*, Elsevier Ltd., 01 dez. 2022.

XU, X.; KOVÁCS, Á. T. How to identify and quantify the members of the *Bacillus* genus?

Environmental Microbiology, John Wiley and Sons Inc, 1 fev. 2024.

XUN, W. et al. Dissection of rhizosphere microbiome and exploiting strategies for sustainable agriculture. *New Phytologist*, John Wiley and Sons Inc, 1 jun. 2024.

YIN, H.; MA, X.; WANG, W.; XU, C.; XIANG, X.; LI, W.; LI, J.; LI, Y.; TRAN, L.-S. P.; ZHANG, B. Ameliorating drought resistance in *Arabidopsis* and alfalfa under water deficit conditions through inoculation with *Bacillus tequilensis* G128 and *B. velezensis* G138 derived from an arid environment. *Plant Stress*, v. 15, p. 100727, 2025.
<https://doi.org/10.1016/j.stress.2024.100727>

ZAMANI, F.; HOSSEINI, N. M.; OVEISI, M.; ARVIN, K.; RABIEYAN, E.; TORKAMAN, Z.; RODRIGUEZ, D. Rhizobacteria and phytohormonal interactions increase drought tolerance in *Phaseolus vulgaris* through enhanced physiological and biochemical efficiency. *Scientific Reports*, v. 14, p. 30761, 2024. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-79422-y>

ZEFFA, D. M.; FANTIN, L. H.; KOLTUN, A.; DE OLIVEIRA, A. L. M.; NUNES, M. P. B. A.; CANTERI, M. G.; GONÇALVES, L. S. A. Effects of plant growth-promoting rhizobacteria on co-inoculation with *Bradyrhizobium* in soybean crop: a meta-analysis of studies from 1987 to 2018. *PeerJ*, v. 8, e7905, 2020. <https://doi.org/10.7717/peerj.7905>

ZHANG, H. et al. Abiotic stress responses in plants. *Nature Reviews Genetics*, Nature Research, 1 fev. 2022.

ZHANG, X. et al. Declining precipitation frequency may drive earlier leaf senescence by intensifying drought stress and enhancing drought acclimation. *Nature Communications*, v. 16, n. 1, p. 910, 1 dez. 2025.

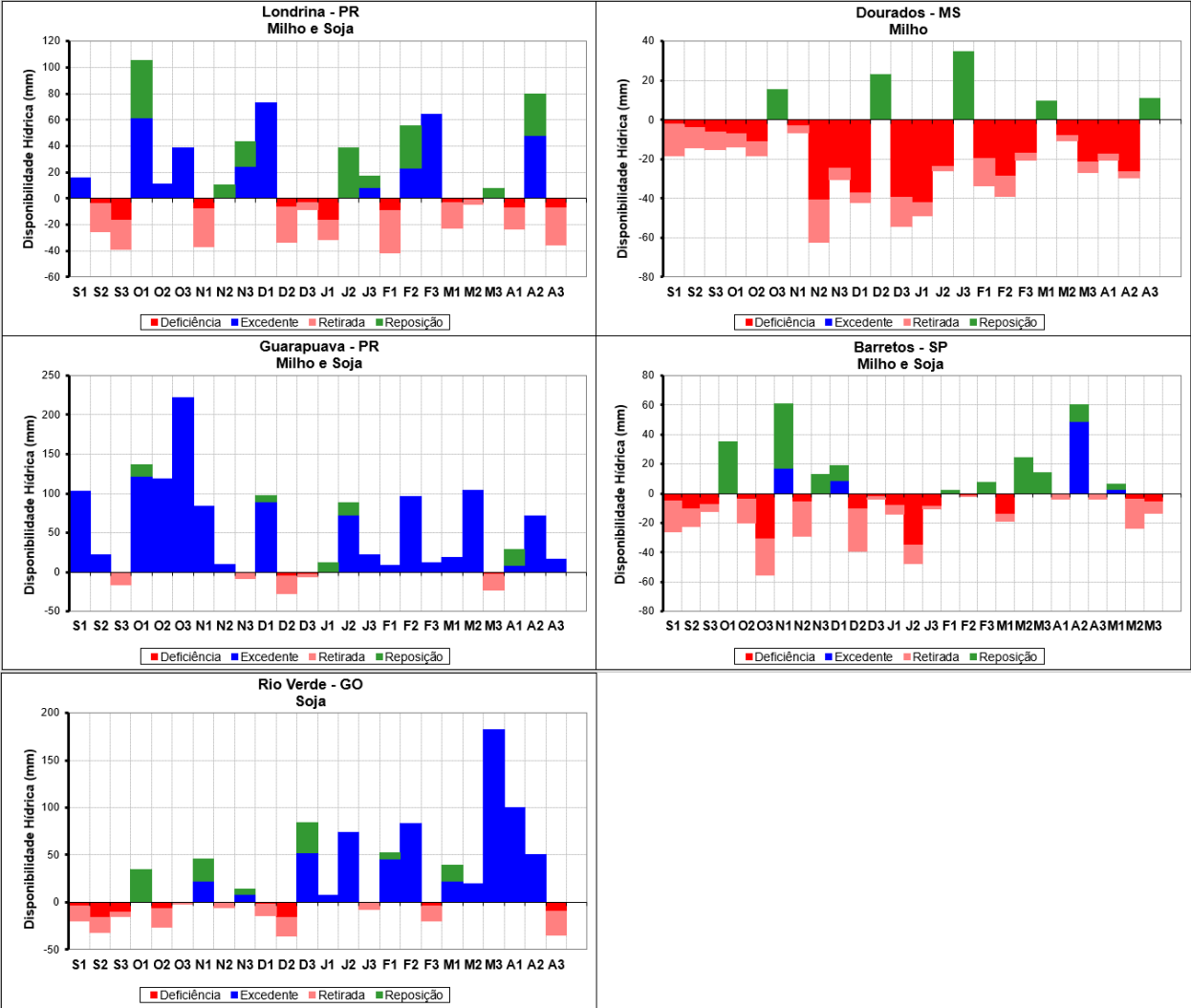
ZHU, J. K. Abiotic stress signaling and responses in plants. *Cell*, Cell Press, 6 out. 2016.

ZILLI, M.; SCARABELLO, M.; SOTERRONI, A. C.; VALIN, H.; MOSNIER, A.; LECLÈRE, D.; HAVLÍK, P.; KRAXNER, F.; LOPES, M. A.; RAMOS, F. M. The impact of climate change on Brazil's agriculture. *Science of The Total Environment*, v. 740, p. 139384, 2020.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.139384>

ZIMIN, A. V.; MARÇAIS, G.; PUIU, D.; ROBERTS, M.; SALZBERG, S. L.; YORKE, J. A. The MaSuRCA genome assembler. *Bioinformatics*, v. 29, p. 2669–2677, 2013.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btt476>

8 ANEXOS

Figura 6. Balanço hídrico dos ambientes em que foram realizados experimentos a campo com soja e milho.



Obs: Apenas o ambiente Faxinal (PR), não foi possível realizar o balanço hídrico por falta de informações junto à estação meteorológica.